Über die Bedeutung der Periplasmodien.

Von **E. Hannig.**

Einleitung.

Unsere Kenntnis vom Bau und der Entwicklung der Sporenmembranen verdanken wir hauptsächlich den ausgedehnten Untersuchungen Strasburgers (1882, 1889, 1898, 1907). Strasburger hat gezeigt, daß die oberflächlichen Skulpturen der Sporenmembran auf zweierlei Weise zustande kommen können, entweder durch zentrifugales Dickenwachstum einer ursprünglich glatten Haut, des Exospors, oder durch Auflagerung von der Protoplasmamasse her, in welcher die Sporen eingebettet sind. Für den ersteren Fall bieten z. B. die Pollenkörner von Cobaea und Malva typische Beispiele, für die letzteren die äußere Sporenhülle von Marsilia, das sogenannte Perispor. Strasburger (1898, 1907) hat durch mehrfach wiederholte Untersuchungen sichergestellt, daß der Makrospore von Marsilia aus dem umgebenden Tapetenplasma eine Hülle aufgelagert wird, die in ihrem Bau einer einfachen Zellschicht nicht unähnlich ist und somit eine sehr auffallende formative Betätigung des Protoplasmas darstellt. Eine noch merkwürdigere Bildung liegt nach Strasburger's Untersuchung bei den Makro- und Mikrosporen von Azolla vor. Sehr eigenartig ist schließlich auch die äußere Sporenhülle von Equisetum, von der Strasburger angibt, daß sie ebenfalls von dem Tapetenplasmodium abgespalten wird. Strasburger ist bei all seinen Untersuchungen vom Standpunkt des Membranenwachstums ausgegangen. Wenn man nun aber bedenkt, daß die so auffällig gestalteten Perisporien Produkte des Tapetenplasmodiums sind, so erscheint es von Interesse, einmal das Verhalten dieses Plasmodiums in den Vordergrund zu stellen und dessen Entwicklung und Bedeutung genauer zu untersuchen.

Hier kommen vor allem zwei Objekte in Betracht, Equisetum und Azolla. Equisetum deshalb, weil dessen Tapetenplasmodium besonders groß ist und hier die Entwicklung des Plasmodiums sich am besten verfolgen läßt, und außerdem, weil man nach den bisher vorliegenden Untersuchungen noch nicht mit Bestimmtheit sagen kann, ob das Perispor dieser Sporen, mit anderen Worten, die Elateren, tatsächlich von dem Tapetenplasmodium gebildet werden. Auf der anderen Seite Azolla deshalb, weil hier, wenigstens bei den Mikrosporen, kein

eigentliches Perispor vorliegt, sondern große schaumartige Massen, in die jedesmal mehrere Sporen eingebettet sind.

Außer den beiden von Strasburger aufgestellten Typen der Sporenhautbildung ist ein dritter von Leitgeb, Treub u. a. geschildert worden. Danach soll die äußerste Sporenhaut weder von den Sporenprotoplasten noch von dem Tapetenplasmodium herrühren, sondern von der Membran der „Spezialzelle“ (Strasburger 1907), in der sich die Sporen bilden, abgespalten und auf die Sporen aufgelagert werden. Es gäbe also, wenn letztere Auffassung begründet wäre, drei Arten der Sporenmembranbildung, die alle drei zu sehr ähnlichen Gestaltungen der Sporenhaut führen können.

Andererseits ist bekannt, daß sehr viele Sporenpflanzen Tapeten besitzen und ein Plasmodium bilden, obgleich dieses sich nicht direkt an dem komplizierten Aufbau der Sporenmembranen beteiligt; oder die Tapeten werden überhaupt nicht aufgelöst und die Membranen der Sporen trotzdem weitgehend differenziert.

Wenn man die Bedeutung des Tapetenplasmodiums, das wir im folgenden als Periplasmodium bezeichnen wollen, allgemein feststellen will, so ist eine vergleichende Untersuchung aller Sporenpflanzen bezüglich der Verhältnisse bei der Bildung der Sporenmembranen unerläßlich.

Unsere Untersuchungen über die Bedeutung des Periplasmodiums werden also zuerst eingehend Equisetum, dann Azolla behandeln und schließlich eine vergleichende Darstellung für das gesamte Pflanzenreich liefern.

I.

Die Bildung des Perispors bei Equisetum.

(Mit Tafel XIII und 7 Abbildungen im Text.)

Es ist schon lange bekannt, daß in manchen Fällen die Sporen während ihrer Entwicklung in eine „schleimige körnige Flüssigkeit“ (Mohl bei Lycopodium 1833, pag. 70) eingebettet sind. Diese Flüssigkeit erkannte Mettenius (1846) bei Salvinia als „Bildungsstoff“, was damals mit Protoplasma gleichbedeutend war, und fand auch Zellkerne darin, faßte aber sowohl ihren Ursprung als ihre Bedeutung falsch auf[1]).

1) Er glaubte, daß sich um die Kerne herum die Sporenmutterzellen bilden, daß bei der Isolierung der Makrosporen der „Bildungsstoff“ aufgebraucht werde, und daß dann während der Verdickung der Makrosporenmembran von neuem eine solche Einbettungssubstanz von den Makrosporen sezerniert werde.

Ihre Herkunft stellte Hofmeister (1851, pag. 98) bei Equisetum fest, indem er beobachtete, daß sie durch „Verflüssigung“ der Zellen entstehe, welche an die Sporenmutterzellen angrenzen (Tapetenzellen). Hofmeister erkannte auch die allgemeine Bedeutung dieses Vorganges und betonte, daß derselbe in analoger Weise bei der Pollenbildung der Phanerogamen und Abietineen wiederkehre. Auch Sanio (1856, pag. 194) behandelt das Periplasmodium in den Equisetum-Sporangien als etwas Bekanntes und Nebensächliches, spricht ihm aber eine Rolle bei der Ernährung zu: „Da hier keine andere Nahrung zu Gebote steht als einerseits die im Sporensack enthaltene Flüssigkeit, andererseits der von der Sporenmembran umschlossene Inhalt . . . . . .“ Besondere Aufmerksamkeit hat erst Fischer von Waldheim bei der Untersuchung der Farnsporangien dieser Substanz geschenkt. Von ihm stammt die Bezeichnung „Epiplasma“, er hat somit gegenüber dem unbestimmten Ausdruck „Sporangiumflüssigkeit“ die protoplasmatische Natur dieser Substanz ein für allemal betont. Aber trotz der Angaben Hofmeister's, daß bei Equisetum dieses „Epiplasma“ durch Verflüssigung der Sporangienwandzellen entsteht, konnte er sich über die Natur des „Epiplasmas“ bei den Farnen nicht klar werden, besonders war ihm unverständlich, woher die Zellkerne in dem „Epiplasma“ kämen. Er fand, daß sich in dem „Epiplasma“ Kohlehydrate (Stärke) anhäufen, daß es während der Sporenanlage an Volumen zunimmt, sich im weiteren Verlauf der Entwicklung verdünnt und zuletzt verschwindet und schloß daraus, wie Sanio, daß es zur Ernährung der Sporen verbraucht wird. Einen neuen Gesichtspunkt deutete später Russow (1871, pag. 34) in seiner „Histologie und Entwicklungsgeschichte der Sporenfrucht von Marsilia“ an, wo er aussprach. „daß die Hülle der Makrosporen wahrscheinlich dadurch gebildet wird, daß die protoplasmareichste Substanz des „Epiplasma“ (welches er „eine protoplasmareiche Flüssigkeit“ nennt) sich in ihr ansammelt“.

Erst durch die Arbeiten von Strasburger (1882, 1898) wurde die Wichtigkeit der Periplasmodien voll erkannt und deren direkte Beteiligung an der Bildung des Perispors z. B. von Marsilia und Azolla völlig sichergestellt. Bei Pilularia und Salvinia spielt, wie später Heinricher und Meunier zeigten, das Periplasma eine ähnliche Rolle. Ob aber auch bei Equisetum das Periplasma die Perisporien aufbaut, ließ sich aus den bisherigen Untersuchungen nicht mit Gewißheit entnehmen. Strasburger gibt an (1882, pag. 120), daß die Sporenprotoplasten sich nach ihrer Isolierung mit einer zarten Haut umgeben, die sich bald braun färbt und die Anlage des Exospors darstellt, und schreibt dann

weiter: „Hierauf läßt sich an der hyalinen Kugel, in Kontakt mit der umgebenden Plasmamasse, ein Häutchen erkennen, das aus aneinandergereihten Körnchen (Mikrosomen) zu bestehen scheint. Es ist das ein ebensolches Häutchen, wie wir es bei Cucurbita während der Bildung der ersten zelleigenen Membranen zu beobachten Gelegenheit hatten. Auch hier wird dieses Häutchen leicht von dem umgebenden Plasma durch das Messer abgelöst. Mittelstufen lehren, daß es sich um die mit einer Schicht Mikrosomen beladene Hautschicht des umgebenden Protoplasmas handelt. Dieses Häutchen färbt sich mit Chlorzinkjod gelb[1]), die aus demselben hervorgegangene Membran blau."

Es fehlt uns in diesen Ausführungen der strenge Beweis dafür, daß das Mikrosomenhäutchen tatsächlich aus dem Periplasma hervorgegangen ist und nicht etwa samt den Gallertschichten und der Mittelhaut als Differenzierung aus der Außenschicht des Exospors entsteht.

Leitgeb hat denn auch (1884, pag. 68) auf Grund seiner Untersuchungen an Lebermoosen noch eine andere Entstehungsweise für möglich gehalten. Er glaubte, daß die Elaterenhaut als Abspaltung der Spezialmutterzellen zu betrachten sei. Campbell dagegen schreibt (1905, pag. 478), allerdings auch ohne selbst besondere Untersuchungen angestellt zu haben: „Das äußere Perinium scheint unzweifelhaft durch die Wirkung des kernführenden Protoplasmas, in welches die junge Spore eingebettet ist, gebildet zu sein."

Nun zeigen die Elateren von Equisetum nicht nur eine komplizierte Struktur, sondern auch polare Anordnung. Wenn die Elaterenbildung vom Exospor ausginge, wäre eine polare Anordnung leicht zu verstehen. Denn die Sporen bilden sich in Tetraden und zeigen häufig an den Stellen, an denen sie mit den Schwesterzellen in Berührung standen, eine dreistrahlige Leiste. Das Exospor weist somit in diesen Fällen eine leicht erklärbare Polarität auf, die zugleich eine Polarität der Elaterenhaut verständlich machen würde. Ist aber die Elaterenhaut ein Produkt des Perispors, dann werden die Verhältnisse viel komplizierter; denn dann muß entweder das Periplasmodium selbst die Polarität im im Bau der Elaterenhaut direkt bewirken oder die Polarität muß durch die Sporenprotoplasten in der Hautschicht des Periplasmodiums bestimmt werden. Von diesem Gesichtspunkte aus erschien es daher besonders erwünscht, die Entstehung der Elaterenhaut nochmals eingehend zu ver-

1) Hier liegt offenbar eine Verwechslung mit der Mittelhaut vor, denn die Elaterenschicht färbt sich zu keiner Zeit mit Chlorzinkjod gelb, und ein Irrtum ist deshalb sehr leicht möglich, weil auch die Mittelhaut „an der Peripherie einer hyalinen Kugel" entsteht.

folgen und dabei im Hinblick auf die eventuelle aktive Rolle des Periplasmodiums die ganze Entwicklung dieser Protoplasmamasse im Auge zu behalten.

1. Untersuchungsmethode.

Es ist von vornherein klar, daß bei solchen Untersuchungen das Arbeiten mit fixiertem Material allein nicht zum Ziel führen konnte, sondern daß auf die Bearbeitung lebenden Materials das Hauptgewicht gelegt werden mußte. Da an den Sporen von Equisetum Gallertschichten vorhanden sind, die in gewissen Entwicklungsstadien in Wasser sehr stark aufquellen, wurden die jungen Sporen immer zuerst in der „Flüssigkeit des Sporangiums", d. h. in dem Periplasma, untersucht und diese Präparate mit solchen, die in Wasser oder physiologischer Kochsalzlösung (0,75 %) lagen, verglichen. Die Untersuchung lebenden Materials war aber nur für die Entwicklung der Sporenhäute möglich, für die Entwicklung des Periplasmas führte sie wegen der Kleinheit der Zelle und der Durchsichtigkeit des Plasmas zu keinem Resultat. Es mußten deshalb auch Mikrotompräparate untersucht werden, die meistens mit Chromesssigsäure, zum Teil mit 1 %igem Sublimat oder 70 %igem Alkohol fixiert und stets mit Hämotoxylin Dealefield gefärbt waren. Ein Teil der Schnittserien wurde ungefärbt gelassen, um die Möglichkeit zu haben, jederzeit an Mikrotomschnitten auch mikrochemische Reaktionen vorzunehmen [1]).

Das Hauptuntersuchungsobjekt war Equisetum limosum, daneben dienten zum Vergleich Equisetum palustre und E. hiemale. Wesentliche Differenzen ergaben sich bei den drei Arten nicht.

2. Entwicklung des Periplasmodiums.

Die Tapetenzellen.

Die Entwicklung der Tapetenzellen wurde ausführlich verfolgt, weil es wünschenswert schien, festzustellen, wie weit diese Zellen ihrem Ursprung nach miteinander übereinstimmen. Für die Bedeutung der Periplasmodiumbildung ist es offenbar nicht gleichgültig, ob die fusionierenden Zellen gleichartige Schwesterzellen darstellen oder ob sie vor der Verschmelzung schon mehr oder weniger differenzierte Zellen verschiedener Herkunft sind.

Der Beginn der Tapetenzellbildung läßt sich fast bis zum Auftreten des Archesporiums zurückverfolgen. In der jungen Spor-

1) Herrn Dr. M. Mücke, der einen großen Teil dieser Präparate angefertigt hat, danke ich auch an dieser Stelle für seine freundliche Unterstützung.

angienanlage entsteht dieses aus einer hypodermalen Zelle, deren Umriß man selbst dann noch leicht erkennen kann, wenn schon zahlreiche Teilungen in ihr aufgetreten sind. Meine Beobachtungen stimmen hierin mit denen Goebels überein (Goebel 1880, pag. 551), während nach Bower (1894, pag. 497) noch andere Zellen an der Bildung des sporogenen Gewebes beteiligt sein sollen. Es ist wahrscheinlich, daß sich die Archesporm utterzelle, wie Bower angibt, auf eine Oberflächenzelle zurückführen läßt; denn an jungen Sporangiumanlagen, in denen auch das Archespor noch nicht vorhanden ist, findet man überall in den Oberflächenzellen perikline Teilungen. Ebensolchen Teilungen der Epidermiszellen verdankt die Tapete ihre Entstehung. Da das Archespor auch an der Seite des Sporangiumstieles von Tapetenzellen abgegrenzt ist, kann die Tapete nicht nur von der Epidermis, sondern muß z. T. auch von dem unter dem Archespor liegenden Parenchymgewebe abstammen. Ob, wie Goebel angibt (Entwicklungsgeschichte, pag. 384), auch die Archesporzellen selbst beteiligt sind, läßt sich schwer entscheiden, da die Archesporzellen in unregelmäßig gestaltete Tochterzellen zerfallen, die Größe ihrer Querschnittsbilder also keinen Aufschluß geben kann und andere Anhaltspunkte für die Zuwanderung solcher Tochterzellen zu der Tapete nicht vorhanden sind. Übrigens hebt Goebel (Bot. Ztg. 1881, S.-A., pag. 11) hervor, daß die Herkunft der Tapetenzellen phylogenetisch von geringer Bedeutung ist, da bei Biota und in anderen Fällen die Tapetenzellen z. T. vom Archespor, z. T. von der Sporangiumwand gebildet werden.

Die allerersten Tapetenzellen sind leicht zu erkennen, weil das Archespor als Ganzes sich deutlich von dem umgebenden Gewebe abhebt und die Tapete eben von den Zellen dargestellt wird, die zwischen Archespor und Epidermis liegen (Taf. XIII, Fig. 1). Im Laufe der weiteren Entwicklung läßt sich aber eine Zeitlang (besonders bei E. limosum und E. hiemale) eine scharfe Grenze weder zwischen dem Archespor und der Tapete, noch zwischen Tapete und Sporangiumwand ziehen. Zwar haben die typischen Tapetenzellen große runde Kerne und plasmareiche, annähernd isodiametrische Zellen, die Sporangiumwand dagegen plattgedrückte Zellen, kleine längliche Kerne und wenig Plasma; aber beide Zellformen gehen ganz allmählich ineinander über. Auf der anderen Seite sind die innersten Archesporzellen verhältnismäßig sehr groß, die peripheren aber oft ebenso klein wie die größten Tapetenzellen. Auch Goebel führt an (1880, pag. 552), daß die Tapeten „bei Equisetum keine so scharfe Ausbildung finden, wie bei Botrychium, wo sie durch Form- und (chlorophyllhaltigen) Plasmainhalt sich deutlich

hervorheben", und ebenso weisen Bower (1894, pag. 497) und Campbell (1905, pag. 474) darauf hin, daß es kaum möglich ist, in den ersten Entwicklungsstadien eine scharfe Grenze zwischen Archesporium und Tapete zu ziehen, weil kein scharfer Unterschied zwischen den Zellinhalten beider Zellformen ausgebildet ist.

Bei weiterer Ausbildung heben sich die Tapetenzellen von den Archesporzellen wieder ab, weil bei jenen die Kerne stärker, das Plasma dagegen weniger stark Farbstoff speichert. In noch älteren Stadien werden die sporogenen Zellen sehr viel größer als die Tapeten und kontrahieren sich infolge ihres großen Wassergehaltes beim Fixieren sehr stark, so daß das sporenbildende Gewebe von den Tapetenzellen weit abgesetzt ist.

Die Unregelmäßigkeit im Aussehen des jungen Tapetengewebes läßt also keinen Schluß darüber zu, ob die einzelnen Tapetenzellen, wie das Goebel z. B. für Biota angegeben hat, verschiedenen Ursprungs sind oder nicht. Man könnte aus ihr höchstens folgern, daß die Differenzierung in der ganzen Sporangiumanlage zur Zeit der Tapetenzellbildung noch nicht weit vorgeschritten ist. Bei anderen Sporangien, deren Archespor und Tapeten deutlich voneinander verschieden sind, beteiligen sich denn auch, wie wir noch sehen werden, die angrenzenden Gewebe nicht an der Tapetenbildung.

Vermehrung der Tapetenzellen.

Wenn die Differenzierung im Sporangium so weit vorgeschritten ist, daß die Archesporzellen ihre definitive Größe erreicht haben, aber noch ein zusammenhängendes Gewebe mit abgeflachten Seitenwänden bilden, dann sind bei Equisetum hiemale sämtliche übrigen Zellen des Sporangiums bis auf die Epidermis zu typischen Tapetenzellen umgewandelt, die Sporangienwand ist also nur noch einschichtig. Später, wenn die Archesporzellen anfangen sich voneinander zu trennen, das ganze Sporangium bedeutend größer geworden ist und die Epidermiszellen in die Länge gestreckt sind, ist an vielen Stellen die Sporangiumwand infolge perikliner Teilungen der Epidermis wieder mehrschichtig. Die Zellen, die jetzt unter der Epidermis liegen und von ihr abstammen, sind stark in die Länge gezogen, haben langgestreckte Kerne und sind oft zerdrückt und teilweise entleert. Diese zerdrückten Zellen werden übrigens bald resorbiert, und zwar noch zu einer Zeit, in der das Tapetenplasmodien vollkräftig ist. Die Absorption muß von dem Plasmodium vorgenommen werden, das allein in direkte Berührung mit diesen Zellen tritt; diese Wandzellen dienen also jedenfalls zur Ernäh-

rung des Plasmodiums. Ich habe im Gegensatz zu Campbell, der angibt (1905, pag. 475) und abbildet, daß Reste der inneren Sporangiumwand noch im reifen Sporangium übrig seien (bei welcher Equisetumart ist nicht gesagt) bei E. hiemale niemals mehr Zellreste unter der verdickten Epidermis gefunden; bei Equisetum limosum bleiben die inneren Zellschichten länger erhalten wie bei hiemale, sind aber in dem reifen Sporangium ebenfalls ganz verschwunden.

Bildung des Plasmodiums.

Da die Tapete bei Equisetum mehrschichtig ist und die Tapetenzellen verhältnismäßig groß sind, kann man die Periplasmodiumbildung besonders gut verfolgen. Der ganze Vorgang läßt erkennen, daß es sich nicht etwa um einen Zerfall oder um eine Degeneration der Tapetenzellen handelt, sondern um eine entschiedene Lebensäußerung, die ebenso als normaler Lebensvorgang zu betrachten ist, wie irgend eine andere Differenzierung eines embryonalen Gewebekomplexes. Es darf bei der Beurteilung des Vorganges der Periplasmodiumbildung nicht beirren, daß das Periplasmodium schließlich nahezu vollständig resorbiert wird. Das findet auch sonst sehr häufig statt (Endosperm, Nucellus usw.), ohne daß man deshalb solche Gewebe als Degenerationsprodukte bezeichnen könnte.

Verfolgt man die Bildung des Periplasmodiums, dann ergibt sich, daß die Verschmelzung der Tapetenzellen nicht überall zur selben Zeit stattfindet, sondern an zahlreichen, beliebig nebeneinander liegenden Zellen gleichzeitig oder zu verschiedenen Zeiten anfängt. Entweder beginnen zuerst nur zwei Zellen miteinander zu verschmelzen, und eine oder jede von diesen beiden fängt dann an, mit einer anderen Nachbarzelle zu fusionieren, oder die Fusion ergreift gleich mehrere Zellen auf einmal. Auf jeden Fall entstehen zuerst Nester von Fusionszellen (Taf. XIII, Fig. 2*a* u. 6), die ganz verschieden groß sind und dann wieder an verschiedenen Stellen miteinander in Verbindung treten, bis schließlich die ganze Masse der Tapetenzellen zu einem einheitlichen Individuum zusammengeflossen ist (Taf. XIII, Fig. 3).

Der Beginn der Fusion ist daran zu erkennen, daß die trennenden Zellwände unsichtbar werden. Die Protoplasmakörper bleiben dann aber noch eine Zeitlang isoliert und stehen an den fixierten Präparaten infolge der Kontraktion durch die Wasserentziehung weit voneinander ab. Offenbar lösen sich die Zellwände nicht in ihrer ganzen Breite auf einmal auf, sondern die Resorption beginnt an einer beliebigen Stelle der Scheidewand, von der aus sie fortschreitet. An den zuerst

durchbrochenen Wandstellen fließen die Plasmainhalte zusammen und bilden einen schmalen Isthmus, der mit dem weiteren völligen Fallen der Trennungswand sich verbreitert (Taf. XIII, Fig. 2*a*). Fusionierende Zellen, die während des Fusionsvorganges fixiert sind, hängen daher teilweise zusammen, teilweise klaffen sie weit auseinander. Die fusionierten Zellen zeichnen sich von den noch selbständigen Tapetenzellen einerseits dadurch aus, daß ihr Plasma etwas stärker Farbstoff speichert, andererseits dadurch, daß die Kerne eine unregelmäßigere Gestalt aufweisen. Der gesamte Prozeß der Plasmaverschmelzung geht offenbar nicht sehr schnell vor sich, denn man findet in ein und demselben Präparat meist alle Entwicklungsstadien vor.

Die Auflösung der Membranen wird wohl durch ein Enzym bewirkt, das sich in den Protoplasten der Tapetenzellen befindet. Dieses Enzym muß entweder zur Zeit der Fusion auftreten oder wenigstens zu dieser Zeit wirksam werden, so daß man annehmen kann, daß das Wirksamwerden des Enzyms in Abhängigkeit von dem Entwicklungszustand des Sporangiums oder, genauer gesagt, des Archesporiums steht.

Bei der Fusion werden aber nicht nur die Zellwände gelöst, es müssen auch die Hautschichten der Tapetenprotoplasten verschwinden, und zwar vollständig bei den im Innern der Tapetenschicht gelegenen Zellen, wenigstens teilweise bei den peripherischen. Bei letzteren müssen dann die nicht gelösten Oberflächenstücke der ganzen Periplasmamasse wieder zu einer einzigen Hautschicht verschmelzen.

Fragmentation der Plasmodiumkerne.

Eine merkwürdige Erscheinung zieht die Fusion der Tapetenprotoplasten nach sich, die schon erwähnte amitotische Teilung der Plasmodiumkerne.

Es fällt schon bei flüchtiger Betrachtung eines fertigen Tapetenplasmodiums auf, daß eine sehr große Anzahl von Kernen um den Archesporkörper dicht gedrängt beisammenliegt (Taf. XIII, Fig. 3), während zur Zeit der Verschmelzung die Kerne viel spärlicher waren, so daß der Gedanke nahe liegt, daß in dem Plasmodium eine Vermehrung der Kerne stattfindet.

In den noch ruhenden Tapetenzellen sind die Kerne groß, kugelig (nur in den länglichen Zellen oder am Rande zuweilen langgestreckt) und besitzen ein dichtes Kerngerüst mit zahlreichen splitterförmigen Fadenanschwellungen und einem mittelgroßen Nukleolus. Das Aussehen der Kerne ändert sich beim Eintreten der Plasmodiumbildung kaum. Sie behalten ihre Größe bei, höchstens wird ihr Kernfadengerüst ein

wenig lockerer. Wenn die Plasmodiumbildung aber im Gang ist, findet man die charakteristischen Fragmentationsbilder, wie sie von Tradescantia (Zimmermann 1896, pag. 76, Fig. 41), vom Embryosackwandbelag von Vicia Faba (ebenda, pag. 77, Fig. 42), aus den Chara-Internodien (Strasburger 1908) usw. bekannt sind. Derartige Kernbilder von Equisetum sind auf Taf. XIII, Fig. 6 abgebildet. Es geht aus ihnen unzweifelhaft hervor, daß sich die Teilkerne hier weit auseinander ziehen können. Es würde sich danach hier um eine Distraktionsamitose (Diaspase, Wasiliewski 1903, pag. 401) handeln. Andere Bilder dagegen, wie Fig. 26, erinnern an die Teilungen, die Wasiliewski Dissektionsamitosen genannt hat (l. c. pag. 402). Da Němec (1903) diese Erscheinungen als Kernverschmelzungen zu deuten versucht hat, schien es wünschenswert, die Vermehrung der Kerne durch Zählung sicherzustellen. Wenn sich bei der Zählung eine Vermehrung der Kerne herausstellte, so bliebe trotzdem noch die Möglichkeit offen, daß diese „Diatmesen" Fusionen sind, aber wahrscheinlicher ist es dann, daß es sich bei diesen Fällen ebenfalls um Amitose handelt.

Beim Zählen der Plasmodiumkerne von zwei jüngeren Sporangien mit noch getrennten Tapetenzellen wurden auf Serienschnitten 1226 bzw. 997 in älteren, mit fertig ausgebildeten Plasmodien 3071 bzw. 3218 Kerne gezählt. Natürlich sind die Fehlerquellen bei diesen Zählungen verhältnismäßig groß; denn einmal dürften die Sporangien im allgemeinen nicht direkt miteinander vergleichbar sein, dann sind in jüngeren Stadien die Wand- und Tapetenkerne nicht immer sicher voneinander zu unterscheiden, während später eine Verwechslung fast ausgeschlossen ist, und schließlich werden viele Kerne durchgeschnitten und kommen daher auf zwei aufeinander folgenden Schnitten zum Vorschein, ohne daß man das immer mit Sicherheit erkennen kann. Nichtsdestoweniger geben die Zahlen eine bestimmte Antwort auf die gestellte Frage; denn der Unterschied in der Anzahl der Kerne in den beiden Entwicklungsstadien ist so groß, daß er nur als Kernvermehrung gedeutet werden kann.

In den fusionierten Tapetenzellen findet also eine Vermehrung der Kerne durch Fragmentation statt. Das ist für uns deshalb von großer Wichtigkeit, weil es ein untrügliches Zeichen dafür ist, daß das Periplasmodium ein lebender Protoplast und nicht etwa eine tote Eiweißmasse ist.

Als ein weiteres Anzeichen dafür könnte man auch die Umlagerungen in dem Protoplasma ansehen, auf die man aus den langgestreckten Verbindungsfäden zwischen den Kernfragmenten schließen

muß. Diese Bilder deuten allerdings auf eine starke Bewegung innerhalb der Protoplasten hin; aber diese kann auch z. T. passiv sein und dadurch zustande kommen, daß die Sporenmutterzellen auseinanderweichen und das Protoplasma nun in die Lücken eingedrängt wird.

Zerklüftung des Archesporiums.

Das weitere Verhalten des Periplasmodiums wird zunächst durch die Vorgänge im Archesporium bedingt.

Das Archesporium bildet ursprünglich eine geschlossene, rundliche Zellmasse. Bei der ungleichmäßigen, nach allen Richtungen hin erfolgenden Vermehrung der Archesporzellen springen bald hier, bald da einzelne Zellgruppen vor, und es entsteht ein morgensternartig gestaltetes homogenes Gewebe, dessen Unebenheiten auf der Oberfläche aber stets durch die Tapetenzellen ausgefüllt sind. Wenn das Tapetenplasmodium fertig ausgebildet ist, beginnen die Zellen des Archesporiums von außen her sich voneinander zu lösen, ein Vorgang, der zuerst zu einer Zerklüftung, später zu einer völligen Isolierung der sporogenen Zellen führt (Taf. XIII, Fig. 2). Die Zerklüftung geht so vor sich, daß das Archesporium sich zuerst in größere Gruppen von Archesporzellen teilt, und diese erst später in einzelne Zellen auseinanderfallen. Die Membranen des Archesporiums, die anfangs als scharfe, feine Linien zwischen den kontrahierten Zellinhalten sichtbar sind, geben keine Zellulosereaktion (mit Chlorzinkjod), färben sich dagegen in Jodkalium gelblich und zerfallen in H_2SO_4 conc. + JJK unter Gelbfärbung, bestehen also wahrscheinlich aus einem eiweißartigen Körper. Sie werden bei der Zerklüftung der Archesporzellen allmählich aufgelöst, indem sie zuerst ein unregelmäßiges Aussehen bekommen, dann zähflüssig werden (so daß sie sich an lebenden Präparaten zu Fäden ausziehen lassen), sich bis auf ein spinnwebenartiges System feiner Fäden auflösen und schließlich ganz verschwinden. Sobald die Sporenmutterzellen infolge der Auflösung der Membranen aus dem Verband getreten sind, runden sie sich ab. Sie liegen dann als membranlose, aber selbständige, scharf abgegrenzte Plasmakörper inmitten des Tapetenplasmodiums (Taf. XIII, Fig. 3).

Einwanderung des Plasmodiums zwischen die Archesporzellen.

Das Eindringen des Plasmodiums in das sporogene Gewebe geschieht vom Rande her, wo ja ursprünglich die Tapetenzellen liegen, und schreitet in dem Maße vorwärts, als die Archespor- und später die Sporenzellen sich voneinander trennen (Taf. XIII, Fig. 3 u. 4). Zuerst dringt es nur zwischen Gruppen von Sporenmutterzellen, dann umgibt

es die einzelnen getrennten Sporenmutterzellen (Taf. XIII, Fig. 3 u. 4) und nach dem Zerfallen dieser in die eigentlichen Sporen dringt es auch hier weiter, bis die Sporen annähernd gleichmäßig in das Periplasma eingebettet erscheinen (Taf. XIII, Fig. 5). Dabei wandert, wenn irgendwo Platz in den Sporenzellen frei wird, zuerst das Plasma ein, während die Tapetenkerne noch dicht gedrängt an der Wand des Sporangiums liegen (Taf. XIII, Fig. 3). Erst später folgen auch die Kerne nach. Ein Schnitt durch ein Sporangium in diesem Stadium sieht sehr auffallend aus. Das ganze Sporangium ist angefüllt mit einer gleichmäßig schaumigen Plasmamasse, die in den fixierten Präparaten auffallend wenig kontrahiert erscheinen, und in dieser Masse liegen dicht beieinander, aber ziemlich unregelmäßig verteilt eine große Menge Sporenzellen und Plasmodiumkerne (Taf. XIII, Fig. 5).

Die Einwanderung des Periplasmodiums zwischen die Archesporzellen und weiterhin zwischen die Sporen ist für uns von besonderer Wichtigkeit. Man kann aus dieser Plasmaverschiebung einerseits auf eine aktive Bewegung des Protoplasmas schließen, andererseits ist sie ein Anzeichen dafür, daß das Protoplasma der verschiedenen Tapetenzellen nach der Verschmelzung zu dem Periplasmodium durcheinander kommt. Zuerst erfolgt von dem hohlkugelförmigen Plasmodium aus eine zentripetale Bewegung, später, wenn sich die Sporen gleichmäßig in dem Plasmodium verteilen, werden die einzelnen Plasmapartien nach allen Richtungen hin durcheinandergemischt. Die Tatsache, daß an den fixierten Bildern während des Eindringens auch eine Änderung der „Schaumstruktur“ stattfindet, läßt erkennen, daß auch in der intimeren Struktur des Periplasmas Umlagerungen stattfinden, welche die vorhin erwähnte grobe Mischung noch bedeutend verstärken.

Das Plasmodium selbst besteht zur Zeit der Fusion aus dichtem, schaumartigem Cytoplasma, dessen Fäden als feinflockige Netzlinien erscheinen, die besonders dicht und gleichmäßig an der Grenze von Plasmodium und Archespor ausgebildet sind, dagegen nach der Sporangiumwand zu verschieden große Vakuolen und unregelmäßige Schaumstruktur bilden (Taf. XIII, Fig. 4). Die Farbstoffspeicherung ist in diesem Stadium etwas intensiver wie später. Wenn das Plasmodium zwischen die Sporen eingedrungen ist, sind die Alveolen größer geworden, die Wände weniger körnig und die Struktur überall gleichmäßig.

Zerfall der Plasmodiumkerne und Auflösung des Plasmodiums.

Der allmähliche Zerfall der Kerne des Plasmodiums geht auf folgende Weise vor sich. Während der Fusion waren die Tapetenkerne mittel-

groß, speicherten Hämatoxylin ziemlich stark und hatten ein dichtes, körnig erscheinendes Fadengerüst. Die Archesporzellen standen in diesem Stadium noch miteinander in Verbindung. Später, wenn die Archesporzellen auseinanderweichen, sind die Periplasmakerne fast um ein Drittel größer, das Kerngerüst etwas weniger dicht geworden. Je weiter die Trennung der Sporen fortschreitet, desto unregelmäßiger wird die Gestalt der Kerne; kleine, große, langgestrekte, elliptische liegen durcheinander. Die Kerne werden dann immer „leerer", sehen aus wie Blasen, die von einzelnen Fäden durchzogen sind, an denen zerstreute, kugelig oder flockige Anschwellungen aufgereiht sind. Dieser Zustand findet sich nicht in bestimmten Stadien der Sporenentwicklung, sondern bald früher, bald später, meistens aber innerhalb eines Sporangiums überall gleichzeitig. Zur Zeit der Sporenentwicklung, wenn das Plasmodium selbst grobmaschiger geworden ist, zeigen die Kerne deutliche Spuren des Verfalls, während sie bis dahin in fixiertem Zustande noch glatte Oberflächen besaßen, sind jetzt die fixierten Kerne höckerig geworden. Das feinflockige und enge Fadengerüst hat sich in zähflüssig aussehende Stränge umgewandelt, die um einen anscheinend dünnflüssigen, wenig oder nicht färbbaren Kerninhalt ein grobmaschiges Gerüstwerk bilden. Dieses Gerüst erscheint zäher als die Kernwand, zieht sich beim Fixieren weniger zusammen und bedingt dadurch das höckerige Aussehen der Kerne. Die Kernmasse sowie das Netzwerk des Plasmodiums werden immer größer, so daß sich die höckerigen Kerne oft nur noch durch ihre stärkere Färbbarkeit von dem Plasmodiumschaum abheben. Das schaumig-vakuolige Aussehen der Plasmodiumkerne darf noch nicht als Zeichen des Zerfalls betrachtet werden; denn die Sporenkerne sehen in diesem Stadium ganz ähnlich aus wie die Tapetenkerne und sind z. T. ebenfalls höckerig geschrumpft, z. T. allerdings glattkugelig geblieben. Außerdem findet man bei fixierten Sporenmutterzellen zuweilen noch stärkere Schrumpfung der Kernmembran bei im übrigen tadelloser Fixierung des Plasmas. Je weiter die Ausbildung der Sporen fortschreitet, je größer diese werden, und je mehr sie den Innenraum des Sporangiums erfüllen, desto mehr schwindet das Periplasma. Zuletzt stößt Spore an Spore und das Periplasma findet sich nur noch in dünnen Lagen in den Zwickeln zwischen den Sporenkugeln. Es erscheint jetzt als flockige Masse, nicht mehr als schaumiges Netzwerk. Die Plasmodiumkerne sind allmählich so zusammengeschrumpft, daß sie nur noch dunkle unregelmäßig zerdrückte Klumpen bilden, bis sie zuletzt ebenfalls in flockig körnigem Zustand zwischen die Sporen eingeklemmt sind.

Das Plasmodium ist nun die ganze Zeit vor seiner Auflösung lebhaft aktiv tätig. Es vermehrt sich stark durch Wachstum, nimmt also Nährstoffe von außen her auf und übermittelt sie wahrscheinlich den Sporen durch deren kutinisierte, aber noch wachsende Membran. Das folgt daraus, daß die Sporen sich während der Elaterenentwicklung vergrößern und schließlich Reservestoffe aufspeichern. Dasselbe geschieht vorübergehend im Periplasmodium. In dessen anfangs homogener Grundmasse treten zuerst Mikrosomen, dann zahlreiche eigenartig gestaltete Stärkekörnchen auf. Die Körnchen sind scheibenförmig, stäbchenartig, meist aber scherbenförmig oder sattelartig gebogen und von sehr verschiedener Größe (Textfig. 5, pag. 233) und färben sich mit Jod schmutzigviolett bis schwarzblau. Mit der Reife der Sporen verschwinden diese Einschlüsse des Periplasmodiums allmählich.

Zuletzt werden, wie hier gleich vorweg genommen sein soll, auch die Tapetenkerne samt den spärlichen Resten des Periplasmas resorbiert. In dem reifen Sporangium sind auch die letzten Spuren dieser Protoplasten verschwunden.

3. Bildung der Spezialzellen.

Auf die Kernteilungsvorgänge in den Sporenmutterzellen soll hier nicht näher eingegangen werden. Es sei nur erwähnt, daß nach Vollendung der Tetradenteilung die vier Tochterzellen (Spezialzellen) noch eine Zeitlang in der bekannten Form einer dreiseitigen Pyramide auf gewölbter Basis liegen bleiben, sich dann voneinander trennen, um sich schließlich als kugelige Zellen in dem Periplasma zu zerstreuen.

Ehe wir das Verhalten der Membran der Spezialzellen, welches den Ausgangspunkt für die histologische Entwicklung der Sporenmembran und damit für unser Problem der Entstehung des Perispors bildet, näher beschreiben, soll der Bau der reifen Sporenmembran geschildert werden. Wir müssen das deshalb in aller Ausführlichkeit tun, weil wir nur so einen Einblick in die komplizierte formative Tätigkeit des Periplasmodiums bekommen können.

4. Die Membran der reifen Sporen.

Alle früheren Beobachter sind darin einig, daß an der reifen Spore mindestens drei getrennte Häute ausgebildet sind. Diese sind von außen nach innen fortschreitend: 1. die elaterenbildende Haut, das Perispor; 2. die Mittelhaut (Strasburger) und 3. das Exospor (Sachs). Einige Autoren, Hofmeister (1863, pag. 289), Sanio (1856, pag. 195), Sachs (1874, pag. 400) und Leitgeb (1884, pag. 67), geben

noch ein viertes innerstes Häutchen an, das als Endospor (Sachs l. c., 400) zu bezeichnen wäre.

Das Perispor oder vielmehr die Elateren sind am eingehendsten von Sanio (1856 u. 1857) beschrieben worden. Sanio gibt an (1856, pag. 194), daß die Elateren aus einem breiten mittleren Band bestehen, das sich mit Chlorzinkjod violett färbt und aus zwei schmalen „Fasern", welche das Mittelband beiderseits begleiten, sich aber mit Chlorzinkjod nicht färben und auch in H_2SO_4 nicht lösen. Das Mittelband zeigt außerdem besonders schön bei E. hiemale schräg verlaufende Streifung, die sich an den spatelförmig verbreiterten Enden der Elateren strahlig auseinander ziehen und die auch Pringsheim (1853, pag. 213) erwähnt und abgebildet hat. Außerdem will Sanio durch Zerren und Quetschen eine künstliche Spaltung der Elateren in eine innere und äußere Schicht erreicht haben, doch handelt es sich hier offenbar, wie unten noch gezeigt werden soll, um ein Versehen. Von der feineren Struktur der Elateren erwähnt Strasburger nichts, bestätigt aber die Differenzierung in einen breiten inneren und schmalen äußeren Randstreifen (1882, pag. 122), während Campbell schreibt, daß die Außenseite der Elateren kutikularisiert wird.

Über die sogenannte Mittelhaut (Strasburger 1882, pag. 121) sind die vorliegenden Angaben am unklarsten. Sanio bezeichnet diese Haut als „äußere, sich schichtweise ablösende gallertige Haut" (1856, pag. 181), Hofmeister schreibt (1863, pag. 284) „wird dem frischen Präparat Wasser zugesetzt, so schwillt die äußere lockere Schicht beträchtlich auf, so daß sie die unverändert bleibende innere als dicke Hülle aus fast flüssiger Gallerte umgibt . . . Chlorzinkjod färbt die aufquellende Schicht in ihrer ganzen Masse blaßblau . . . bei den im Alkohol liegenden Zellen wird die äußere Schicht der Haut von Chlorzinkjod blaßgelb gefärbt. Zusatz von Wasser ruft die blaue Färbung hervor". Strasburger (1882, pag. 121) gibt an, daß die Mittelhaut sich von der darunter liegenden Membran (dem Exospor) abhebt; „der Vorgang des Abhebens wird jedenfalls durch eine Quellung der betr. Schicht veranlaßt und entspricht dem Abheben der Flügel an Koniferenpollen. Es tritt auch hier Flüssigkeit zwischen die beiden Schichten ein. Die Mittelhaut färbt sich in Chlorzinkjod und ist in H_2SO_4 unlöslich". Diese Abhebung der Mittelhaut hat auch Sanio gesehen (1856, Taf. 6. Fig. 28), aber wie es scheint als eine besondere Spaltung der Exospore betrachtet (1856, pag. 195). Leitgeb (1884, pag. 68) nennt die Mittelhaut kutikularisiert. Daraus geht hervor, daß er unter Mittelhaut ebenso wie Strasburger nicht die Gallertschicht, sondern nur

das dünne Häutchen versteht, das bei Quellung der Gallerte sichtbar wird. Campbell dagegen gibt wieder an, daß die Mittelhaut in Wasser aufquillt und sich von der Spore abhebt (1905, pag. 479). Wir werden im weiteren unter Mittelhaut nur das dünne ablösbare Häutchen, nicht die Gallertschicht verstehen.

Die dritte Haut von außen gerechnet ist die dickste und widerstandsfähigste (kutinisierte) Hülle der Spore. Sie ist jedenfalls eine sporeneigene Membran und zwar die zuerst gebildete und muß deshalb als Exospor bezeichnet werden (Leitgeb 1884, pag. 5 und 6). Von diesem Exospor berichtet Sanio, daß es sich in zwei Schichten spalten lasse. Aber auch hier liegt offenbar eine Verwechslung vor, denn Fig. 28 l. c. läßt deutlich erkennen, daß die scheinbare Spaltung nichts anderes ist, als die Abhebung der Mittelhaut. Von den übrigen Autoren wird das Exospor als homogene derbe kutisierte Membran beschrieben und nur Sachs (1874, pag. 400) fügt noch hinzu, daß sie körnige Struktur besitze.

Eine vierte innerste Haut hat Strasburger nicht finden können (1882, pag. 122). Sanio hat eine solche auch nicht gesehen, denn was Leitgeb in der Beschreibung Sanio's als vierte Hülle auffaßt, ist, wie schon hervorgehoben, das eigentliche Exospor. Dagegen hat Hofmeister (1863, pag. 289) „nach Quetschung der völlig reifen, verstäubten Sporen" eine vierte Membran gefunden, die „nur nach außen hin scharf begrenzt ist, nach innen allmählich in eine Schicht halbfester Gallerte übergeht. Zu einer beiderseits glatten festen Haut wird sie erst während der Keimung". Leitgeb hat später (1884, pag. 67) diese Membran „schon vor dem Verstäuben aus dem Sporangium" sichtbar machen können, indem er die Sporen zerdrückte und den Inhalt zum Herausquellen brachte. An der Inhaltskugel läßt sich dann nach Zusatz von Kali oder ohne vorausgegangene Kalibehandlung „eine ungemein zarte, stellenweise faltig abgehobene Haut auf das unzweifelhafteste erkennen und mit Chlorzinkiod unter starker Quellung blau färben". Wegen der Zellulosereaktion und der nachträglichen Entstehung bezeichnet Leitgeb dieses Häutchen als Intine bzw. Endospor. Campbell erwähnt von einer solchen vierten Hülle nichts.

Aus den folgenden Untersuchungen hat sich ergeben, daß alle außerhalb des Exospors liegenden Häute selbständige Bildungen sind, die dem Exospor von dem Periplasma aufgelagert werden. Im ganzen sind sechs Sporenhäute vorhanden. Von dem Exospor nach außen fortschreitend zunächst eine Gallertschicht (innere Gallertschicht), dann die „Mittelhaut" (Strasburger), dann eine zweite Gallertschicht

(äußere Gallertschicht), zu äußerst die Elaterenschicht und schließlich innerhalb des Exospors wahrscheinlich als späteste Bildung das Endospor. Es würde keinen Zweck haben, alle diese Schichten mit besonderen Namen zu belegen, denn sobald derartige Häute bei einer anderen Pflanze in anderer Anzahl auftreten, würden die Namen unbrauchbar werden. Es wird deshalb das beste sein, in Anlehnung an die Bezeichnung Strasburger's alle Häute, „die den Membranen eines gegebenen Protoplasten von einer anderen Plasmamasse aufgesetzt werden" (1907, pag. 181 u. 1882, pag. 135) als Perisporien zu bezeichnen. Die Perisporien können in mehrere Lamellen differenziert sein. Sie wären dann als differenzierte Perisporien zu bezeichnen. Bei Equisetum handelt es sich aber durchgehends um selbständige Sporenhäute, weshalb es nötig erscheint, derartige Perisporien als zusammengesetzte Perisporien zu bezeichnen. Zu den Bestandteilen des zusammengesetzten Perispors zählen in diesem Fall auch die Gallertschichten zwischen Mittelhaut und Elaterenschicht, obwohl diese in der reifen Spore nicht mehr nachzuweisen sind.

Die Sporenmembran der Equiseten besteht also aus folgenden selbständigen Häuten:

1. Perispor, welches zerfällt in
   a) die Elaterenschicht,
   b) äußere Gallertschicht,
   c) die Mittelhaut,
   d) die innere Gallertschicht.
2. Exospor.
3. Endospor.

Über den Bau dieser Häute braucht zu dem Gesagten nur noch weniges hinzugefügt zu werden.

Es ist unmöglich an der unversehrten kugeligen Spore den Bau der Membran ohne Zuhilfenahme von Reagenzien festzustellen, denn bei jeder geringsten Verschiebung des Tubus ändert sich das Bild der Membranlinie; es läßt sich nicht sagen, ob gewisse feine konzentrische Konturen auf Lichtbrechungserscheinungen beruhen, oder ob sie von Membranlamellen herrühen, und es ist ferner auch unmöglich, ein sicheres Kriterium für genau äquatoriale Einstellung zu finden. Am besten läßt sich die Struktur an geplatzten und entleerten oder an eingefalteten Sporen untersuchen.

Man erkennt an solchen geplatzten Körnern mit Immersion eine scharfe innerste stark hellblau lichtbrechende Lamelle, das Endosporium. Ungefähr dasselbe Bild erhält man nach Behandeln mit Chlorzinkjod.

Werden die Sporen dagegen zuerst in KOH gebracht (4 Stunden), wobei die Sporen platzen und der Inhalt aus der Sporenhaut heraustritt, dann in Glyzerin gelegt, ausgewaschen und schießlich mit Chlorzinkjod behandelt, dann färbt sich die Intine schwach violett — gibt also Zellulosereaktion —, aber die Färbung hält nicht lange an.

Auf die Intine folgt nach außenhin das derbe Exospor, das sich in der frischen Spore als eine stark lichtbrechende bläuliche Membran darstellt, die nach der Oberfläche zu etwas dunkler schattiert ist, jedoch keine Differenzierung aufweist. In Chlorzinkjod tritt dunkle, braungelbe Färbung auf. Untersucht man eingedrückte Sporen, so findet man im optischen Querschnitt auf der konvexen Seite eine radiale Streifung in der Membran (Textfig. 1*a* und *c*), die vielleicht mit einer feinen Punktierung oder Körnelung der Oberfläche zusammenhängt.

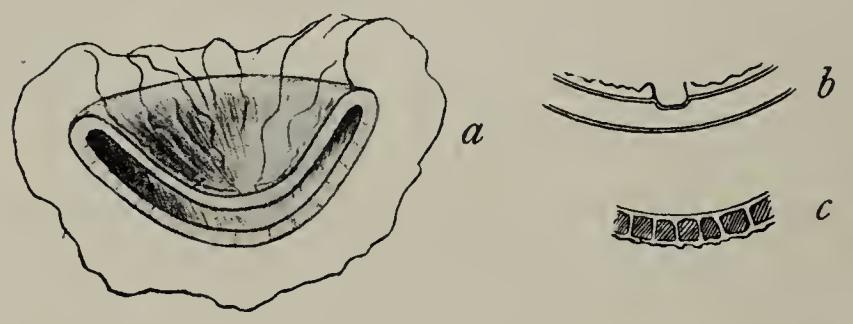


Fig. 1.

Fig. 1. *a* Junge Spore nach Behandlung mit Chlorzinkjod. Das Exospor ist eingedrückt, die Mittelhaut in weiten Falten abgehoben; nur an einer Stelle, dem Nabel, mit der Spore verbunden. *b* Der Nabel vergrößert. *c* Radiale Striefung auf der konvexen Seite.

Die Körnchen treten in der Profilansicht als kleine leuchtende Halbkügelchen hervor. Es ist zu beachten, daß die radiale Streifung auf der konkaven Seite der eingedrückten Spore nicht zu erkennen ist, während die Körnelung der Oberfläche dort ebenso deutlich ist wie auf der Gegenseite. Aber bei der Feinheit der Struktur war es unmöglich die Beziehungen zwischen der Körnelung und der Streifung vollständig sicher zu stellen.

Die Abgrenzung der Gallertschicht ist, solange die Spore in der Sporangiumflüssigkeit liegt, nicht zu erkennen. Auch in Wasser tritt sie wenig hervor, da nur ganz geringe Quellung stattfindet. Man sieht dann zwar außerhalb der scharf konturierten Exospore noch eine feine, etwas gelblich gefärbte Lamelle, aber diese stellt, wie die Behandlung mit Reagenzien lehrt, die Gallertschicht der Mittelhaut dar und ist so fein, daß keine Differenzierung möglich ist. Mit Hilfe von Reagenzien kann man aber die Gallertschicht sehr schön zur Anschauung bringen. Wenn man frisches oder Alkoholmaterial mit Glyzerin behandelt und dann wieder in Wasser legt, quillt die feine Außenschicht außerordentlich stark auf und erhält eine scharfe konzentrische Streifung. Bei Zusatz von Chlorzinkjod erkennt man weiter, daß die Gallertschicht

außen von einem ganz dünnen Häutchen begrenzt wird, der Mittelhaut, die sich nach einiger Zeit intensiv gelb färbt (Textfig. 1 *a*). Auch die Gallertschicht nimmt in Chlorzinkjod nicht, wie Hofmeister (1863, pag. 284) angibt, eine bläuliche, sondern eine gelbliche Färbung an. Noch schöner lassen sich die Gallertschicht und zugleich die übrigen Schichten deutlich machen, wenn man zu einem in Wasser liegenden Präparat JJK zusetzt. Dann quillt die konzentrisch gestreifte Gallertschicht nicht überall gleichmäßig, sondern fleckenweise auf, und die Mittelhaut, welche gelbe Färbung annimmt, hebt sich an verschiedenen Stellen halbkugelig oder unregelmäßig gewölbt von dem Exospor ab, während sie an anderen Stellen an dem Exospor haften bleibt (Textfig. 2 *a* u. *b*). Wird dann H_2SO_4 konz. zugesetzt, dann wird die Gallerte

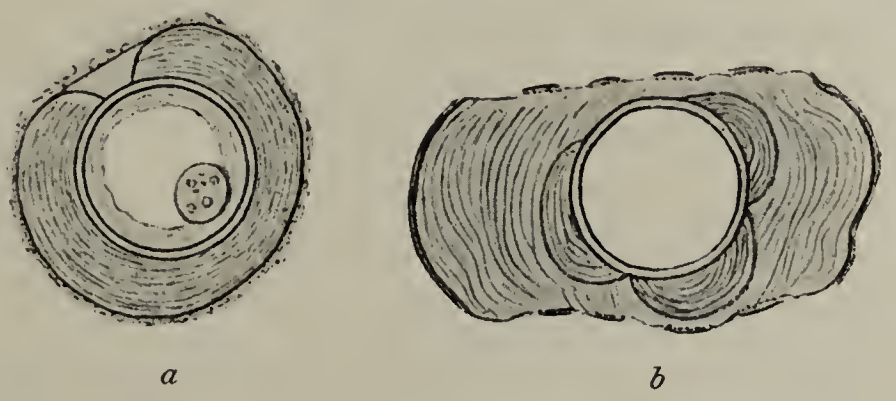


Fig. 2. *a* Junge Spore während der Quellung in Chlorzinkjod. Die Mittelhaut an einer Stelle noch nicht abgehoben; hier die Vakuolenhaut, aus der die Elateren hervorgehen, sichtbar. *b* Ältere Spore mit Mittelhaut und Elaterenhaut, in Quellung. Die innere und äußere Gallertschicht sichtbar.

augenblicklich zerstört und regelmäßige braunrote Stäbchen (Kristalle) ausgeschieden, welche die Oberfläche des Exospors bedecken. Legt man eine Spore in KOH, so quillt die ganze Spore sehr stark (von 32—35 auf 42—45 Teilstriche) und die konzentrische Streifung in der Gallertschicht tritt schärfer hervor. In Chlorzinkjod nimmt die Gallertschicht übrigens nur wenig Wasser auf, und in jüngeren Stadien schrumpft die in Wasser stark auseinander gegangene Gallerte bei Zusatz von Chlorzinkjod sogar bis fast auf die halbe Dicke wieder zusammen. Da gewisse Farbstoffe (z. B. Methylviolett) von der Gallerte ziemlich stark gespeichert werden, kann man diese Schicht auch mit Hilfe von derartigen Farbstoffen nachweisen. Rutheniumrot wird übrigens nicht von der Gallerte gespeichert; diese scheint danach keine Pektinsubstanzen zu enthalten.

Die Gallertschicht ist nicht überall gleichmäßig, vielmehr treten die beiden ersten bzw. drei ersten innersten Schichten am schärfsten hervor und sind durch einen schwachen rötlichen Schimmer vor den übrigen ausgezeichnet.

Die Mittelhaut ist ebensowenig wie die Gallertschicht an der reifen Spore zu unterscheiden, läßt sich aber auch mit Hilfe von Reagenzien sehr gut sichtbar machen. Bei Zusatz von Chlorzinkjod schrumpft nämlich die Sporenkugel stark zusammen und faltet sich wie ein eingedrückter Gummiball einseitig ein (Textfig. 1 *a*, pag. 226). Zu gleicher Zeit wird an der äußeren Grenze über der Gallertschicht die Mittelhaut als dünne Lamelle sichtbar, die sich nach einiger Zeit hellgelb färbt. Sie hebt sich dabei von dem dicken Exospor in dünnen scharfen Fältchen ab, so daß die Spore mit ihrem runzelig, faltigen Überzug ein sehr auffallendes Bild bietet. Bei Zusatz von JJK und H_2SO_4 färbt sich das Häutchen gelb und löst sich nicht auf, ist also kutisiert, wie schon Strasburger (1882, 122) angegeben hat. In KOH färbt es sich schwach gelblich, ähnlich wie das Exospor, und speichert auch wie dieses Methylenblau sehr stark.

Die äußere Gallertschicht befindet sich zwischen Mittelhaut und Elaterenschicht, läßt sich aber nur nachweisen, solange die Elateren-

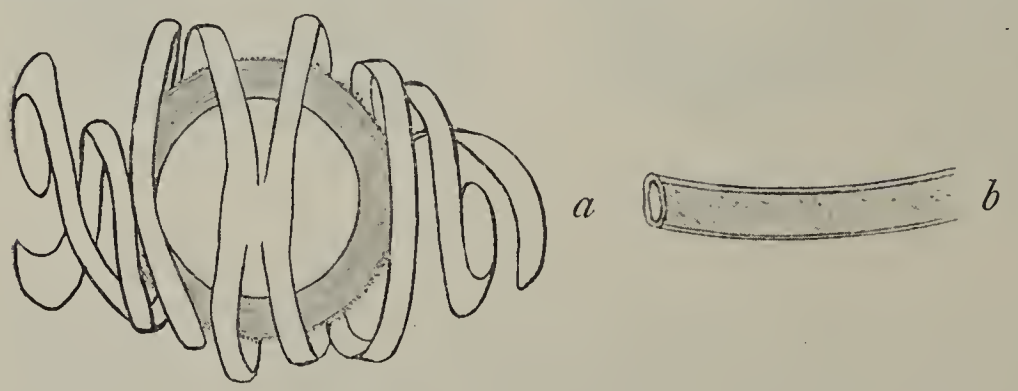


Fig. 3. *a* Fast reife Spore in Quellung. An der Außenseite der Mittelhaut eine feine Körnchenschicht. *b* Stück eines Elaterenbandes.

Fig. 3.

haut noch geschlossen, also noch nicht in die Bänder gespalten ist. Sie tritt in die Erscheinung, wenn man eine Spore von entsprechendem Alter in Wasser einlegt; dann zeigt sich eine ebensolche fein konzentrische Streifung, wie bei der inneren Gallerthülle (Textfig. 2 *b*, pag. 236). Mit Methylenblau oder mit Methylviolett läßt sich diese Schicht aber nicht färben, dagegen nimmt sie in Hämatoxylin schwachviolette Färbung an.

Die Elateren. Von den Schraubenbändern wird allgemein angegeben (s. o.), daß sie aus einem breiten Streifen bestehen, der an seinen Rändern von zwei schmalen „Fasern“ begleitet ist. Diese schmalen Streifen sieht man auf der Flächenansicht, aber sie sind auch bei den auf der Kante stehenden Bändern sichtbar, und Querschnittsbilder durch eine Elatere zeigen einen ovalen Kern, der von einer feinen Lamelle umgeben ist (Textfig. 3 *b*). Es handelt sich also nicht um zwei Streifen an den Rändern der Elatere, sondern um eine dünne Schicht, welche die ganze Elatere geschlossen umhüllt. Der Kern der

Elatere besteht aus Zellulose und färbt sich mit Chlorzinkjod sehr schön blau; die Hülle dagegen ist nicht, wie meist angegeben wird, kutikularisiert, denn sie färbt sich weder mit Chlorzinkjod noch mit JJK + H_2SO_4 und löst sich ferner in H_2SO_4 vollständig auf. An der Oberfläche sind die Bänder (bei Equisetum palustre) mit verhältnismäßig großen Körnchen bedeckt, die man am Rande der Bänder hervorragen sieht.

Über die Art und Weise, wie die Elateren an der Sporenkugel befestigt sind, findet sich nur bei Goebel (1882, pag. 300) eine kleine Notiz. Dort heißt es nämlich: „Diese Bänder sind in der Mitte verengt und an dieser Stelle der zweiten Haut angeheftet; diese Stelle ist es wahrscheinlich, die man schon an der unreifen Spore in Form einer nabelartigen Verdickung . . . erkennt.“ Sucht man an einer reifen Spore von E. limosum die Befestigungsstelle der Elateren auf, so zeigt sich, daß hier eine schwache Verbreiterung der Bänder vorliegt und weiter. daß die äußeren Grenzen der beiden Bänder ununterbrochen über die Ansatzstelle fortlaufen, während die inneren vor einem gemeinsamen Verbindungsstück zusammenfließen (Textfig. 3 *a*). Die Verwachsungsstelle springt in der Tat von dem Elaterenband nach dem Exospor zu nabelartig vor. An jüngeren Entwicklungsstadien sieht man diesen Vorsprung sowohl im Querschnitt (bei eingefalteten Sporen) als auch in der Flächenansicht, in der er als kleiner unregelmäßig konturierter Kreis erscheint. An dieser Verbindungsstelle sind das Exospor, die Mittelhaut und die Elaterenschicht miteinander verwachsen, weshalb sich auch die Mittelhaut, wie Strasburger angibt, bei der Quellung an dieser Stelle nicht von dem Exospor abhebt (Textfig. 7 *a*, pag. 236).

5. Entwicklung der Sporenmembran.

Bildung der Spezialmembran. Von einer Spezialmembran kann man, wie schon oben angeführt, nicht sprechen, da nach der Trennung der Tetradenzellen keinerlei Membran um die Spezialzelle erkennbar ist. Irgendeine hautartige Abgrenzung muß aber jedenfalls auf seiten des Periplasmas von vornherein vorhanden sein, denn das Plasma der Spezialzellen ist stets scharf von dem Plasmodium gesondert. Diese Sonderung macht sich besonders bei der Behandlung der Präparate mit wasserentziehenden Mitteln, vor allem an fixiertem Material geltend, weil dann eine starke Kontraktion des Periplasmas eintritt (Taf. XIII, Fig. 3 u. 4).

Bei der Tetradenteilung werden zwar sechs Zellplatten gebildet, es kommt aber auch hier in den Zellplatten nicht zur Ausscheidung einer nachweisbaren gemeinsamen Membran. Vielmehr lösen sich die vier Tetradenzellen noch in ihrer Tetradengestalt voneinander ab und nehmen erst Kugelgestalt an, wenn das Periplasma zwischen sie eingedrungen ist. Diese Kugelzellen, welche die zukünftigen Sporen darstellen, besitzen anfangs keine sporeneigene Membran, sondern sind nur durch die Vakuolenhaut des Periplasmas gegen letzteres abgegrenzt. Die Vakuolenhaut kann man in Schnitten durch lebendes Material an der Grenze von Periplasma und Spore sehen; aber erst an fixiertem Material, wo die Sporenzellen weit von dem Periplasma abgehoben sind, läßt sich feststellen, daß der Sporenprotoplast nackt ist, das Periplasmodium dagegen eine Vakuolenhaut besitzt (vgl. Taf. XIII, Fig. 7 u. Text pag. 232).

Bildung des Exospors. Wenn sich die Sporenzellen nach der Tetradenteilung isoliert und abgerundet haben, liegen sie bald dicht aneinanderschließend im Spornsack nebeneinander und lassen meistens nur sehr kleine Zwickel, die mit Periplasma ausgefüllt sind, zwischen sich frei. Diese Lagerung kann man am frischen Material nur feststellen, wenn man dünne Schnitte in der Sporenflüssigkeit untersucht. Man findet dann die Zwickel zwischen den Sporen von Periplasma erfüllt, in dessen hyaline Grundsubstanz ziemlich große lichtbrechende Körnchen eingebettet sind, die sich mit Jod nicht färben. Gelingt es einzelne Sporen aus dem Zytoplasma zu entfernen, so sieht man, daß auch an den Stellen, an denen die Sporen sich zu berühren schienen, noch eine trennende Plasmaschicht vorhanden war. Der Inhalt der Spore ist wasserhell, der große Kern durch eine Vakuole, die mehr als die Hälfte des Sporeninhaltes ausmacht, an die Wand gedrückt. Bald nach ihrer Isolierung erscheint die Spore von einem dünnen Häutchen umgeben, der Anlage des Exospors (Taf. XIII, Fig. 5), an dem keine Differenzierung zu erkennen ist. Auch in der ersten Periode, in der diese Membran in die Dicke wächst, bleibt sie undifferenziert und färbt sich von Anfang an in Chlorzinkjod gelb.

Entwicklung des Perispors.

Um diese Zeit beginnt die uns hauptsächlich interessierende formative Tätigkeit des Periplasmodiums. Sie ist insofern besonders bemerkenswert, als nicht etwa eine Spore in einen Protoplasten eingebettet ist, wie wir das z. B. von den Oosporen der Peronosporeen her kennen, sondern eine dicht gedrängte aber unbestimmte Menge. Um jede einzelne dieser Sporen entfaltet der Periplast die gleiche mannig-

faltige Tätigkeit, bildet zuerst die innere Gallertschicht, dann die Mittelhaut, die äußere Gallertschicht und schließlich die Elaterenhülle. Es macht den Eindruck als ob die Perisporbildung um jede Spore herum wie um einen Fremdkörper, der im Plasma eingebettet ist, erfolge. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Wir werden sehen, daß ganz bestimmte Beziehungen zwischen dem Periplasmodium und jeder Einzelspore bestehen müssen.

Die Beziehungen des Periplasmodiums zu der Sporenhülle sind durch die bisher vorliegenden Angaben über diesen Punkt keineswegs geklärt. Strasburger hatte nur angegeben (1882, pag. 120), daß zu einer gewissen Zeit an der Peripherie der hyalinen Kugel in Kontakt mit der umgebenden Plasmamasse ein Häutchen zu erkennen ist, das aus aneinander gereihten Körnchen zu bestehen scheint und weiter, als Hinweis auf den Ursprung dieses Häutchens: „Zwischenstufen lehren, daß es sich um die mit einer Schicht Mikrosomen beladene Hautschicht des umgebenden Plasma handelt". Diese Angaben gestatten keinen Einblick in den Entwicklungsgang der Elatern und können somit auch nicht die Überzeugung erwecken, daß die Elateren wirklich von dem Periplasmodium gebildet werden. Es wäre ja auch denkbar, daß die Mittelhaut oder das Häutchen, aus dem die Elateren ihren Ursprung nehmen, eine äußere Lamelle des Exospors darstellt, die anfangs so dünn sein könnte, daß sie nicht zu erkennen wäre. Von manchen Sporenlamellen, die später eine mächtige Entwicklung erfahren, können wir tatsächlich trotz genauester Untersuchung nicht sagen, ob sie eine solche äußere Exospordifferenzierung darstellen oder ob sie von einer außerhalb der Spore liegenden Membran, der Spezialmembran, abgespalten werden (Fitting 1900, Beer 1906). Es ist demnach bei der Untersuchung des Ursprungs der Elateren ganz besondere Vorsicht geboten.

Am wenigsten ließ sich Sicherheit gewinnen über die Entstehung der inneren Gallertschicht. Diese Neubildung tritt zuerst als farblose, ganz dünne Lamelle auf der Sporenaußenseite auf. Sie färbt sich zu keiner Zeit mit Chlorzinkjod, während das Exospor in diesem Reagenz früh fast braunrote Färbung annimmt. Diese Lamelle bleibt anfangs im Wasser anscheinend unverändert und wird erst später, wenn die nächstfolgende Schicht, die Mittelhaut aufgelagert ist, in Wasser stark quellbar. Mit absoluter Sicherheit läßt sich freilich nicht sagen, daß diese Gallertschicht vom Periplasma ausgeschieden und aufgelagert wird, denn obgleich sie außerhalb des Exosporiums liegt, könnte sie durch Verquellung der äußeren Schichten dieser Lamelle entstanden

sein. Es konnten nun aber einerseits keinerlei Anzeichen einer Verquellung oder Ausscheidung ausfindig gemacht werden; andererseits wurde beobachtet, daß unter Umständen die ganze innere Quellungsschicht von der sich ablösenden Mittelhaut mitgenommen wird (Textfig. 4 *b*). Wenn man außerdem noch bedenkt, daß auch die äußere Gallertschicht, die, soviel sich erkennen läßt, von gleicher Beschaffenheit ist. wie die innere, vom Periplasma abgeschieden wird, wird man annehmen dürfen, daß auch die innere Gallertschicht ein Produkt des Periplasmas ist.

Die Entwicklung dieser, wie auch der übrigen Lamellen des Perispors läßt sich am lebenden Material nur verfolgen, wenn man die Sporen isoliert. Denn in dem frischen Sporangium liegen diese so dicht aneinandergepreßt, daß eine Unterscheidung feiner Konturen um das

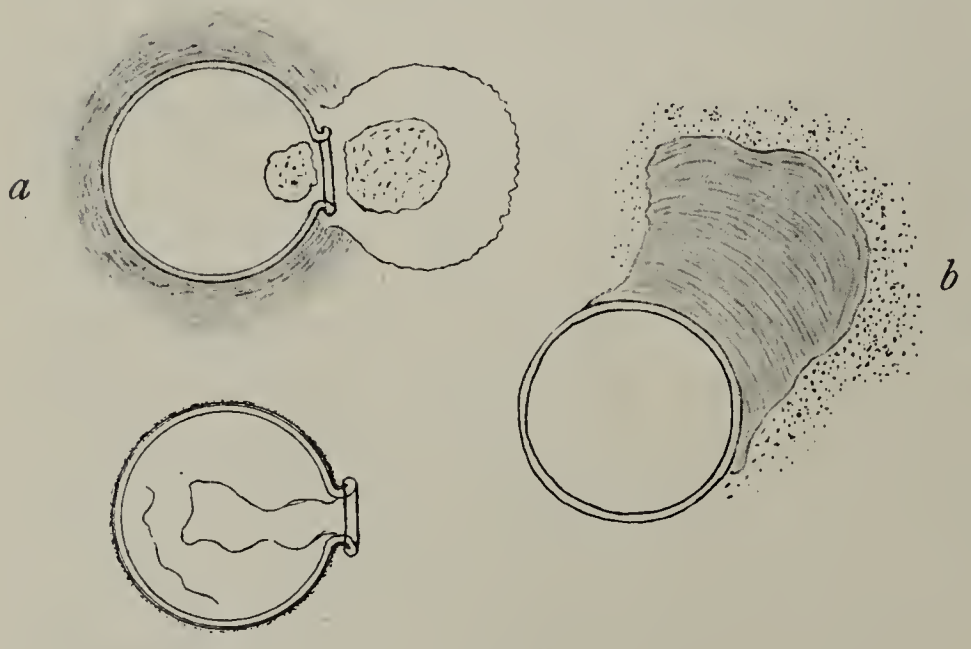


Fig. 4. *a* Spore nach Quellung. Die innere Gallertschicht ist an der Spore hängen geblieben, die Mittelhaut ist abgeglitten. *b* Desgl. die Mittelhaut samt innerer Gallertschicht sind vom Exospor abgehoben. *c* Zerdrückte junge Spore mit kragenartig zurückgeschlagener Öffnung, die Mittelhaut als feine äußere Lamelle sichtbar.

Fig. 4.

Exospor unmöglich ist. Werden nun beim Schneiden die ganz jungen Sporen aus dem Periplasma herausgerissen, dann erkennt man, daß das Periplasma durch eine scharfe Kontur gegen die Lücken abgegrenzt ist. Diese Kontur, die Vakuolenhaut, ist an fixiertem Material besonders gut zu erkennen. Hier läßt sich nun noch eine Tatsache feststellen, die für die Frage nach der Entstehung der Mittelhaut und damit zugleich der Elaterenhaut von entscheidender Bedeutung ist. Es zeigt sich nämlich, wie schon hervorgehoben, daß in der allerersten Zeit nach der Isolierung der Sporen zwar das Periplasmodium gegen den Sporenprotoplasten scharf abgegrenzt ist, das Protoplasma der Spore aber noch keinerlei Membran erkennen läßt. Das kann man an den fixierten Sporangien deshalb sehr schön sehen, weil das Periplasmodium, das aus außerordentlich lockeren Netzmaschen besteht,

sich weit von dem dichten Plasma der jungen Spore abhebt. Während die junge Spore kugelig ist und höchstens an der Oberfläche einschrumpft, bildet die Periplasmodiumvakuole oft sehr lang elliptische Hohlräume. Die Sporenprotoplasten liegen also anfangs ebenso membranlos in Vakuolen des Periplasmodiums, wie die Sporenmutterzellen. Daß die Membran nicht etwa nur besonders dünn ist, sondern tatsächlich fehlt. geht daraus hervor, daß man sehr häufig Bilder antrifft, an denen man dünnere oder feinere Plasmafäden sieht, welche die Wand der Vakuole mit den Sporenprotoplasten verbinden (Taf. XIII, Fig. 7). Das läßt erkennen, daß der Protoplast eventuell an der Vakuolenhaut ankleben, und bei der Kontraktion während des Fixierens wie eine zähflüssige Masse in Fäden ausgezogen werden kann, also noch keine differenzierte Sporenhaut besitzt. Das heißt mit anderen Worten, daß die Va-

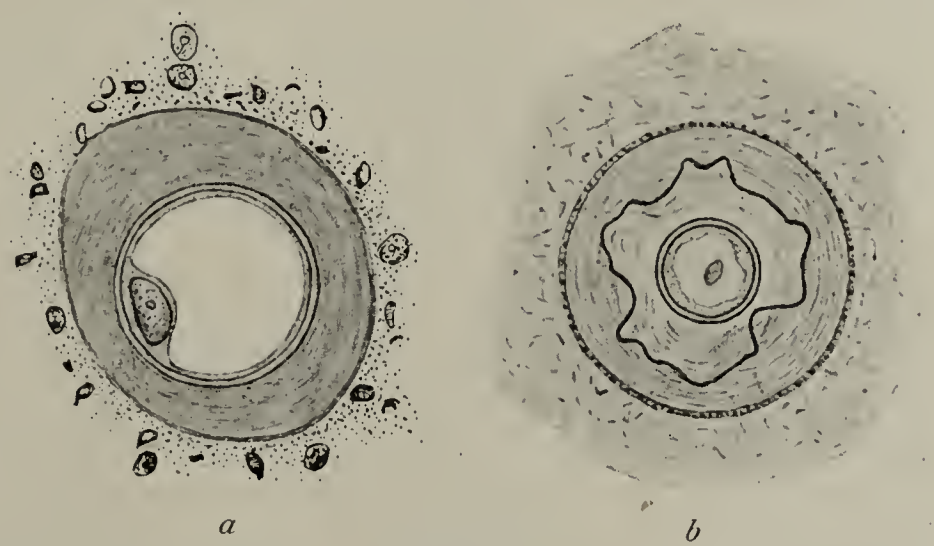


Fig. 5. *a* Gequollene junge Spore mit innerer Gallertschicht und weit abgehobener Vakuolenhaut, aus der die Mittelhaut hervorgeht. Im Periplasma Kerne und Stärkekörnchen. *b* Ältere Sporenanlage, gequollen. Mittelhaut in unregelmäßigen Falten abgehoben, Elaterenhaut regelmäßig, mit feiner Körnchenschicht.

Fig. 5.

kuolenhaut des Periplasmodiums v o r dem Exosporium angelegt wird. Da wir nun weiter zeigen können, daß die Mittelhaut aus der Vakuolenhaut hervorgeht, ist der Einwand, den man bisher noch erheben konnte, daß nämlich die Lamellen des Perispors schon mit dem Exospor als äußere, aber wegen ihrer Geringfügigkeit anfangs nicht erkennbare Schichten angelegt sein könnten, hinfällig.

Wie die Mittelhaut entsteht, geht aus folgenden Beobachtungen hervor: Löst man in gewissen Stadien die Sporen aus den Periplasmodien, dann läßt sich auch an lebenden Sporangien feststellen, daß ein ganz dünnes hyalines Grenzhäutchen entstanden ist. An isolierten Periplasmastückchen kann man dann durch Wasserzusatz die Gallertschicht um das Exospor (innere Gallertschicht) zur Quellung bringen. Dadurch hebt sich das Periplasmahäutchen als weiter ellipsoider Mantel von der Spore ab (Textfig. 5*a*). Mit dem Periplasma selbst ist es fest verbunden und läßt sich von ihm weder auf mechanischem Wege noch

durch Reagentien abtrennen. Mit Chlorzinkjod erhält man zu dieser Zeit keine Färbung des Häutchens, dagegen nimmt es eine schwach körnige Struktur an und hebt sich infolgedessen deutlich gegen das gelbliche grobkörnigere Periplasma ab. Durch Druck auf das Deckglas gelingt es mitunter das Häutchen mitsamt der inneren Gallertschicht von der Spore loszulösen, so daß es wie eine Kappe auf der Spore aufsitzt (Textfig. 4 *b*). Auf etwas späteren Entwicklungstufen kann man dann das Häutchen, also die junge Mittelhaut, als feine Doppellinie um das Exospor herum erkennen. Daß keine Täuschung durch Lichtbrechung vorliegt, läßt sich feststellen, wenn man die Sporen so fest drückt, daß sie platzen. Es bildet sich dann eine kleine kragenförmig vorgewölbte Öffnung, an deren Rändern nur auf der Außenseite, der Mittelhaut entsprechend, die Doppellinien sichtbar sind, nicht aber auf der Innenseite (Textfig. 4 *c*). Zu dieser Zeit sammeln sich nun auch aus dem Periplasma auf der Außenfläche des Mittelhäutchens ganz kleine Körnchen an, die in einfacher Schicht dicht gedrängt nebeneinander liegen (Textfig. 4 *c*). Die Lagerung dieser Körnchen ist wichtig, weil sie einen charakteristischen Unterschied gegen die ähnlich entstehende Elaterenschicht liefert. Dort sind die Körnchen, abgesehen davon, daß sie beträchtlich größer werden, in das Vakuolenhäutchen eingelagert (Textfig. 5 *b*). Mit der Ansammlung der Körnchen auf der Oberfläche des Mittelhäutchens beginnt die chemische Umwandlung desselben. Setzt man jetzt Chlorzinkjod zu einem Präparat hinzu, dann färbt sich das Häutchen gelb und hebt sich außerdem in ganz feinen Fältchen von dem Exospor ab — wohl infolge von Quellung des Häutchens und Schrumpfung der Spore. Offenbar steht die Ansammlung der Körnchen in Beziehung zur Kutisierung; denn nach Beendigung der Kutisierung sind sie verschwunden.

Sobald die Kutisierung des Häutchens deutlich geworden ist, löst sich dieses vom Periplasma los, und wenn man jetzt eine Spore zerdrückt, kann es gelingen, das Sporenhäutchen als geschlossenen Sack isoliert abgleiten zu machen, während die innere Gallertschicht an der Spore haften bleibt (Textfig. 4 *a*). Anfangs steht das Mittelhäutchen nach allen Seiten gleich weit vom Exospor ab, später aber, wenn es ausgewachsen ist, zeigt sich (Textfig. 1 *a* u. *b*, pag. 226), daß es an dem Nabelfleck mit dem Exospor verwachsen ist. Die Verwachsung findet somit erst nach der Kutisierung statt.

Der geschilderte Entwicklungsgang zeigt, daß die Mittelhaut aus einer Vakuolenhaut des Periplasmas hervorgeht, also keine sporeneigene Membran ist, sondern zum Perispor gerechnet werden muß.

Entwicklung der Elateren.

Die Elateren entstehen aus einem ganz ebensolchen homogenen Vakuolenhäutchen, wie die Mittelhaut. Eine Verwechslung in diesem Anfangsstadium wäre möglich, wenn nicht die Anlage des Elaterenhäutchens noch zu einer Zeit homogen wäre, zu der schon die Mittelhaut mittels Chlorzinkjod nachzuweisen ist. Auch bei dem Elaterenhäutchen kann man den Ursprung aus dem Periplasma sicher feststellen. Nach der Spore zu ist es anfangs allein scharf abgesetzt, während nach dem Periplasma zu keine Abgrenzung feststellbar ist. Niemals findet man, daß das Häutchen irgendwo vom Periplasma abgehoben wäre, und es läßt sich, wie das junge Mittelhäutchen, auch auf keine Weise zur Abtrennung bringen. Das Häutchen steht also zweifellos mit dem Periplasma in organischer Verbindung. Da wir nun vorhin festgestellt haben, daß die Mittelhaut schon vorhanden ist, ehe man vom Exospor etwas sehen kann, und da das Elaterenhäutchen noch auf die Mittelhaut aufgesetzt wird, ist an die Möglichkeit der Entstehung des Elaterenhäutchens aus einer Differenzierung des Exospors nicht mehr zu denken.

Die erste Veränderung, die sich an dem lebenden Elaterenhäutchen geltend macht, ist die, daß es anfängt außerordentlich feinkörnig zu werden. Die Körnchen sind vorläufig wenig lichtbrechend, und weder sie noch das Häutchen, in dem sie liegen, färben sich mit Chlorzinkjod. Später werden die Körnchen in dem Elaterenhäutchen bedeutend größer und man kann die Stufen der weiteren Umwandlung leicht innerhalb ein und desselben Sporangiums feststellen. Es treten an den Stellen, an denen die Bänder entstehen, in dem Häutchen Körner auf, die auf optischen Querschnitten durch das Häutchen sehr regelmäßig in einer Reihe geordnet erscheinen, also nur in einfacher Schicht vorhanden sind (Textfig. 5 *b*). Die Körnchen werden bald verhältnismäßig groß und lassen dann auch verschiedene Lichtbrechung erkennen. Wenn die Konturen an der hyalinen Schicht schärfer geworden sind, kann man feststellen, daß das Häutchen etwas dicker ist, als die in dasselbe eingebetteten Körnchen.

Bei Zusatz von Wasser quillt die äußere Gallertschicht sehr stark auf, hebt sich aber nur an zwei Polen von der Sporenkugel ab (Textfig. 7 *a*, pag. 236). Dreht man eine solche Sporenanlage, so zeigt sich, daß diese Art der Abhebung daher rührt, daß die Elaterenschicht schon in diesem Stadium an dem oben beschriebenen Nabelfleck mit der Sporenkugel verwachsen ist. Man kann das manchmal noch deutlicher sehen, wenn man die Elaterenschicht beim Schneiden oder Durchquetschen von der

äußeren Gallertschicht abreißt oder über die Spore zurückschlägt. Dann bleibt der Elaterensack nur an dem Nabelfleck mit der Spore in Verbindung (Textfig. 6*b*). Wenn die Elaterenhülle etwas dicker geworden ist, erkennt man besonders gut die eben erwähnten größeren Körnchen, welche sich zu parallel verlaufenden Reihen angeordnet haben. Sie ziehen in ziemlich geringen aber gleichmäßigen Abständen,

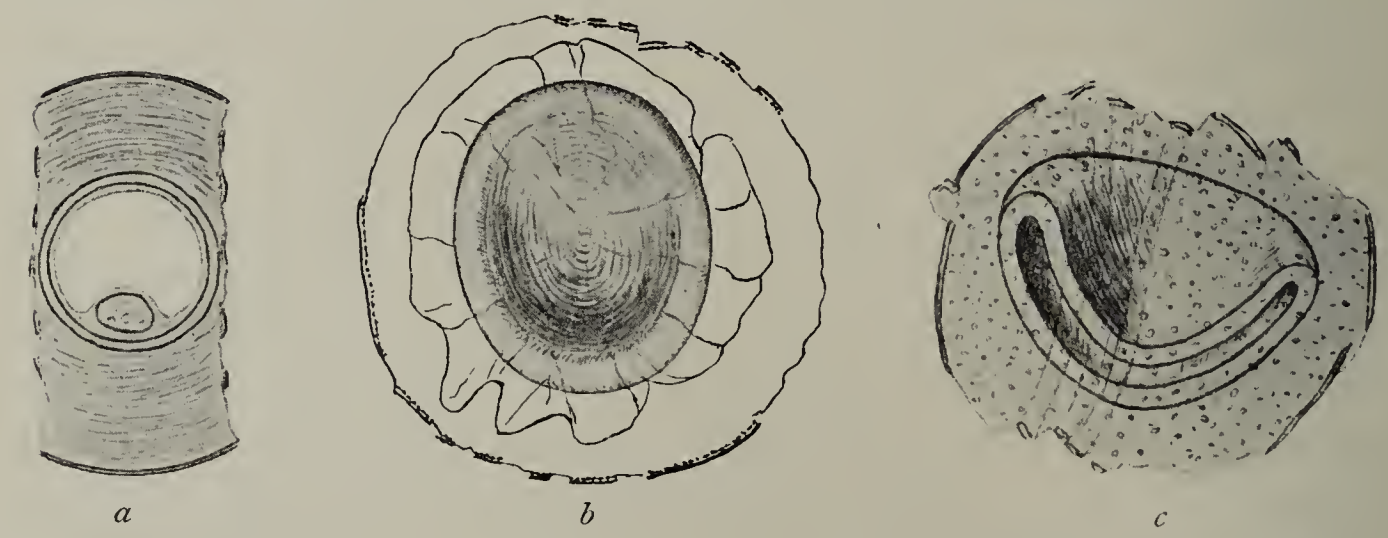


a *b*

Fig. 6. *a* Junge Elaterenhaut mit Körnchenreihen, vom Exospor abgerissen. *b* Etwas ältere Elaterenhaut, am Nabel am Exospor hängend.

Fig. 6.

die der Mitte der späteren Bänder entsprechen, über die ganze Elaterenhülle hin (Textfig. 6*a*). Setzt man jetzt Chlorzinkjod zu, so färbt sich das ganze Häutchen schwach hellviolett, zeigt also zum erstenmal Zellulosereaktion. Die Körnchen scheinen sich nicht zu färben, jedenfalls ist bei der starken Lichtbrechung derselben eine Färbung nicht mit Sicherheit zu erkennen. An der Stelle, wo die Körnchen liegen, treten dann sehr bald breitere, zuerst undeutlich begrenzte Streifen



a *b* *c*

Fig. 7. Fast reife Sporen. *a* Elaterenhaut abgehoben. *b* Elaterenhaut und Mittelhaut abgehoben. *c* Elaterenhaut grob gekörnelt.

auf, die bei Behandlung mit Chlorzinkjod dunkelviolett werden (Textfig. 6*b*). Wenn man in etwas älterem Stadium ein solches „Elaterenhemd“ im optischen Querschnitt betrachtet, erkennt man sehr schön die Querschnitte der Bänder als starke Verdickung und sieht, daß zwischen jeder Verdickung (Bandquerschnitt) ein etwa halb so breiter unverdickter Streifen liegt (Textfig. 7*a*, *b*, *c*). Die Bandquerschnitte springen nach

außen vor, sind aber nur auf dem Querschnitt deutlich zu sehen, während sie sich in der Flächenansicht nur schwach von der übrigen Haut abheben (Textfig. 7*c*). Sobald die Elaterenbänder sichtbar geworden sind, verschwinden die Körnchenreihen und die ganze Elaterenhaut erscheint auch an den Stellen, an denen die Bänder liegen, gleichmäßig punktiert (Textfig. 7*c*). Auf optischen Querschnitten kann man nun feststellen, daß auch auf der Innenseite des Elaterenhäutchens und der Elaterenbänder Körnchen liegen (Textfig. 7*b*), also umgekehrt wie bei der Mittelhaut, wo die Körnchen zuletzt auf der Außenseite der Mittelhautschicht angeordnet waren. Je dicker die Elateren werden, desto deutlicher wird die Zellulosereaktion mit Chlorzinkjod, und bei Behandlung mit JJK + H_2SO_4 zerfließt die ganze Elaterenschicht in intensiv blauvioletter Farbe. Später treten an den Elaterenbändern über dem inneren dicken Zellulosekern die äußeren zarten Hüllen auf, die keine Zellulosereaktion geben (Fig. 3*b*, pag. 228). Wie diese Hüllen entstehen, ob durch Auflagerung oder durch Umwandlung der äußeren Partien der Bänder, konnte nicht ermittelt werden. Nach Fertigstellung der Elateren verschwinden die Reste des Elaterenhäutchens und, wie es scheint, auch die äußere Gallertschicht, die in der reifen Spore nicht mehr vorhanden ist

Bei der Entwicklung der Elateren ist ein Punkt von besonderem Interesse. Wenn man das Perispor der Equiseten etwa mit dem Perispor einer Oospore von Peronospera vergleicht, so ergibt sich, daß hier das Perispor nach allen Seiten hin gleich ist, während es bei Equisetum einen polaren Bau hat. Im ersten Fall könnte man sich noch vorstellen, daß die Perispormasse durch allmähliche, chemische Umwandlung des Periplasmas entstünde und wie ein Sekret mechanisch auf die Spore abgelagert würde. Im zweiten Fall ist etwas Derartiges aber nicht denkbar. Wir sehen hier eine spezifische formative Tätigkeit des Plasmodiums. Es treten Reihen von Körnchen auf, die in zwei einander entgegengesetzten Richtungen um die Sporenachse herumlaufen, also eine polare Anordnung darstellen. Die Körnchen bilden sich in einer Hautschicht der Periplasmodiumvakuolen, welche die Sporen einschließen, sind aber bei jeder Spore anders gerichtet. Es liegt also nicht etwa eine Polarität des gesamten Periplasmodiums vor, denn dann müßte die Achsenrichtung der Spiralbänder bei allen Sporen die gleiche sein. Nun haben wir aber gehört, daß die Elateren alle an dem Kreuzungspunkt der vier Bänder an die Spore angewachsen sind (Textfig. 3*a*). Die Polarität der Spiralbänder ist also durch die Anheftungsstelle gegeben. Hier läßt sich nun freilich nicht entscheiden, ob die Ausbildung der

Verwachsungspunkte von der Spore oder von dem Elaterenhäutchen aus bestimmt wird. Denn der Nabelfleck, den wir an der älteren Spore antreffen, fehlt in der ersten Zeit der Verwachsung, ebenso läßt sich zu der Zeit auch an dem Elaterenhäutchen noch nicht feststellen, ob der Kreuzungspunkt der Elateren schon angedeutet ist. Mit anderen Worten, wir haben keine Anhaltspunkte dafür festzustellen, ob zuerst der Nabelfleck an der Sporenmembran vorhanden ist und dann an dieser Stelle das Elaterenhäutchen anwächst und von da aus seinen polaren Bau orientiert oder ob es umgekehrt ist. Es konnten ferner keine Beziehungen zwischen der Lage des Sporenkerns und der Anheftungsstelle ermittelt werden. Für die erste Zeit der Entwicklung, läßt sich das schon aus dem Grunde nicht nachweisen, weil die Verbindung des Perispors mit dem Exospor anfangs so locker ist, daß die Mittelhaut bzw. die Elaterenhaut bei jeder Quellung allseitig von dem Exospor abgehoben wird (Textfig. 5, pag. 233). Später kann man dagegen oft sehen, daß der Kern der Spore jedenfalls nicht gegenüber der Anwachsungsstelle liegt (vgl. Textfig. 7, pag. 236), und zwar auch in Stadien, in denen die Elateren noch in Entwicklung begriffen sind.

Es ist nun allerdings nicht anzunehmen, daß die Anwachsung an einer ganz beliebigen Stelle erfolgt, denn ein Punkt an der Oberfläche des Exospors ist besonders ausgezeichnet, nämlich derjenige, an dem in der Tetradenteilung die Sporen aneinanderstoßen. Es ist daher wahrscheinlich, daß die Anwachsung an dieser Stelle stattfindet. Bei E. limosum ließ sich das aber nicht festsellen, da ja die jugendlichen, unregelmäßig geschrumpften Sporen keine Membranen besitzen, also auch keinen Tetraederpol differenzieren können.

Wie dem aber auch sein mag, die räumliche Anordnung der Körnchen, welche die Bahn der Elaterenbänder bestimmen, muß auf die Tätigkeit des Periplasmodiums zurückgeführt werden, nur wissen wir bis jetzt nicht, ob die Elaterenhaut auch die Richtung der Achse dieser räumlichen Konstruktion bestimmt. Dagegen können wir mit Sicherheit sagen, daß die Plasmodiumkerne an dieser räumlich bestimmenden Tätigkeit des Periplasmodiums nicht beteiligt sind. Das wäre nur denkbar, wenn die Kerne eine bestimmte Lage zu der Achse der Elaterenbänder einnähmen. Das ist aber keineswegs der Fall. Vielmehr sind die Plasmodiumkerne ganz unregelmäßig zwischen die Sporen eingestreut, in wechselnder Anzahl um die einzelnen Sporen gelagert und außerdem in Gestalt und Größe ebenfalls überall verschieden. Die räumlich anordnende Tätigkeit kann also nur von dem Plasma des Periplasmodiums ausgehen.

Das Endosporium. Wann und wie das Endosporium gebildet wird, konnte bei der Schwierigkeit dasselbe überhaupt nachzuweisen, nicht festgestellt werden. In jüngeren Stadien, wenn das Exospor schon ausgewachsen ist, fehlt es, während es bei fast reifen Sporen sichtbar gemacht werden kann. Daraus geht jedenfalls soviel hervor, daß das Endosporium eine nachträglich gebildete Sporenhülle ist. Aus den oben angeführten Eigenschaften wird man aber weiter auch schließen dürfen, daß es eine selbständige Membran ist; denn es läßt sich glatt von dem Exospor ablösen und bleibt auch bei der Keimung nach dem Abwerfen des Exospors als erste Membran erhalten. Vielleicht bieten günstigere Equisetumarten (E. telmateja, Leitgeb 1884, pag. 67 Anm.) die Möglichkeit auch diese Frage sicher zu beantworten.

Die äußere Gallertschicht.

Von der äußeren Gallertschicht können wir nur angeben, daß sie nach der Mittelhaut gebildet wird, aber nicht wie sie entsteht. Es ist wahrscheinlich, daß die Körnchen, die man lange nach Fertigstellung der Mittelhaut an deren Außenseite (Textfig. 3*a*) und manchmal bei abgehobenen Elaterenhäutchen an deren Innenseite (Textfig. 6*b*) in einschichtiger, ziemlich gleichmäßiger Lage antrifft, mit der Bildung dieser Gallerte in Zusammenhang stehen. Es könnte aber auch sein, daß die Gallertsubstanz aus dem Periplasmodium direkt durch das Elaterenhäutchen sezerniert wird. Denn das Periplasmodium scheint überhaupt gallertige Einschlüsse zu enthalten. Schon bei der Archesporbildung, wenn die Spormutterzellen noch in geschlossenen Gruppen zusammenliegen, kann man nach Wasserzusatz in der Lücke, die zwischen den Archesporzellen und dem abgehobenen Periplasmodium entsteht, eine feine konzentrische Streifung erkennen, die von einer gallertartigen Infiltration herrührt. Da die äußere Gallertschicht nach der Mittelhaut auftritt, kann sie aber nicht von einer Differenzierung des Exospors herrühren, sondern stammt jedenfalls auch vom Periplasma und gehört somit zum Perispor.

Zusammenfassung.

Das Periplasmodium entsteht aus unregelmäßig abgegrenzten Tapetenzellen, von denen sich nicht sagen läßt, ob sie alle genau gleicher Herkunft sind. Die Tapetenzellen vermehren sich zuerst eine Zeitlang durch Zellteilung mit karyokinetischer Kernteilung ehe sie fusionieren. Nach der Fusion erfolgt durch typische Amitose starke Kernvermehrung. Die Fusion beginnt an verschiedenen Stellen in dem Tapetum, in dem

zuerst schmale Verbindungsbrücken zwischen den einzelnen Tapetenprotoplasten auftreten, von denen ausgehend die Verschmelzung die auf einzelnen Protoplasten übergreift, um mit einer Fusion sämtlicher Protoplasten zu einem einzigen neuen mantelförmigen Plasmakörper zu endigen. Bei diesem Vorgang werden die Hautschichten der innen liegenden Protoplasten ganz, die der übrigen zum Teil aufgelöst, und der Fusionsprotoplast bildet eine neue zusammenhängende Hautschicht. Das Periplasmodium dringt dann zwischen die Sporenanlagen ein, bis diese gleichmäßig in der Plasmamasse verteilt sind. Infolgedessen werden die Grenzen der ursprünglich individuell gesonderten Tapetenprotoplasten verwischt und schließlich die ganze Protoplasmamasse gründlich durcheinander gerührt. In dieser Plasmamasse bilden sich charakteristisch gestaltete Stärkekörnchen aus, die später wieder verschwinden. Die Haupttätigkeit des Periplasmodiums ist eine formative. Es bildet um jede Spore zuerst eine kutinisierte Lamelle, die sog. Mittelhaut und dann das Elaterenhäutchen, aus dem die Elateren hervorgehen. Die Elateren sind an einer bestimmten Stelle an die Spore angeheftet und laufen von hier aus nach zwei Polen der Spore in gegenläufigen Spiralen. Die Elateren zeigen also eine polare Anordnung. Da sie aus Körnchenreihen in dem Elaterenhäutchen hervorgehen, muß dem Protoplasten die Fähigkeit einer räumlich geordneten formativen Tätigkeit zugesprochen werden. Eine Mitwirkung der Tapetenkerne ist dabei ausgeschlossen, da diese keine bestimmte Lagerung zeigen. Die formative Tätigkeit des Periplasmodiums ist auch insofern mannigfaltig, als die Elateren eine komplizierte Struktur aufweisen, und als von dem Periplasmodium außer den Elateren und der Mittelhaut noch zwei (?) Gallertschichten um jede einzelne Spore gebildet werden. Die Mittelhaut sowie die Elateren gehen aus Vakuolenhäuten des Periplasmodiums hervor. Die Mittelhaut ist von dem Exospor und das Elaterenhäutchen von der Mittelhaut durch eine Gallertschicht getrennt, die nach außen hin allmählich verquellen, also keine scharfe Abgrenzung aufweisen. Schon das spricht angesichts der festen Verbindung der Vakuolenhäute (aus denen die Mittelhaut bzw. die Elaterenhaut entsteht) mit dem Periplasmodium gegen eine Differenzierung dieser Häute aus dem Exospor. Einen sicheren Beweis für die selbständige Entstehung der Mittelhaut und der Elaterenschicht aus dem Periplasma bietet die Tatsache, daß die jungen Sporen noch keinerlei Anlage eines Exospors zeigen, wenn die Vakuolenhaut schon vorhanden ist, aus der später die Mittelhaut hervorgeht, daß also die Anlage der Mittelhaut *vor* der Anlage des Exospors erfolgt. Damit ist auch die formative Betätigung des Periplas-

modiums festgestellt. Das Periplasmodium stellt also einen lebenden Protoplasten dar, der mit formativer und räumlich anordnender Baufähigkeit begabt ist.

Literatur.

Beer, R., On the development of the spores of Riccia glauca. Ann. of bot. 1906, Vol. XX, pag. 275.

Bower, F. O., Studies in the spore producing members. I. Equisetinae and Lycopodinae. Phil. transact. r. soc. 1894, Vol. CLXXXV, pag. 473.

Campbell, D. H., The structure and development of Mosses and Ferns. II. ed. New-York 1905.

Fischer v. Waldheim, Al. Über die Entwicklung der Farnsporen. Jahrb. für wiss. Bot. 1865—66, Bd. IV, pag. 349.

Fitting, H., Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes und Selaginella und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Membranen. Bot. Zeitg. 1900, Bd. LVIII, pag. 107.

Goebel, K., Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Zeitg. 1880, Bd. XXXVIII, pag. 545, 1881, Bd. XXXIX, pag. 681.

Ders., Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

Hawkins, The developement of the sporangium of Equisetum hiemale. Ohio Naturalist 1907, pag. 123—126.

Heinricher, E., Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung der Salvinia natans; verglichen mit den übrigen Rhizocarpeen. Sitzungsber. d. k. k. Akad. Wiss. Wien 1882.

Hofmeister, W., Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen usw. Leipzig 1851.

Ders., Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen I. Abh. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 1852, Bd. IV.

Ders., Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. III, pag. 259—293.

Jeffrey, E. C., The developement, structure and affinities of the genus Equisetum. Mem. Boston soc. of nat. hist. 1899, Vol. V.

Juranyi, Über die Entwicklung der Sporangien und Sporen von Salvinia natans. Berlin 1873.

Leitgeb, H., Über Bau und Entwicklung der Sporenhäute und deren Verhalten bei der Keimung. Graz 1884.

Meunier, A., La Pilulaire. Étude anatomico-génetique du sporocarpe chez la Pilularia globulifera. La Cellule 1887, Tome IV, pag. 319.

Mettenius, G., Beiträge zur Kenntnis der Rhizocarpeen. Frankfurt 1896.

Mohl, H. S., Einige Bemerkungen über die Entwicklung und den Bau der Sporen der kryptogamischen Gewächse (2 Taf.). Flora 1833, Bd. I, pag. 43. (Vermischte Schriften 1845, Bd. VI, pag. 67—83.)

Pringsheim, H., Zur Morphologie der Salvinia natans. Jahrb. f. wiss. Bot. 1863, Bd. III, pag. 484.

Russow, E., Vergleichende Untersuchungen usw. der Gefäßbündelkryptogamen. Petersburg 1872.
Sachs, J., Lehrbuch der Botanik 1874.
Sadebeck, R., Equisetaceae. Engler u. Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 1900.
Sanio, C., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Sporen von Equisetum palustre. Bot. Zeitg. 1856, Bd. XIV, pag. 177 ff.
Ders., Einige weitere Bemerkungen über die Sporenentwicklung bei den Equiseten. Bot. Zeitg. 1857, Bd. XV, pag. 657 ff.
Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880.
Ders., Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882.
Ders., Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Jena 1889.
Ders., Über Azolla. Jena 1893.
Ders., Apogamie bei Marsilia. Flora 1907, Bd. XCVII, pag. 176.
Wasiliewski, W. v., Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose I. Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. XXXVIII, pag. 377—420.
Ders., Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose II. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XXXIX, pag. 581—606.
Zimmermann, A., Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Kernes. Jena 1896.

Figurenerklärung zu Tafel XIII.

Fig. 1. *Equisetum limosum.* Längsschnitt durch ein junges Sporangium (Querschnitt durch einen Zapfen). In der Mitte die Zellen des Archespors mit dichtem Plasma und großen Kernen. Außen die Tapetenzellen mit kleinen Kernen und wenig Plasma.

Fig. 2. Desgl. Tapetenzellen in Fusion begriffen. In *a* vier Zellen, von denen schon je zwei verschmolzen sind. An dem linken Paar ist noch ein Einschnitt vorhanden, der die Grenze zwischen den beiden ursprünglichen Protoplasten andeutet. In der Mitte eine Verbindungsbrücke, von der die weitere Verschmelzung ausgeht. *b* fünf Protoplasten, z. T. miteinander verschmolzen.

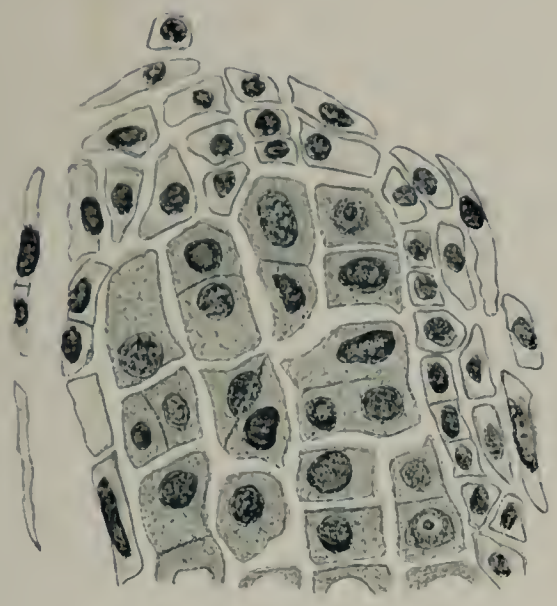
Fig. 3. Desgl. Sporenmutterzellen in Reduktionsteilung begriffen. Das Periplasma dringt zwischen die Sporenmutterzellen ein, die Tapetenkerne liegen noch dicht gedrängt an der Peripherie.

Fig. 4. Desgl. Tetradenteilung. Die Sporenmutterzellen sind alle in das Periplasma eingebettet, die Tapetenkerne überall in dem Periplasma zerstreut.

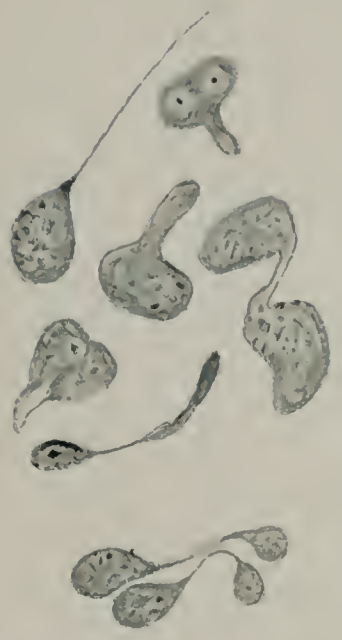
Fig. 5. Desgl. Die Sporen sind isoliert, mit einem sehr zarten Häutchen, der Anlage des Exospors umgeben. Das Periplasmodium das unregelmäßig grobnetzige Struktur besitzt, ist gegen die Sporen durch eine scharf konturierte Vakuolenhaut abgehoben. Die Periplasmodiumkerne sind unregelmäßig gestaltet (die kleineren z. T. Querschnitte), einige zeigen noch Fragmentationsbilder.

Fig. 6. Desgl. typische Fragmentationsbilder aus etwas jüngerem Periplasmodium.

Fig. 7. Desgl. Aus etwas jüngerem Studium wie Fig. 5. Der Sporenprotoplast hat noch keine erkennbare Membran, seine Oberfläche ist an einigen Stellen an der Vakuolenhaut des Periplasmodiums, die schon scharf konturiert ist, hängen geblieben.



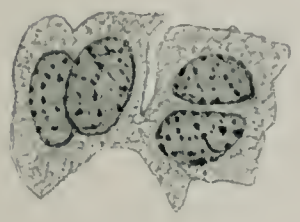
1.



6.

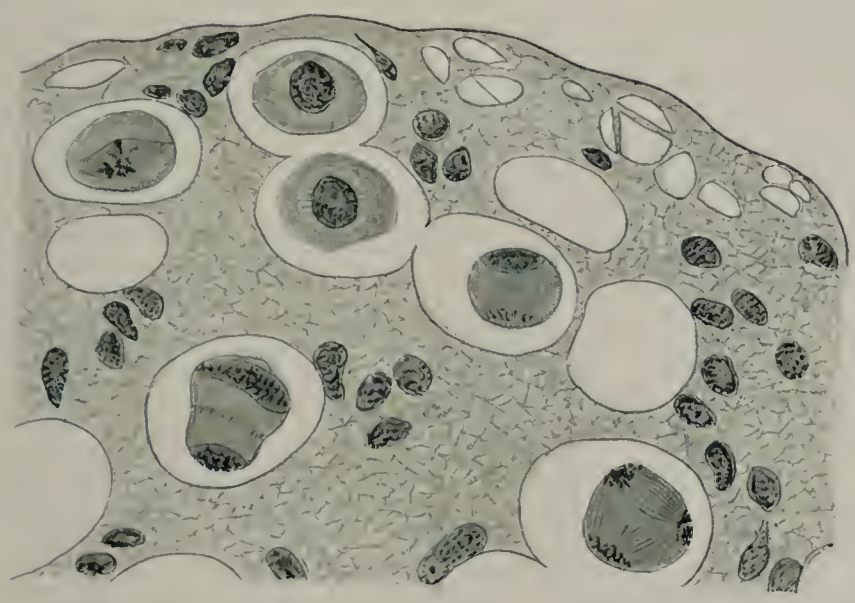


b

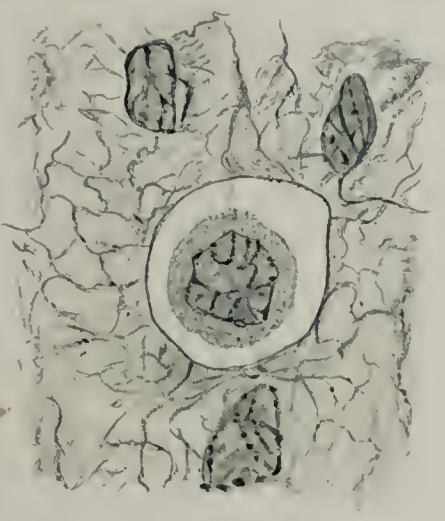


a

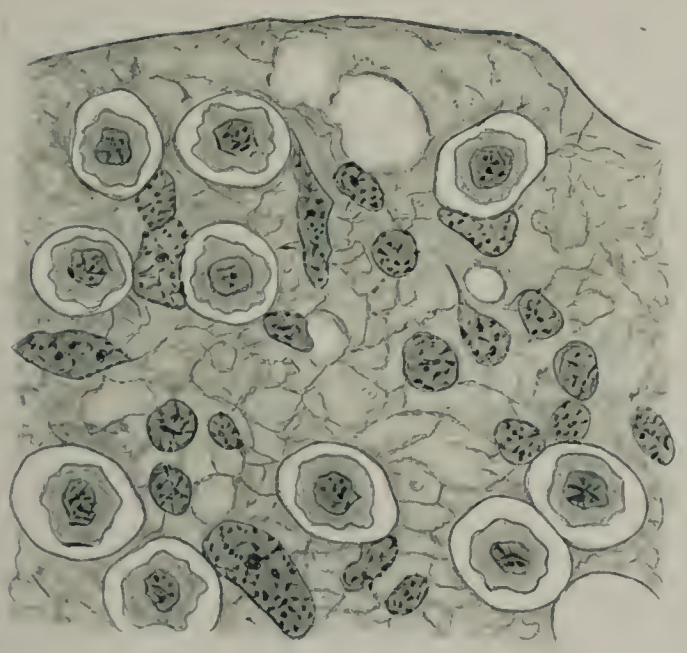
2.



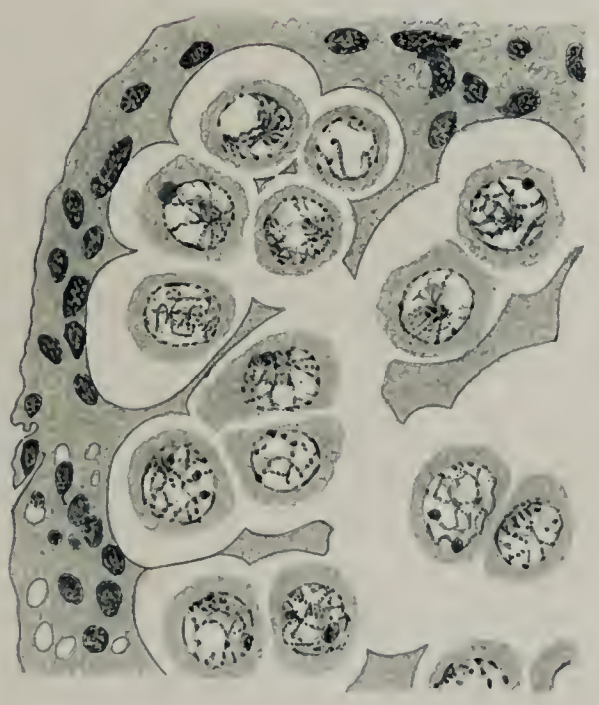
4.



7.



5.



3.

Hannig.

Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

Luth. Anst. v. K. Wesser, Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 102

Autor(en)/Author(s): Hanning E.

Artikel/Article: Über die Bedeutung der Periplasmodien 209-242