

(Aus dem Botanischen Institut der Lehr- u. Forschungsanstalt für Wein-, Obst- und Gartenbau in Geisenheim am Rhein.)

Über das Studium der Chondriosomen pflanzlicher Zellen *intra vitam*.

Von HUGO SCHANDERL.

Mit 12 Textabbildungen.

Nach verheißungsvollen Anfängen mit Arbeiten von BENDA (1) (1897—1899), MEVES (2) (1904), GUILLIERMOND (3) (1911—1912), LEWITSKY (4) (1911) und SCHERRER (5) (1913) ist die Chondriosomenforschung merkwürdigerweise um die Zeit des ersten Weltkrieges in ihrer Entwicklung stecken geblieben. Die bis 1910 erzielten Ergebnisse sind von HENRIK LUNDEGARDH (6) und die bis 1912 erzielten von E. W. SCHMIDT (7) einer Kritik unterzogen worden. Aus diesen Sammelreferaten sind bereits die Gründe ersichtlich, wieso trotz der schönen und überraschenden Anfangserfolge dieser wichtige Teil der Zellforschung erlahmte: man glaubte allein mittels künstlicher Fixier- und Färbemethoden Wesen und Bedeutung dieser Plasmaorgane entziffern zu können. Indessen erlaubten die Untersuchungen an totem mit allen möglichen Chemikalien behandeltem Material oftmals nicht die Entscheidung, ob man es mit Artefakten oder mit wirklichen, natürlichen Gebilden zu tun hatte.

In der genannten kritischen Abhandlung wies LUNDEGARDH schon damals auf den einzig erfolgversprechenden Weg hin, nämlich die Lebendbeobachtung. Freilich hatte damals LUNDEGARDH recht, wenn er sagte, daß wir „die Zellstrukturen“ selten lebend wahrnehmen können. Aber es gibt einerseits den Ausweg, solche Objekte zu suchen, welche eine Lebendbeobachtung der Zellstrukturen, vor allem der sog. Chondriosomen oder Mitochondrien gestatten. Andererseits besitzen wir heute in der Phasenkontrastmikroskopie ein ausgezeichnetes Hilfsmittel, um unter Umgehung von strukturzerstörenden Fixierungen und Färbungen die Chondriosomen im Leben zu studieren. Welche großartigen Möglichkeiten das Phasenkontrastverfahren nach ZERNIKE gerade der Cytologie bietet, hat jüngst auf dem deutschen Zoologenkongreß in Mainz (2.—6. August 1949) der von K. MICHEL vorgeführte Film über Reifeteilungen bei der Spermatogenese in anschaulicher Weise aufgezeigt. Hier sah man allein durch optische Kontrastierung nicht allein die Chromosomen, sondern auch die Chondriosomen *intra vitam*.

GUILLIERMOND (8) hat uns bereits 1934 den Weg gewiesen und Pflanzen aufgezeigt, die sich sehr gut für die Lebendbeobachtung der Chondriosomen eignen. Nach GUILLIERMOND sind von den Pilzen *Saprolegnia* und *Endomyces*, von höheren Pflanzen die Epidermiszellen, von Monokotylen Blüten und Früchte sehr geeignet, um das Chondriom *intra vitam* zu beobachten. Außerdem empfahl er die sublethale Färbung mittels Janusgrün, Dahlia- oder Methyl-

violett. GUILLIERMOND hat freilich die Chondriosomen lediglich zeichnerisch, nicht durch Lichtbilder wiedergegeben. Daß selbst der beste Zeichner die Chondriosomen nicht absolut naturgetreu darzustellen vermag, sondern, daß selbst beim Zeichnen „Artefakte“ herauskommen, wird später an dem Beispiel des Chondrioms von *Rhizopus nigricans* gezeigt werden. (Siehe Abb. II).

Für das Chondriosomenstudium ist das Zeitalter des Fixierens und Anfärbens, sowie der zeichnerischen Darstellung vorbei. Hier ist die optische Färbung und die Mikrophotographie unersetzlich.

Im folgenden seien Pflanzen aufgeführt, welche sich für Lebendbeobachtung der Chondriosomen besonders eignen.

In erster Linie sind dazu Einzeller, wie Hefen und Pilze geeignet, weil die Einzelligkeit oder eine einzige Lage von Zellen eine klare Einsicht und Übersicht erlaubt, ohne daß vorher Gewebe in Schnitte zerlegt werden brauchen. Sodann kann man sich Entwicklungsstadien herausuchen, in denen entweder die Chondriosomen besonders klar hervortreten oder sonst noch wenig andere Zellinhaltsstoffe die Übersicht stören.

I. Lebendbeobachtung der Chondriosomen von Saccharomyceten.

Unter den Hefen eignen sich wiederum diejenigen Gattungen mit großen Zellen wie *Schizosaccharomyces* und *Saccharomycodes* besser als die Gattungen mit ziemlich kleinen Zellen.

Abb. 1 zeigt junge, in Teilung begriffene Zellen von *Schizosaccharomyces Pombe* (LINDNER) mit dem einfachen Lichtmikroskop aufgenommen. Der Teilung der Zellen geht hier immer eine Teilung der Chondriosomen voraus, die sich deutlich allein mittels Abblendung hervorheben lassen. Auf der photographischen Platte lassen sich nicht immer sämtliche Chondriosomen einer Garnitur abbilden und zählen, weil bekanntlich nur die jeweils in der optischen Ebene liegenden Gebilde scharf erfaßt werden. Bei der mikroskopischen Beobachtung jedoch kann man durch feines Verstellen der optischen Ebene mittels Feineinstellschraube, mit Leichtigkeit häufig die Garnituren auszählen. Dabei kann man feststellen, daß bei den Hefen in der Regel nicht beliebig viele Chondriosomen gebildet werden, sondern sehr häufig bestimmte Zahlen von Chondriosomen bevorzugt zu werden scheinen, worauf bereits WINGE und LAUSTSEN (9) (1940) hingewiesen haben. So scheint für einzellige *Saccharomyces*-Arten die Zahl 4, für größerzellige die Zahl 8, für die kleinen Zellen der Gat-

tung *Schizosaccharomyces* die Zahl 8, für die größeren die Zahl 16 und 32 eine Bedeutung zu haben.

Es würde sich verlohnen, mittels statistischer Methoden an Hand eines größeren Zahlenmaterials zu prüfen, ob und wie weit die Chondriosomenzahlen für einzelne Hefegattungen konstant sind.

Mit dieser Feststellung, daß bei den Zellen dieser Pflanzen häufig ganz bestimmte Chondriosomenzahlen wiederkehren, schaltet allein schon der eventuelle Einwand aus, daß diese Gebilde vielleicht Produkte und nicht Organe des Protoplasmas wären. Produkte wie Fettkugeln, Volutinkörner usw. kommen selten in absolut gleicher Größe und gleicher Anzahl in den Zellen vor.

geworden sind, beschäftige ich mich mit der speziellen Biologie der Hefechondriosomen. Ich konnte die diesbezüglichen Beobachtungen von WINGE und LAUSTSEN nicht nur bestätigen, sondern noch wesentlich ergänzen und erweitern.

Jeder Sporenbildung bei Hefen gehen immer ganz typische und gesetzmäßige Vorgänge bei den Chondriosomen voraus, so regelmäßig, daß man diese Vorgänge als sicheres Indizium für eine bevorstehende Sporulation benutzen kann. Ja, man kann in gewissen Stadien nicht allein sagen, daß die Hefe vorhat, Sporen zu bilden, sondern auch an Hand

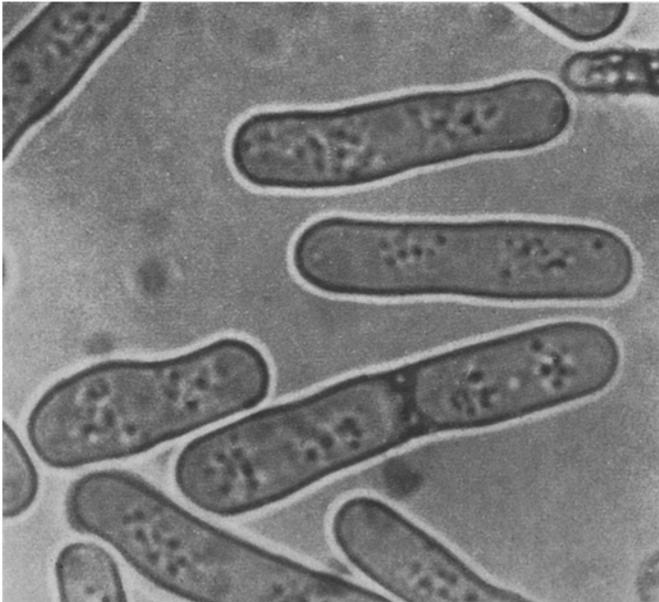


Abb. 1. Die Hefe *Schizosaccharomyces Pombe* (LINDNER) in Teilung. Man sieht, daß der Querwandbildung eine Teilung der einzelnen Chondriosomen (Chondrioschisis) und Bewegung der Chondriosomengruppen (Chondriokinesis) vorausgeht. Vergrößerung 3000:1. Aufnahme intra vitam (Dr. habil. REUMUTH).



Abb. 2. Phasenkontrastaufnahme von *Schizosaccharomyces Pombe* intra vitam. Die Chondriosomengarnituren heben sich als dunkle Körper sehr kontrastreich ab. Vergrößerung 2500:1 (Aufnahme Dr. habil. REUMUTH).

In Abb. 1 und 2 kann man weiterhin erkennen, daß die Chondriosomen-Garnituren in einer Art Matrix als besonderer Einbettungssubstanz liegen, daß die Garnitur einer noch kleinen Zelle zunächst in 2 Gruppen aufgeteilt, während der Streckung dieser Zelle die Chondriosomen sich durch Teilung vermehren, wobei Diplokokken- und Tetradenfiguren auftreten, schließlich jede Gruppe sich wiederum in 2 neue Gruppen zerteilt, wodurch in diesem Stadium deutlich 4 Garnituren sichtbar werden. Erst jetzt setzt die Abschnürung der Hefezelle durch Querwandbildung ein. Auf beiden Abbildungen (1 u. 2) ist jeweils eine Zelle, welche eben eine Querwand bildet, klar zu sehen. In diesem Falle bekommt jede Tochterzelle 2 Garnituren zu je 8 Chondriosomen also insgesamt 16 mit. Aber nicht allein bei der Zellteilung geht eine gesetzmäßige Aufteilung des Chondriosomenbestandes voraus, sondern auch bei der Sporenbildung, hier ganz besonders schön, so daß man hier am leichtesten die typischen Chondriosomenzahlen feststellen kann.

Auch dies haben bereits 1940 WINGE und LAUSTSEN beobachtet und hier den Ausdruck „Chondriokinesis“ benützt, den auch schon GUILLIERMOND 1934 erwähnt. Seitdem mir 1943 die Arbeiten dieser Autoren bekannt

der Anzahl der Chondriosomengruppen voraussagen, wieviele Sporen sie bilden wird.

Die Hefen bilden je nach Gattung 1, 2, 4 oder 8 Sporen. Eingeleitet wird jede Sporulation mit einer Bewegung oder Teilung der Chondriosomen. So vereinigen sich die sehr kleinen Chondriosomen der Gattung *Mycoderma* zuerst in der Mitte der Zelle, bilden eine gemeinsame, kugelförmige Matrix, teilen sich darin und bewegen sich in 2 Gruppen, welche eine Halbkugel bilden, zu den polaren Enden der länglich gestreckten Zelle. Dort vereinigen sie sich, jede Gruppe formiert eine halbkugelige Spore, also pro Zelle 2. Manchmal werden auch 4 Sporen gebildet. Die Gattung *Kloeckeraspora* (NIEHAUS) schien bisher mit nur einer Spore je Askus unter den Saccharomycetaceae aus der Reihe zu tanzen. Das Studium ihrer Chondriosomenbiologie vor der Sporulation hat jedoch einwandfrei ergeben, daß dies nur scheinbar der Fall ist. Die Chondriosomenverteilung beweist daß ursprünglich 4 Sporen „geplant“ waren, weil zunächst noch deutlich die Vorkehrungen für die Anlage von 4 Sporen bei der Chondriosomenverteilung zu erkennen sind.

Von den 4 Sporenanlagen wird in der Regel nur eine, manchmal noch 2, weiterentwickelt. In einem reifen Askus sind noch die Reste der drei „sterilen“ Anlagen zu sehen, auf deren Kosten die eine Spore vergrößert ausgebaut wird.

Bei der Gattung *Saccharomyces* haben haploide Zellen anscheinend 4, diploide 8 Chondriosomen. Sporen

können nur von diploiden oder von einer Zellzygote zweier haploider Zellen, also nach Diploidisierung gebildet werden. Die 8 Chondriosomen teilen sich als Einleitung der Sporulation. Wir sehen dann 8 Paare in Diplokokkenform. Die 16 Chondriosomen teilen sich zuerst in 2 Gruppen, diese nochmals, so daß 4 Gruppen zu je 4 Chondriosomen sichtbar werden. Jede Gruppe umschließt eine Fettkugel, verschmilzt teilweise oder ganz miteinander und ist anscheinend am Bau der Sporenwand mit beteiligt.

Wir können in Anlehnung an den Begriff Karyokinesis mit vollem Recht die Gesamtheit dieser Vorgänge „Chondriokinesis“ nennen. Die Phase der Teilung der Chondriosomen kann mit Chondrioschisis, die Phase der Gruppierung Chondriochoris und die der Verschmelzung bei der

Die Lebensäußerungen der Chondriosomen der Hefen sind weiterhin noch mannigfaltiger. Bis jetzt lernten wir ihre Teilungen und Bewegungen vor einer Zellteilung oder Sporenbildung kennen. Sie bleiben hierbei innerhalb der Zelle. Bei einigen Hefegattungen haben wir jedoch in bestimmten Lebensphasen die interessante Erscheinung der Auswanderung der Chondriosomen aus der Zelle. Es gelang uns mit freundlicher Hilfe des Herrn Dr. habil. REUMUTH solche Auswanderungsstadien im Phasenkontrastbild festzuhalten. Die Phasenkontrastaufnahme Abb. 3 zeigt eindeutig eine Ausbeulung der Zellwand als erstes Anzeichen des Austrittes. Während des Austrittes sind die Chondriosomen schlank, nachher runden sie sich ab und lassen die Hefe „igelartig“ erscheinen. Solche „igelige“

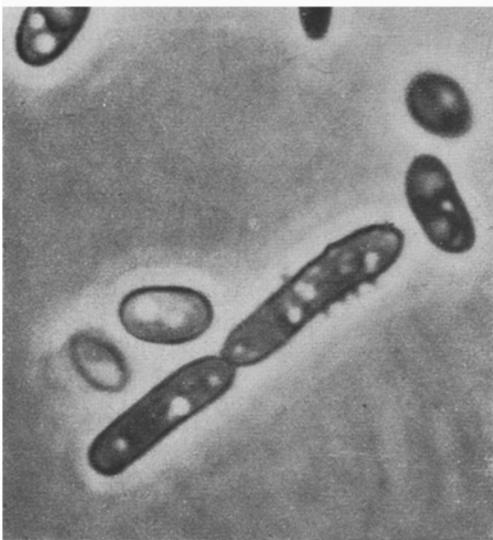


Abb. 3. *Pichia farinosa* bei der Exkretion von Chondriosomen. Man sieht auf der einen Seite deutlich eine Beule, wo ein Chondriosom kurz vor dem Austritt steht. Auf der anderen Seite 4 Chondriosomen eben beim Durchtritt, oben auf der Zelle deutlich ein bereits mit der Lipoidhülle außerhalb der Zellwand haftendes Chondriosom. Phasenkontrastaufnahme von Dr. habil. REUMUTH. Vergrößerung 1800 : 1.

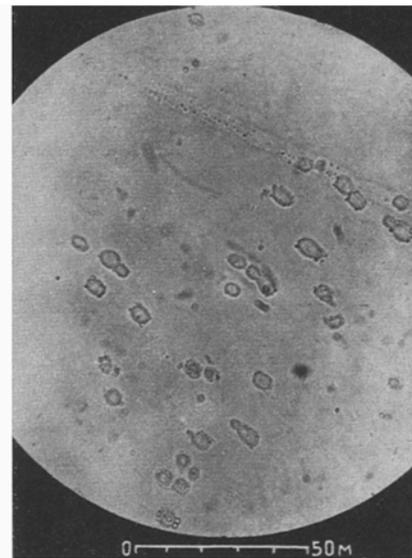


Abb. 4. Durch Chondriosomen-Exkretion „igelartig“ erscheinende Zellen einer Weinhefe im oxydativen Stadium (Hautstadium). Vergrößerung 500 : 1.

Sporenbildung mit Chondriosyndesis gekennzeichnet werden.

Jedenfalls zeigen diese Vorgänge mit aller Klarheit, daß die Chondriosomen hier die Hauptrolle bei der Zellteilung und Sporenbildung spielen. Versucht man Hefezellen in dem Stadium, wie es in den Abb. 1 und 2 erfaßt ist, nach bisher üblich gewesenen Methoden zu fixieren und mittels Kernfarbstoffen zu färben, so koaguliert das Protoplasma und die Chondriosomen werden durch die Koagulation zu festen Haufen zusammengezogen. Von früheren Autoren sind in der Regel diese „Artefakte“ als Zellkern gedeutet worden und es besteht schwerer Verdacht, daß die von BADIAN (10) 1937 bei Hefen als Chromosomen gedeuteten Gebilde in Wirklichkeit nichts anderes als Chondriosomen waren, während er die zu Haufen zusammengezogenen Chondriosomen als Zellkern deklarierte.

Die Hefecytologie basierte bis jetzt lediglich auf den Interpretierungen von durch Fixieren und Färbungen jämmerlich deformierten Zellenleichen. Sie kann nur vorwärtskommen, indem sie mit modernen Methoden und mit Lebendbeobachtungen intakter Zellen erneut gründlich angepackt wird.

Zellen treten auch häufig im oxydativen Stadium von *Saccharomyces*-Arten auf (Abb. 4). Diese eigenartige Chondriosomenauswanderung haben wir früher immer als Kokkeninfektion gedeutet. Ein Bild, wie in Abb. 4 läßt immer noch den Einwand zu, daß die betreffende Kultur mit Kokken infiziert ist, welche durch Oberflächenkräfte angezogen den Hefezellen aufsitzen. Der Vorgang des Hindurchtretens konnte einwandfrei beobachtet werden. In Abb. 3 ist mittels Phasenkontrastverfahren der Firma Zeiß das Stadium des Durchtritts der Chondriosomen durch die Zellwand in unzweideutiger Weise festgehalten.

Die Chondriosomen von ausgesprochenen Kahlhefen wie *Pichia* und *Mycoderma* sind oft auch mehr oder minder stark mit einer Fettschicht umgeben. Dann kann man sie mit Sudan III rötlich färben. Löst man aber das Fett mittels Äther oder Benzin, so bleibt stets eine plasmatische Substanz zurück.

Diese ausgeschiedenen Hefechondriosomen habe ich, wie vorher erwähnt, früher zunächst selbst lange Zeit für Kokkeninfektionen gehalten. Daher wurden diese Kahlhefestämme oftmals hintereinander mittels der KOCHSchen Plattengußmethode, hinterher mittels der LINDNERSchen Tröpfchenmethode von einer einzigen

Zelle ausgehend, welche auf Abwesenheit der vermeintlichen Kokken unter dem Mikroskop geprüft worden war, neu isoliert. Es stellte sich aber im Laufe der Jahre einwandfrei heraus, daß die vermeintliche Kokkeninfektion keine Verunreinigung war, sondern immer in einem gewissen Lebensstadium der Hefen durch Austritt kokkenähnlicher Kügelchen aus den Zellen von selbst entstand.

Schließlich glaubte ich, diese Plasmaemanationen wären mit den JONAS'schen „Sporoidkörperchen“ identisch. JONAS (11) hatte nämlich behauptet, diese Gebilde hätten Sporenfunktion und aus ihnen würden nach und nach wieder normal große Hefezellen entstehen,

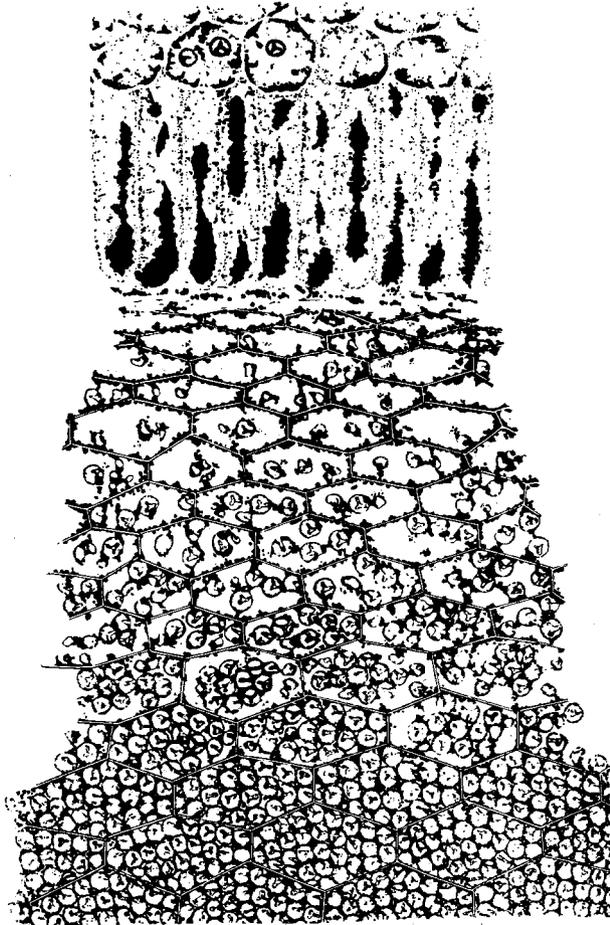


Abb. 5. Darstellung der Auswanderung der Chondriosomen aus den Schildchen-Epithelzellen eines keimenden Maiskornes in die Endospermzellen von HORNING und PETRIE, mit Originaltext.

Zusammen mit BALTATU (12) habe ich die vermeintlichen JONAS'schen Sporoidkörper mittels geeichter Membranfilter von 1 μ Porenweite von den Hefen getrennt und gesondert für sich auf festen und flüssigen Nährböden zu kultivieren versucht. Es ist uns in einigen Fällen gelungen, sie gesondert einige Zeit weiter zu kultivieren, aber neue Hefezellen, wie JONAS angab, entstanden daraus nicht. Daher konnten sie nicht die von JONAS behaupteten Sporoid-Eigenschaften haben.

Durch die Arbeiten von WINGE und LAUSTSEN wurde mir die wahre Natur dieser Plasmaorgane klar, vor allem durch das Studium der Chondriosomen der Gattung *Saccharomyces* und *Schizosaccharomyces*, wo bei anaerober Kultur diese Gebilde innerhalb der Zelle bleiben und nur im oxydativen Lebensstadium zuweilen aus der Zelle austreten.

Bei den obligaten Kahlhefen gehört jedoch die Auswanderung der Chondriosomen zu den ständig wie-

derkehrenden normalen Lebenserscheinungen.

Die Fähigkeit der Chondriosomen, aus einer Zelle auszuwandern, wurde schon 1927 von E. S. HORNING und A. H. K. PETRIE (13) vermutet. Die australischen Autoren studierten an Hand von Mikrotomschnitten die Vorgänge beim Keimen des Maiskornes. Dabei stellten sie fest, daß im ruhenden Korn die Schildchen-Epithelzellen besonders reich an Chondriosomen sind. Aber vom 5. Tag der Ankeimung an sind die Chondriosomen vom Innern des Schildchens an die peripheren, dem Endosperm anliegenden Zellen gewandert. Von da aus wanderten sie, anscheinend durch die Zellwände hindurch, in das Endosperm ein und drangen von Schicht zu Schicht im Endosperm vor, während gleichzeitig mit ihrem Vordringen die Stärke verzuckert wurde. HORNING und PETRIE konnten an ihrem Objekt den Vorgang der Auswanderung selbst nicht beobachten. Sie konnten nur schlußfolgern, daß eine Aus- und Einwanderung erfolgt sein mußte. Bei den Hefen und auch zuweilen bei Mucoraceen jedoch, läßt sich die Auswanderung der Chondriosomen intravital beobachten. Die Wanderungsfähigkeit dieser Plasmagebilde hat für das Verständnis verschiedener Vorgänge, welche man bisher nicht erklären konnte, eine Bedeutung. So kann z. B. bei Pfropfungen mit der Zeit ein Chondriosomenaustausch von der Unterlage zum Edelreis und vom Edelreis in die Unterlage stattfinden. Es können bestimmte chemische Eigenschaften von einem Partner zum anderen übergehen; denn die Chondriosomen sind Stätten der Enzymproduktion und chemisch als die leistungsfähigsten Elemente der Zelle anzusehen.

So konnte bisher die Vererbungswissenschaft nichts mit den von MITSCHURIN¹ geschaffenen Begriffen „Mentorisierung“ und „vegetativer Annäherung“ anfangen. Die von MITSCHURIN damit erzielten praktischen Erfolge sind jedoch real vorhanden und nicht zu bestreiten. MITSCHURIN hat z. B. eine nicht ganz frostsichere Obstneuzüchtung dadurch frostsicher gemacht, daß er auf sie erst einige Jahre eine frostresistente Sorte aufpfropfte. Dies nannte er „Mentorisieren“.

Nachdem erwiesen ist, daß Plasmaorgane, wie die Chondriosomen von ihren Mutterzellen auswandern können, so ist es kein Risiko, anzunehmen, daß bei der Mentorisierung chemisch sehr leistungsfähige Chondriosomen von der Unterlage in den Pfropfpartner einwandern und mit der Zeit zum normalen Zellinventar des Gewebes des Edelreises werden — und umgekehrt.

MITSCHURIN gelangen Artkreuzungen häufig nur dadurch, daß er zunächst die geplanten Bestäubungspartner zusammenpfropfte. Waren nun durch diese vorbereitende „vegetative Annäherung“ die beiden Partner einige Jahre aneinander gewöhnt, so gelang ihm nachher eine Kreuzung viel leichter als ohne die Maßnahme. Auch hier kann man daran denken, daß die „vegetative Annäherung“ zunächst eine Annäherung der beiden Plasmone durch Chondriosomenwanderung ist, wodurch die beiden Geschlechtspartner verwandtschaftlich näher gebracht werden.

Zugegeben, dies sind einstweilen nur spekulative Ableitungen. Sie sind aber bestimmt als künftige

¹ Siehe SCHMIDT, MARTIN: MITSCHURIN, Leben und Werk. Berlin 1949.

Arbeitshypothesen für den Pflanzenzüchter brauchbar und nützlich.

Bekanntlich lassen sich die Chondriosomen sublethal mit Janusgrün anfärben. GUILLIERMOND (8) und seine Schule haben nachgewiesen, daß Janusgrün ein Indikator für Proteasen ist und sich aus diesem Grunde mit Chondriosomen anfärben lassen.

Daß die Chondriosomen reduzierende Eigenschaften besitzen, läßt sich auch mittels verschiedener chemischer Reagentien nachweisen.

Bei den Kahlhefen fällt in der Zeit der Chondriosomenauswanderung die rH-Zahl der umgebenden Nährlösung so stark, daß z. B. beim Traubenmost die Farbe von hellbraun in gelb übergeht und andere Hefearten, welche einen höheren rH-Bereich zu ihrer Entwicklung benötigen, unterdrückt werden. So vermag die Hefe *Zygosaccharomyces variabilis* in Gegenwart von Kahlhefen, obwohl letztere zunächst nur eine zarte Haut auf der Mostoberfläche bilden, nicht zu gären. Durch die Sezernierung von Chondriosomen üben die Kahlhefen eine starke Fernwirkung, ja sogar eine antibiotische Wirkung aus. Ihr Aktionsradius ist durch Chondriosomensezernierung stark erweitert.

A. Die Förderung der Chondriosomenbildung durch N-Hypertrophie und die Autoregeneration von Chondriosomen zu Bakterien.

II. Chondriosomenstudien an Mucoraceen.

Innerhalb der Gattung *Mucor* gibt es Arten, welche sich auch in flüssigen Nährmedien kultivieren lassen. Auf festen Nährböden entwickeln sie ein üppiges Luftmycel und reichlich Sporangien. Aber schon die submers im Agarnährboden wachsenden Hyphen zeigen üppige Oidien-, Gemmen- und Blastokonidienbildung. Die Blastokonidien vermehren sich nicht mehr durch Teilung, sondern durch Sprossung. In der Praxis der Gärungsgewerbe werden sie auch „Mucorhefen“ genannt, weil sie leicht mit Hefen verwechselt werden können. Die *Mucor*-Oidien und „Mucorhefen“ eignen sich hervorragend für Chondriosomenstudien. Einerseits kann man an ihnen den Einfluß der Stickstoffernährung auf das Wachstum des Chondrioms und andererseits den Einfluß des pH auf die Entwicklung

sezernierter oder durch Plasmoptyse außerhalb der Zellen gelangter Chondriosomen studieren. Reichliche N-Ernährung mittels Ammoniumsalzen, Nitraten, Asparagin

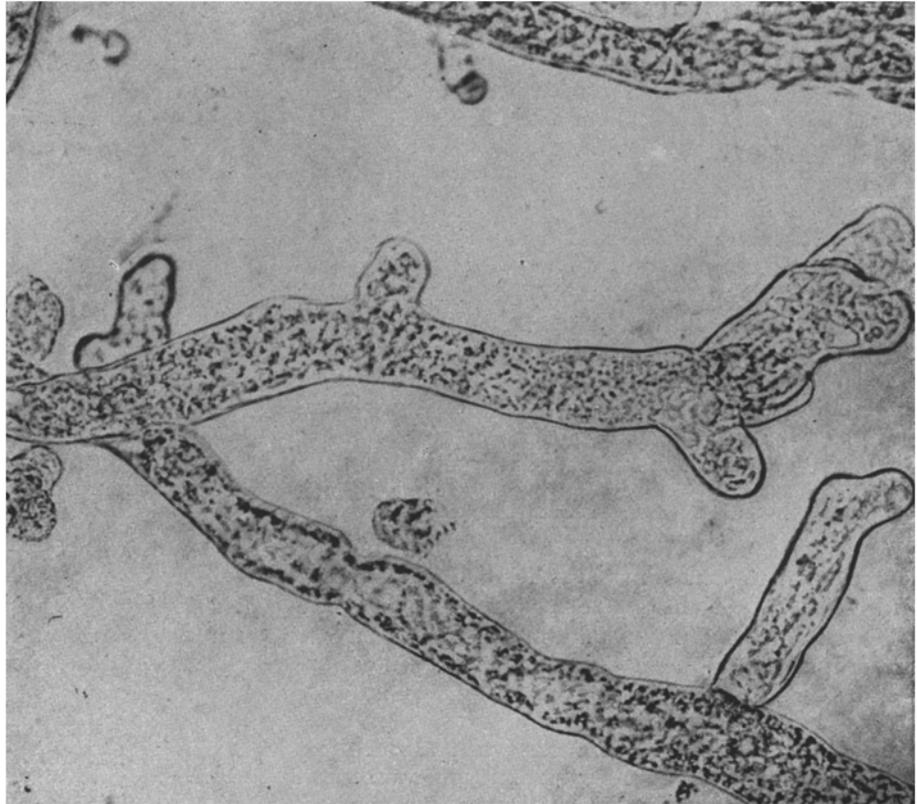


Abb. 6. Luxurierendes Wachstum des Chondrioms in Hyphen von *Mucor racemosus*, bewirkt durch Stickstoffhypertrophie.



Abb. 7. Blastokonidien von *Mucor subtilissimus* in sehr stickstoffreichem flüssigem Nährmedium herangezogen. Luxurierendes Wachstum des Chondrioms.

und Alanin führt zu geradezu luxurierendem Wachstum des Chondrioms. Die Blastokonidien und Oidien, ebenso die Hyphen sind bei Stickstoffmast angefüllt von ungewöhnlich zahlreichen und geradezu mastig gewachsenen Chondriosomen (siehe Abb. 6 u. 7).

In flüssigen Nährmedien aber auch bei submers in steifen Nährböden wachsenden Oidien, Blastokonidien und Hyphen kommt es durch Stickstoffmast zu reichlicher Sezernierung von Chondriosomen. Bei pH unter 4—4,5 bleiben die Chondriosomen außerhalb der Mutterzellen in der gleichen Gestalt wie innerhalb der Mutterzellen. Ist jedoch die pH-Zahl der flüssigen oder halbflüssigen Umgebung über 5, so verwandeln sich die Chondriosomen allmählich in Bakteriengestalt.

Die kleinsten Chondriosomen kann man zur Unterscheidung von den größeren „Mikrosomen“ nennen. Schon innerhalb der Zellen sind häufig Mikrosomenpaare anzutreffen, die mit einander verwachsen und in diesem Stadium hantelförmig oder wie Diplokokken aussehen. Außerhalb der Zellen geht die Verschmelzung der Mikrosomen weiter, es wird ein Kurzstäbchen daraus. Diese Kurzstäbchen erhalten anscheinend während dieses Regenerationsvorganges eine Membran, und wenn das Medium flüssig ist, bilden sie Geißeln und fangen zuerst langsam, schließlich ganz lebhaft zu schwärmen an. Ab diesem Stadium können die zu selbständigen Lebewesen gewordenen Chondriosomen durch die übliche Verdünnungs- und Trennungsmethoden vom eigentlichen Pilz getrennt und für sich kultiviert werden.

Diesen Vorgang nenne ich im Gegensatz zu der später zu schildernden künstlichen Regeneration, Selbst- oder Autoregeneration der *Mucor*-Chondriosomen. Diese Autoregeneration findet bei pH über 4,5—5 in jedem flüssigen Nährmedium, auch auf Agar, wenn er nicht zu steif und wasserarm ist, auch bei normaler N-Ernährung der meisten *Mucor*-Arten statt. Je weniger N vorhanden ist, um so länger dauert es, je mehr N vorhanden ist, um so schneller geht die Sezernierung und Autoregeneration der Chondriosomen vonstatten. Bei *Mucor subtilissimus*, *Mucor racemosus*, *M. silvaticus*, *M. mandschuricus* und *M. pyriformis* ist sie bei N-Mast in flüssigem und halbflüssigem Nährmedium, bei 25—32°C schon nach dem 4.—5. Tage in vollem Gange.

Wenn bei uns früher Bakterien in *Mucor*-Kulturen beobachtet worden waren, waren sie stets selbstverständlich auf Infektionen oder ungenügende Sterilisation der Nährböden zurückgeführt und weiter nicht beachtet worden. Erst im Laufe der letzten 2 Jahre sind die in älteren *Mucor*-Agarkulturen (sofern sie nicht eingetrocknet sind) immer feststellbare Bakterien-„Verunreinigungen“ allmählich als Chondriosomenregenerationen erkannt worden.

Es würde zu weit führen, alle meine Bemühungen, die vermeintlichen Verunreinigungen zu entfernen und die Kulturen zu „reinigen“, zu beschreiben, als ich noch nicht so weit war, die wahre Natur dieser immer wiederkehrenden „Verunreinigungen“ erkannt zu haben. Es sei nur kurz erwähnt, daß z. B. *Mucor racemosus*, um die vermeintlichen Bakterienverunreinigungen zu entfernen, in künstlich angesäuertem Traubenmost bei pH 2,0—2,5 gezogen wurde, was ich „Sauerpassage“ nannte. Nach mehreren solchen Passagen wurde er wieder in N-reiche Medien von höherem pH herauf bis pH 10,0 gebracht. Es nützte aber alles nichts, ebenso bei *Mucor subtilissimus*, die „Verunreinigungen“ stellten sich bei pH 5 aufwärts

in 5 Tagen wieder ein, auch wenn von einzelnen Sporen von Sporangien, welche auf sauren Agarböden gewachsen waren, ausgegangen worden war¹.

Eine Sezernierung der Chondriosomen findet nicht allein bei Mucoraceen sondern auch bei Aspergilleen statt. Diese Feststellungen sind aber durchaus nicht neu. Die Priorität der Erkenntnis, daß aus sezernierten Pilzchondriosomen Bakterien werden, gehört GÜNTHER ENDERLEIN (14), der sie in verschiedenen Arbeiten seines Archivs für Entwicklungsgeschichte der Bakterien von 1931—1940 beschrieben hat. Er bediente sich dabei einer eigenen, von ihm geschaffenen Nomenklatur. Er spricht von Urkörnchen, den Protiten, die nach ihm die kleinste Lebenseinheit, von 0,01 μ Größe darstellen, die nächst größere Einheit die aus mehreren Protiten besteht, nennt er Chondriten bzw. Symprotiten. Letztere dürften mit dem landläufigen Chondriosomen bzw. Mitochondrien identisch sein. ENDERLEIN erkannte als erster ganz klar die Cyclogenie: Chondrit-Bakterien-Schimmelpilzreihe. Er studierte beide Richtungen der cyclogenetischen Aufbaureihe, während ich bisher nur die Reihenfolge Schimmelpilz-Chondriosomen-Bakterien verfolgen konnte. Auf die ENDERLEINSCHEN Erkenntnisse und Anschauungen werden wir zum Schluß nochmals zu sprechen kommen.

B. Die künstliche Isolierung von Chondriosomen und die künstlich herbeigeführte Regeneration der *Mucor*-Chondriosomen zu Bakterien.

Ausgehend von der Beobachtung, daß Oidien und Blastokonidien von *Mucor racemosus* in Traubenmost von pH 2,9—3,2 häufig Plasmoptyse zeigen, wurde zuerst folgende Methodik entwickelt: *Mucor racemosus* wurde in mit Weinsäurezusatz auf ein pH von 2,5 gebrachten Traubenmost geimpft. Nach 14tägiger Wachstumszeit wurde einerseits unter sterilen Bedingungen durch Zusatz einer sterilisierten KHCO_3 -Lösung das pH von 8—11 verschoben, andererseits Tropfen mit geplatzen Oidien, Blastokonidien und freiem Chondriom in Fleischextraktgelatine von pH 8,6 übertragen. Auch Hängetropfenkulturen in feuchten Kammern wurden angelegt und unter dem Mikroskop einer Dauerbeobachtung unterworfen. Es stellte sich aber heraus, daß die intakten Oidien noch so vital waren, daß sie sehr schnell im neuen Medium auskeimten und den Tropfen in ein dichtes unübersichtliches Myzelgeflecht verwandelten. Daraufhin wurden die Kulturen nach der pH-Verschiebung nach oben bei 48°C bebrütet, um die Vitalität des Pilzes zu schwächen. Als nach 10tägigem Aufenthalt bei 48°C erneut Tröpfchenkulturen angelegt wurden, keimten Oidien und Blastokonidien nur mehr sehr langsam und schwach aus und es gelang erstmalig die

¹ Interessehalber wurden vom Zentralbureau vor Schimmelcultures in Baarn 13 verschiedene *Mucor*-Arten bestellt, um zu sehen ob auch die dortigen *Mucor*-Kulturen mit regenerierten Chondriosomen „verunreinigt“ sind. Sofort bei der Ankunft der frischen Kulturen wurden sie von außen mit der Lupe kritisch untersucht. *Mucor subtilissimus* und *Mucor pyriformis* zeigten schon mit der Lupe die Anwesenheit eines feinen Schleiers unter der Myceldecke, der sich unter dem Mikroskop aus einer Reinkultur von Kurzstäbchen bestehend erwies. Bei dieser Gelegenheit möchte ich es nicht versäumen, Frau Prof. Dr. JOHANNA WESTERDIJK für die prompte Lieferung auf „Kredit“ aufrichtig zu danken.

Regeneration des freien Chondrioms zu Bakterien einwandfrei zu beobachten. Inzwischen trat nach 14 Tagen in den Reagensgläsern meist von selbst die Regeneration der Chondriosomen zu Bakterien ein (Abb. 8).

Die Lebendbeobachtungen im Hängetrophen ergaben, daß die Regeneration über deutliche, immer wiederkehrende Kopulationsvorgänge der kleinsten Chondriosomen (Mikrosomen oder Symprotite nach ENDERLEIN) zu Diplokokken oder Tetradengruppen verläuft. Es treten oft Winkelformen, sehr an Hefezellzygoten erinnernde Kopulationsfiguren auf, die zu mehreren aneinanderliegend, auch Kreuz- und Sternfiguren bilden können. Unter günstigen Bedingungen geht die Entwicklung durch völlige Verschmelzung eines Diplokokkenpaares weiter zu einem Kurzstäbchen. Ist das Medium flüssig und dessen pH nicht zu niedrig, so beginnen diese Geißeln zu bilden und zu

geimpft. Sobald die ersten Lufthyphen mit jungen Sporangienanlagen entwickelt waren, wurden letztere vorsichtig mit einer Platindrahtöse, in der sich ein Tropfen Bohnenbrühe oder flüssiger Fleischextraktgelatine befand, betupft und der Tropfen an die Unterseite eines flambierten Deckgläschens geheftet und letzteres mit Vaseline über einer feuchten Kammer befestigt. Die junge Sporangienwand der genannten *Mucor*-Arten ist im Gegensatz zu derjenigen von *Mucor mucedo*, *Mucor pusillus* und *Rhizopus*-Arten sehr zerfließlich. Man muß nun darauf achten, daß man nicht Sporangien mit schon keimfähigen Sporen mitabtupft, weil letztere schnell auskeimen und eine uninteressante Pilzkultur, anstatt einer Chondriosomenregeneration ergeben. Man kann diese Tropfen schon gleich oder nach 24 Stunden ausschalten. Nach einiger Übung gelingt es bald unschwer, Tropfen nur mit Chondriosomen oder solchen mit wenig Beimengung

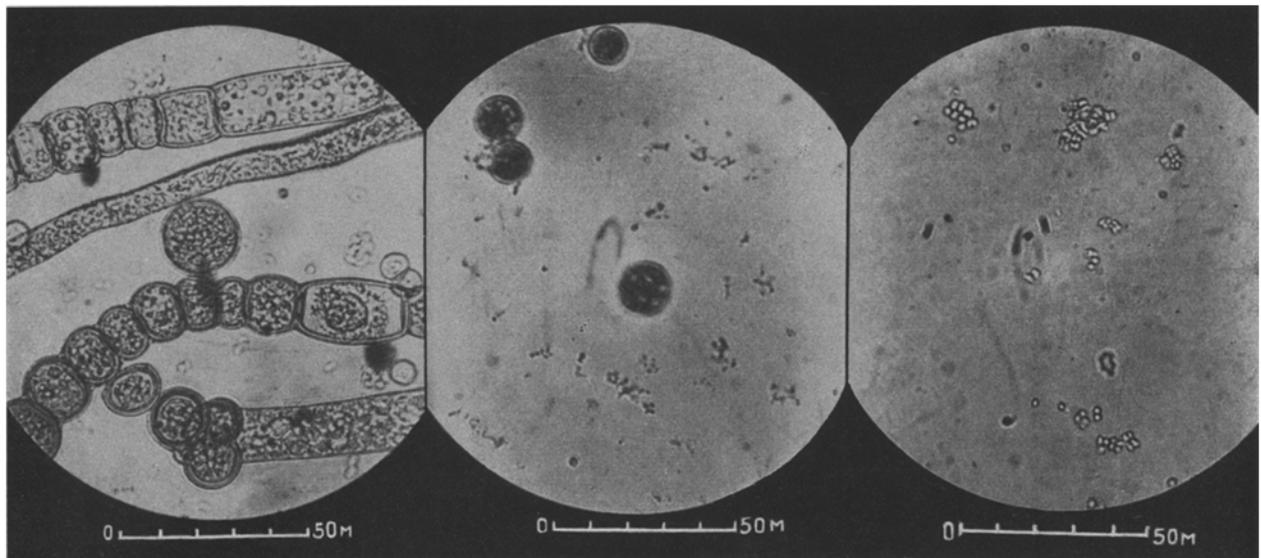


Abb. 8. a) Hyphen, Oidien und Blastokonidien von *Mucor racemosus* gezogen in alkalisch gemachtem Traubenmost (pH 10,5) bei 48° C. Die Zellen sind prall gefüllt mit einzelnen, zu Hantel-, Winkel- und Vierergruppen konfigurierten Chondriosomen. b) Außerhalb der Zellen befindliche Chondriosomen teilen und konfigurieren sich in gleicher Weise wie diejenigen innerhalb der Zellen. c) Die Figuren von b) in Fleischextraktgelatine übertragen entwickelten sich deutlich weiter zu Kurzstäbchen. Diese Pediokokkenkonfiguration ist ein charakteristisches Zwischenstadium bei der Verwandlung der Chondriosomen in Bakterien bei zahlreichen Pflanzen.

schwärmen. Vom Stadium der Tetraden- und Winkelformen an ist schon eine Trennung und isolierte Kultur der zu Bakterien gewordenen Chondriosomen in den üblichen Bakteriennährböden möglich. Diese Beobachtungen stimmen fast völlig mit denen von ENDERLEIN an *Aspergillus niger* überein, bei dem es ihm schon 1930 gelang, die Entwicklung der Chondriosomen zu Bakterien zu verfolgen.

Meine erste Methode war noch reichlich umständlich und zeitraubend. Die Vorkultur zum eigentlichen Regenerationsexperiment brauchte 2—3 Wochen. Ein Zufall führte mich jedoch 1948 zu einer wesentlich einfacheren Methode der Chondriosomenisolierung. Ich beobachtete in einem Hängetrophen einer feuchten Kammer, daß junge unreife Sporangien von *Mucor racemosus*, wenn sie mit tropfbar flüssigem Wasser in Berührung kamen, frühzeitig platzten und in diesem Zustand nur Chondriosomen enthalten (siehe Abb. 9 u. 10).

Aus dieser Beobachtung heraus wurde folgende Methode entwickelt: *Mucor racemosus*, *Mucor subtilissimus* oder *Mucor pyriformis* wurden auf Most-, Malz-, Pulst- oder Asparagin-Agar in Petrischalen

von schwach keimenden, weil noch nicht ganz reifen Sporen, zu gewinnen. In den ersten 24 Stunden verändern sich die Chondriosomen noch wenig, in der 32.—48. Stunde (bei 25—30° C) beginnen die Kopulationsvorgänge der Mikrosomen; es treten Diplokokken und Vierergruppen, schließlich Winkel- (= Zygoten-)formen auf. Wenn man Glück hat, geht die Entwicklung weiter bis zur Schwärmerform. Nach 30—36stündigem Schwärmen setzen sich die Schwärmer mit Vorliebe senkrecht zur Achse der Hyphen an ihnen zur Ruhe. Ist unterdessen der Tropfen nicht vertrocknet oder breit gelaufen, so kann man zuweilen sogar ihre Sporulation sehen. Sie bilden eine nicht ganz runde, schwach ovale Spore in der Mitte oder am Ende der Stäbchen ohne deutliche Ausbauchung desselben.

Diese Regenerationsexperimente können, aber müssen nicht immer gelingen¹. Aus dem Nicht-

¹ Ich habe das Pech gehabt, daß bei einer Demonstration vor Gegnern ausgerechnet die Versuche nicht bis zum Schwärmen fertiger Bakterienformen kamen. Damals war ich allerdings noch des Glaubens, es ginge nur in Fleischextraktgelatine von pH 8,6. Unterdessen

gelingen eines derartigen Versuches darf man keineswegs den Schluß ziehen, daß die Regeneration von Chondriosomen zu Bakterien nicht möglich ist, sondern

man muß so lange Geduld üben, bis man genügend Erfahrungen gesammelt hat und die Regeneration sich einstellt. In 10—20 Jahren wird mehr Erfahrung

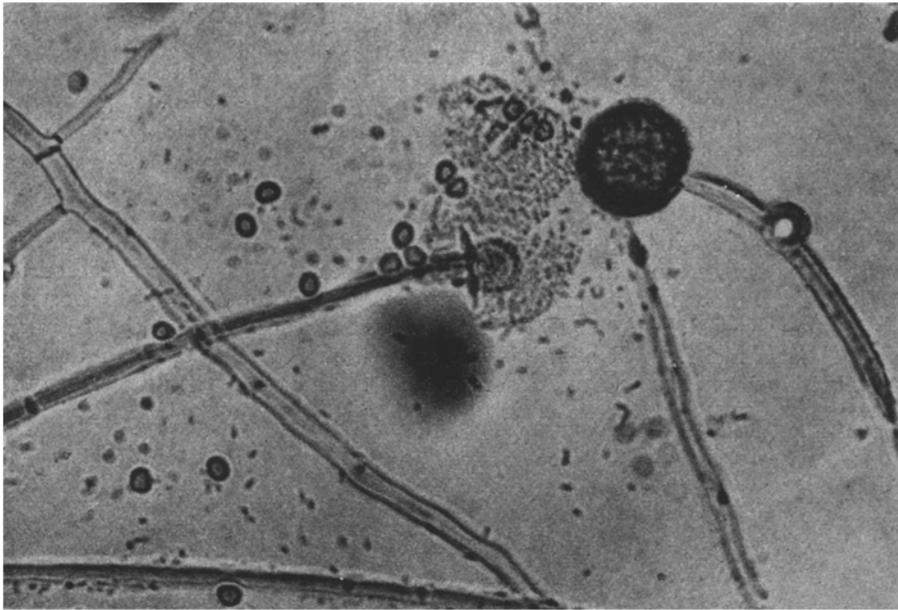


Abb. 9. *Mucor racemosus*, rechts ein halbreifes Sporangium, in welchem soeben die Chondriosomen zu Sporen verbaut werden. In der Mitte ein jüngeres, zum Platzen gebrachtes Sporangium, in welchem die ersten Anfänge der Verschmelzung der Chondriosomen zu Sporen zu sehen sind. Die meisten dieser Chondriosomen sind schon zu weit differenziert, so daß sie isoliert sich nicht mehr in Bakterien verwandeln lassen. Zu diesem Zweck müssen sie eine Kleinigkeit weniger differenziert und jünger sein.

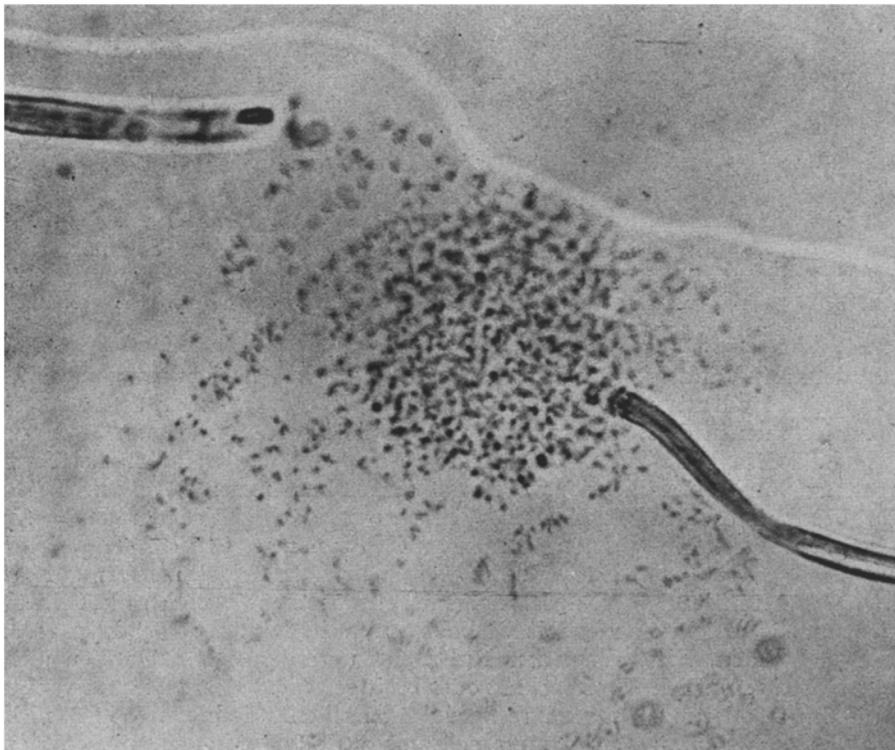


Abb. 10. Ein junges, zum Platzen gebrachtes Sporangium von *Mucor subtilissimus* OUD., das noch viele junge, entwicklungsfähige Chondriosomen, für einen Regenerationsversuch enthält.

habe ich gelernt, daß dieser Nährboden sehr gut für die Weiterkultur völlig regenerierter Bakterien, aber nicht der geeignetste für die Regeneration ist. Außerdem hat sich gezeigt, daß die Regeneration nur in einer bestimmten rH-Stufe, die noch genauer ermittelt werden muß, eintritt. Die bisherigen negativen Ergebnisse erklären sich durch eine zu hohe rH-Zahl des Kulturmediums.

gießt sich in die kugelige Ausweitung der Hyphenspitze. Von Kernen ist weit und breit nichts zu sehen. Die große Masse gleichgestalteter, runder Chondriosomen beginnt sich zu konfigurieren. Die äußersten werden zum Bau und Verstärkung der Sporangienwand verkettet. Bei *Mucor racemosus* fallen diese bei

vorliegen und ich bin überzeugt, daß es dann zum Repertoire eines jeden pflanzenphysiologischen oder bakteriologischen Praktikums gehört.

Das Studium der jungen *Mucor*-Sporangien ist auch noch aus anderen Gründen sehr lehrreich. In vielen Auflagen des Lehrbuches der Botanik für Hochschulen, im sog. „Strasburger“, wurde bis in die neueste Zeit hinein immer wieder eine alte von BREFELD stammende Zeichnung eines *Mucor*-Sporangiums gezeigt mit reifen Sporen und einer körnigen „Zwischensubstanz“. Im Text stand zu lesen: „das vielkernige Plasma des Sporangiums zerfällt durch die fortgesetzte Zerklüftung (dazu Abb. von HARPER) in zahlreiche mehrkernige, mit einer Membran versehene Sporen, die durch Zerfließen der Sporangienwand unter Aufquellen einer zwischen ihnen liegenden Zwischensubstanz freiwerden“.

Das Plasma des Sporangiums soll vielkernig sein. Woher kommen die Kerne, fragte ich mich. Offenbar wird angenommen, daß die Kerne in das Sporangium vorher einwandern. Indessen lehrten mich meine hundertfältigen Beobachtungen, daß obige Darstellung absolut nicht den Tatsachen entspricht. Der Vorgang der Sporenbildung verläuft vielmehr folgendermaßen:

Unter den Lufthyphen sind diejenigen, die zur Ausbildung eines Sporangiums bestimmt sind, leicht daran zu erkennen, daß sie besonders plasmareich bzw. reich an Chondriosomen sind. Es geht ein dichter Chondriosomenstrom an die Spitze. Der Chondriosomenstrom er-

künstlich zum Platzen gebrachten jungen Sporangien einerseits durch ihre Verkittung zu Verbänden und andererseits durch ihre rosa bis rotbraune Färbung auf. Jeweils eine bestimmte Anzahl von Chondriosomen konfigurieren sich und verschmelzen immer mehr zur zukünftigen Spore. Die äußeren bilden die Sporenwand, die inneren das, was wir bisher Kern nannten. Die Verdichtung der Chondriosomengruppen geht soweit, daß man durch die Sporenwand nicht mehr durchsehen kann. Ganz ähnlich liegende Verhältnisse beim Bauder Hefesporen. Auch diese gehen aus Chondriosomengruppen hervor, die immer mehr verschmelzen. Unsere bisherigen Ansichten über die Kernverhältnisse bei Hefen und Schimmelpilzen bedürfen in dieser Hinsicht einer erneuten kritischen Überprüfung und sehr wahrscheinlich einer Korrektur.

III. Lebendbeobachtung von Chondriosomen an Zellen höherer Pflanzen.

GUILLIERMOND (8) hat dazu monokotyle Pflanzen benutzt, aber auch schon mit *Ricinus communis* und *Cucurbita pepo* dikotyle Pflanzen. Ich fand in den Perlblasen junger Sprosse und Blätter von Ampelideen, die fälschlich auch Perldrüsen genannt wurden, obwohl sie keinerlei sekretorische Funktion haben, sehr geeignete Studienobjekte.

Wiederum ist es ein großer Vorteil, kein Gewebe schneiden und damit Zellen verletzen zu müssen. Die Perlblasen lassen sich mittels eines feinen Pinsels, einer Nadel oder einer feinen Pinzette mit Leichtigkeit von ihrem Entstehungsort abheben. Um sie nicht durch Quetschung zu verletzen, heftete ich sie mittels warmer Fleischextraktgelatine an die Unterseite eines sterilen Deckgläschens und legte letzteres über einen hohlgeschliffenen Objektträger oder über eine feuchte Kammer. Die wenigen Epidermiszellen, welche der Glasfläche plan anliegen, genügen vollständig für die Beobachtung und den Einblick in intakte lebende Zellen (Abb. 12).

Man sieht mühelos ohne jegliche Färbung in jeder Epidermiszelle den Zellkern, vor allem dadurch, daß er mit einem Kranz von Leukoplasten garniert ist. Diese kranzförmige Leukoplastenanordnung in den Epidermiszellen von Ampelideen-Perlblasen hat schon HEINRICH WALTER¹ 1921 beschrieben und abgebildet.

Ist das Einschlußmedium der Perlblasen sauer oder alkalisch, so fangen in beiden Fällen innerhalb 5—10 Minuten die Leukoplasten an zu zerfallen. Der Zerfall geht im Laufe weiterer 10 Minuten weiter. Aus den anfangs kugeligen Leukoplasten werden granulierten Gebilde, Tetradengruppen, Diplokokken und Monokokken ähnliche Gebilde, die genau so aussehen und dieselben Dimensionen haben wie die nicht vergesellschafteten Mikrosomen, bzw. Chondriosomen der Zellen.

Schon 1911 haben FORENBACHER und LEWITSKY, sodann 1912 der Italiener PENZA und von 1912—1934 GUILLIERMOND behauptet, daß die Leuko- und Chloroplasten aus Chondriosomen entstehen würden. Diese Autoren gründeten ihre Behauptungen auf Beobachtungen an jungen, embryonalen Zellen. Ich kann ihre Beobachtungen völlig bestätigen auf Grund von Studien an absterbenden Zellen.

¹ WALTER, H.: Über Perldrüsenbildung bei Ampelideen. *Flora*. Neue Folge Bd. 14, 1921, S. 187—231.

Wenn man in junge, grüne Tomatenfrüchte unter sterilen Kautelen ein sterilisiertes, alkalisch reagierendes Plasmolytikum oder auch eine sterilisierte 5 bis 10%ige Kochsalzlösung mittels einer Injektionsnadel einspritzt, so zerfallen 1. dort, wo das Plasmolytikum sich ergießt, spontan die Leuko- und Chloroplasten in Chondriosomen. 2. entstehen im Laufe von 4—5 Tagen aus diesen Chondriosomen Bakterien. Man kann durch Gewebeentnahme im 12stündigen Zeitabstand aus dem Plasmolyseherd alle Übergänge des Zerfalls der Plastiden in Chondriosomen zu Bakterien, welcher ebenfalls über Kopulationserscheinungen der Mikrosomen verläuft, beobachten.

Es ist mir auch schon mehrmals gelungen, in einzelnen Epidermiszellen von Perlblasen von *Ampelopsis tricuspidata*, nicht nur den Zerfall der Leukoplasten in Chondriosomen, sondern auch deren Regeneration zu 24—32 Stunden lang lebhaft schwärmen-

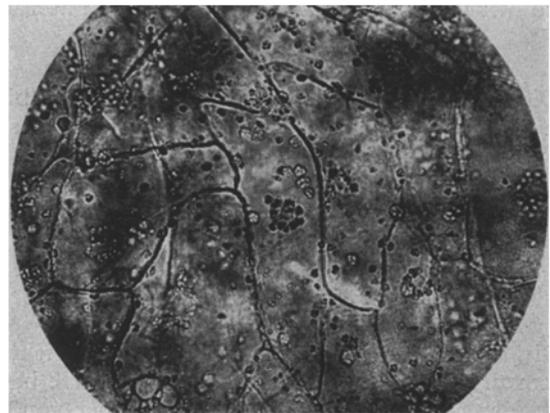


Abb. 11. Epidermiszellen einer Perlblase von *Ampelopsis tricuspidata* mit in Chondriosomen zerfallenden Leukoplasten. In der Mitte noch ziemlich intakte, in charakteristischer Weise um den Zellkern gescharte Leukoplasten. Vergrößerung 590fach.

den Bakterien zu beobachten. Letzteres allerdings nur, wenn das Einschlußmedium der Perlblasen ein pH über 7,0 hatte. Die Zerfallsprodukte der Plastiden kamen nach 32—58 Stunden in zitternde Bewegung, welche von Stunde zu Stunde immer lebhafter wurde und schließlich in eine erstaunlich schnelle Eigenbewegung innerhalb der Zellwände übergang.

Mit dieser Beobachtung, die bei genügender Anzahl von Einzelversuchen reproduzierbar ist, ist der Kreis der Beweisführung geschlossen: die Plastiden entstehen aus Chondriosomen und zerfallen wieder in Chondriosomen, wenn das chemische oder biologische Gleichgewicht der Lebensgenossenschaft, genannt „Zelle“, empfindlich gestört ist. Geht die Störung nicht an die Lebenskraft der kleineren Lebensseinheiten bzw. Chondriosomen, so regenerieren sich letztere zu selbständigen Lebensseinheiten, welche auch fähig sind, außerhalb des Verbandes oder außerhalb der größeren Genossenschaft, genannt „Zelle“, ein selbständiges Leben weiterzuführen.

Die Plastiden der pflanzlichen Zelle sind als Korporationen kleinerer Lebensseinheiten, nämlich der Chondriosomen bzw. deren kleinsten Vertretern, der Mikrosomen aufzufassen. Jede Korporation hat sich auf eine bestimmte chemische Arbeit spezialisiert: die Chlor-

roplasten auf die Photosynthese, die Leukoplasten auf den Auf- und Abbau von Kohlehydraten, die Chromoplasten auf den Auf- und Abbau von Farbstoffen, die Elaioplasten auf den Auf- und Abbau von Fettsäuren. Die freien, nicht korporierten oder zu kleineren, fadenförmigen Einheiten korporierten Chondriosomen (auch Chondriokonten genannt) sind wahrscheinlich am Auf- und Abbau der Eiweißverbindungen beteiligt.

Über die Herkunft der Chloroplasten sind schon verschiedentlich Vermutungen geäußert oder Spekulationen gemacht worden. So soll kein geringerer als SCHIMPER die Vermutung geäußert haben, daß die Chloroplasten der höheren Pflanzen ehemalige Grünalgen sein könnten. REINER MÜLLER (15) vertrat die Ansicht, daß die Chlorophyllkörner ehemalige Grünbakterien wären. Letztere Ansicht stützte sich auf die Tatsache, daß es zur Chlorophyllsynthese befähigte Bakterien gibt. Meine Befunde sprechen für eine deutliche Verwandtschaft der Plastiden mit Bakterien.

Schlußbetrachtungen.

Die Chondriosomen oder Mitochondrien sind bisher von der botanischen Forschung merkwürdig stiefmütterlich behandelt worden. In den Lehrbüchern sind sie meist ganz kurz erwähnt worden. In der neuesten Auflage (1947) des Lehrbuches der Botanik für Hochschulen schrieb FITTING im Ganzen $4\frac{1}{2}$ Zeilen über Chondriosomen, welche mit dem lakonischen Satz schließen: „Ihre Bedeutung ist noch so gut wie unbekannt“.

Die stiefmütterliche Behandlung dieser wichtigen Plasmaorgane ist angesichts der Tatsache, daß bereits 1934 eine eingehende Monographie darüber von dem besten neuzeitlichen Chondriosomenkenner A. GUILLIERMOND (8) erschienen ist, erstaunlich. In dieser Monographie hat GUILLIERMOND in unübertrefflicher Weise die ganze bisher erschienene Chondriosomenliteratur kritisch gesichtet und über zahlreiche eigene Untersuchungen zusammenfassend berichtet:

GUILLIERMOND definiert die Chondriosomen folgendermaßen: „Ce sont des organites paraissant incapables de se former autrement que par division, en forme de grains, bâtonnets et de chondriocentes, pouvant passer de l'une à l'autre de ces formes et caractérisés par tout un ensemble de propriétés physiques et chimiques semblables“.

Sie entstehen niemals de novo, existieren permanent in allen Zellen der höheren und niederen Pflanzen und werden immer durch Teilungen den neuen Zellen übermittelt. Weiterhin geht bereits aus GUILLIERMOND's Monographie eindeutig hervor, daß sie die Bausteine der Plasten, der Chloro- und Leukoplasten sind. Es wäre höchste Zeit, daß aus den Lehrbüchern die immer wiederkehrende irrige Darstellung verschwände, daß sich nämlich die Chloroplasten bei allen höheren Pflanzen durch Teilung vermehren würden, so wie man dies bei den Bryophyten beobachten kann. In Wirklichkeit entstehen die Plastiden bei den Phanerogamen durch Zusammentritt und Verschmelzung von Chondriosomen, weswegen man letztere auch als „Mikroplastiden“ der Zelle bezeichnen könnte.

Meine Beobachtungen über den Zerfall der Plastiden zu Chondriosomen bilden eine Bestätigung und Ergänzung der Beobachtungen von FORENBACHER, LE-

WITSKY, PENZA und GUILLIERMOND über den Aufbau der Chloro- und Leukoplasten aus Chondriosomen. Die Beobachtungen des Abbaues bestätigen diejenigen des Aufbaues.

GUILLIERMOND sagt, die Plasten wären vielfach nicht das Resultat einer Chondriosomendifferenzierung, sondern nur Chondriosomen von einem Spezialtyp. In zahlreichen Pflanzen, z. B. in den Wurzeln von *Ricinus* und *Cucurbita* beobachtete er, daß die Chondriokonten, das sind faden- und kettenförmige Aneinanderreihungen von Chondriosomen bzw. Mikrosomen, bereits Stärkekörner aufzubauen vermögen, also als Amyloplasten funktionieren. Bei Bryophyten, Pteridophyten und gewissen Algen konnten bereits GUILLIERMOND und andere Forscher die Rückverwandlung der Chloroplasten zu Chondriosomen *in vivo* beobachten.

Faßt man die bisher beim Auf- und Abbau der Plasten der pflanzlichen Zelle gemachten Feststellungen zusammen, so ergibt sich folgendes Bild: Es gibt in der pflanzlichen Zelle freie und korporierte (vergesellschaftete) Chondriosomen mit allen möglichen dazwischen liegenden Übergängen. Man kann ohne weiteres die kettenförmigen Zusammenschlüsse körnchenförmiger Chondriosomen mit GUILLIERMOND bereits als Plasten, und zwar Leukoplasten, auffassen. COWDRY und LECOMTE DU NOUY haben nach GUILLIERMOND errechnet, daß das Kernvolumen fünfmal größer ist als das Volumen des gesamten Chondriosoms der Zelle. Die Gesamtoberfläche des Chondriosoms ist aber um ein Vielfaches größer als diejenige des Kernes. In physikalischer Hinsicht verkörpern die freien, nichtkorporierten oder zu kleineren Einheiten zusammengeschlossenen Chondriosomen innerhalb der Zelle das Prinzip der Oberflächenvergrößerung. GUILLIERMOND sagt daher: „La substance mitochondriale apparaît donc comme réalisant le maximum de surface avec le minimum de matériel“, und am Schluß seiner Monographie „les chondriomes ordinaires sont siège de phénomènes de surface très importants“.

Mit der physikalischen Beschaffenheit hängen auch die chemischen Eigenschaften der Chondriosomen zusammen. Die vorher erwähnten Autoren nehmen nach GUILLIERMOND an, daß sich an den großen Oberflächen der Chondriosomen Substanzen anreichern können bis zu einer Konzentration, daß „plurimolekulare“ Reaktionen ermöglicht werden. Das für die bessere Sichtbarmachung der Chondriosomen benutzte Janusgrün soll nach MARTSON und ROBERTSON ein Reagens für Proteasen sein. Wenn sich Gebilde mit Janusgrün anfärben lassen, so deute dies auf die Gegenwart dieser Enzyme, welche Proteine sowohl synthetisieren als auch hydrolysieren können. Hefechondriosomen zeigen zuweilen ein ausgesprochenes Reduktionsvermögen, indem sie Silbernitrat reduzieren. Diese Beobachtung stimmt mit derjenigen PARAT's überein, der feststellte, daß die Chondriosomen und das Protoplasma der pflanzlichen Zelle ein reduktives Vermögen hat und in den Chondriosomen den Sitz von Oxydoreduktionen annimmt.

Alle diese Feststellungen, zusammen mit denen der Australier HORNING und PETRIE (13) deuten darauf hin, daß den Chondriosomen in der

Biochemie der lebenden Zelle eine wichtige Rolle zuzuschreiben ist. Weiterhin spielen die Chondriosomen bei der Plasmapervererbung eine wichtige Rolle. Nachdem die Wanderungsfähigkeit der Chondriosomen erwiesen ist, gestatten uns diese Kenntnisse manche Erscheinungen gegenseitiger Beeinflussung der Partner einer Propfung zu verstehen. Kurzum, die Genetik wird sich in Zukunft mit den Chondriosomen mehr befassen müssen als in der Vergangenheit.

Die Methodik der Chondriosomenforschung war bisher relativ primitiv. Die Fixierungs- und Färbungsmethoden haben lediglich für das Studium der Morphologie der Chondriosomen eine Rolle gespielt. Zum Studium ihrer Biologie müssen Lebendbeobachtungen vorgenommen werden. Die Schilderungen ihrer Gestalten stützte sich bisher in der Hauptsache auf Zeichnungen. Daß aber letztere kaum die wahren Formen richtig wiederzugeben vermögen, zeigt ein Vergleich der Zeichnung des Chondrioms eines jungen Sporangiums von *Rhizopus nigricans*, welche der Monographie von GUILLIERMOND entnommen ist, mit einer Mikrophotographie nach dem Zeiss'schen Phasenkontrastverfahren. Letztere zeigt, daß in Wirklichkeit keine fädigen Gebilde vorhanden sind, wie sie GUILLIERMOND gezeichnet hat, sondern aus kokkenartigen Einzelteilen zusammengesetzte Gebilde. Beim Studium des Chondrioms der verschiedenen Pflanzen muß mehr als bisher die Mikrophotographie eingeschaltet werden. Das Phasenkontrastverfahren leistet dabei wertvollste Hilfe¹. Die photographische Platte ist ein neutralerer Beobachter als das Auge des Zeichners. (Siehe Abb. 12).

Die Isolierung von lebenden Chondriosomen und ihre Kultivierbarkeit außerhalb der Zelle, und schließlich ihre Entwicklung zu selbständigen Lebewesen, zu Bakterien, eröffnet uns ganz neue Einblicke in das Wesen der Zelle überhaupt.

Wir sehen wiederum mit absoluter Klarheit, daß die Zelle nicht der kleinste Baustein des Lebens ist, sondern selbst schon ein Symbiosephänomen darstellt. Die Zelle ist in sich bereits ein Staat, bestehend aus kleineren und kleinsten Lebenseinheiten, die sich hier in den Plastiden zu kleineren oder größeren Verbänden zusammengeslossen haben und unter denen schon eine klare Arbeitsaufteilung und Spezialisierung eingetreten ist. Die chemischen Leistungen der Zelle sind nicht diejenigen eines Individuums, sondern sind Summenleistungen einer Cooperative, einer Genossenschaft, bestehend aus einer mehr oder minder großen Anzahl kleinerer Lebenseinheiten.

1947 habe ich in meiner Broschüre: „Botanische Bakteriologie und Stickstoffhaushalt der Pflanze auf neuer Grundlage“ (Verlag Ulmer, Ludwigsburg) dar-

¹ Auch STRUGGER betonte 1947 die Unentbehrlichkeit des Phasenkontrastmikroskops für experimentell-zytologische Untersuchungen an Chondriosomen. Es kann nur unterstrichen werden, wenn STRUGGER sagt: „Runde, ovale, stäbchen- und hantelförmige Chondriosomen sind so schön zu sehen, als ob sie vital gefärbt werden.“ Zeitschrift für Naturforschung Bd. 2b, 1947, S. 146—151.

getan, daß der erste, welcher die Zelle als Symbiosephänomen auffaßte, WIGAND 1887 war.

1947 waren mir die Spezialarbeiten von GÜNTHER ENDERLEIN noch nicht bekannt. Sie sind mir erst vor kurzem zugänglich geworden. Aus diesen ersehe ich, daß ENDERLEIN bereits 1933 eine Arbeit mit dem Titel „Das Ende der Herrschaft Zelle als letzte biologische Einheit“ verfaßt hat. Nun sind seit dieser Arbeit ENDERLEINS wiederum 16 Jahre verflossen und noch immer beherrscht die Vorstellung der Zelle als kleinste Lebenseinheit die gesamte Biologie.

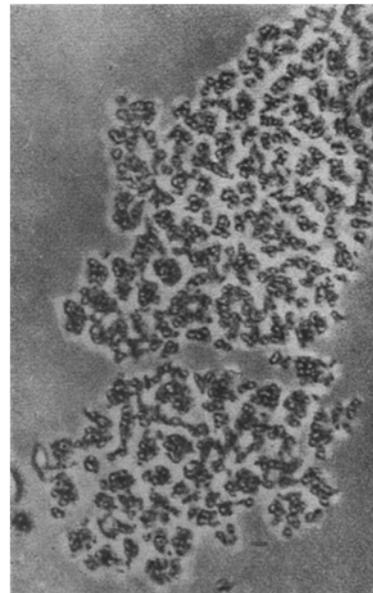
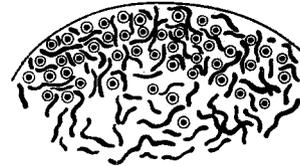


Abb. 12. Die Chondriosomen eines unreifen Sporangiums von *Rhizopus nigricans*, oben zeichnerisch dargestellt von GUILLIERMOND, unten festgehalten in einer Phasenkontrastaufnahme. (Vergrößerung 1080fach, phot. Dr. habil. REUMUTH.)

Ob die medizinisch-bakteriologischen Schlußfolgerungen ENDERLEINS richtig sind, vermag ich nicht zu beurteilen. Ich bekenne mich jedoch voll und ganz zu seiner Grunderkenntnis, daß die Zelle ganz allgemein nicht die kleinste Lebenseinheit ist und daß sich aus deren normalen Plasmaeinschlüssen, die er Protit, Chondrit oder Symprotit nennt, ich dagegen bisher einfach Chondriosomen nannte, Bakterien kultivieren lassen. Die cylogenetische Aufbaureihe ENDERLEINS Schimmelpilz-Chondrit-Bakterien konnte ich an verschiedenen *Mucor*-Arten, vor allem *Mucor racemosus* und *Mucor subtilissimus*, experimentell bestätigen. Dabei muß hervorgehoben werden, daß ich nicht voreingenommen an diese Studienobjekte, sondern ohne Kenntnis der ENDERLEINSchen Spezialarbeiten, herangegangen bin. Erst nachträglich stellte ich fest, daß meine Feststellungen nicht neu sind, sondern ENDERLEIN die Priorität gebührt.

Zusammenfassung.

1. Für die Lebendbeobachtung der Chondriosomen sind großzellige Hefen sehr geeignet. Vor jeder Zellteilung und jeder Sporenbildung findet eine Teilung, Bewegung, Gruppierung und bei der Sporenbildung schließlich eine Verschmelzung der Chondriosomen statt.

2. Bei gewissen, oxybiontischen Hefen, findet immer wiederkehrend in bestimmten Lebensaltern eine Exkretion der Chondriosomen statt. Der Vorgang der Exkretion ist durch Phasenkontrastaufnahmen belegt. Die Auswanderungsfähigkeit der Chondriosomen, für die bereits Beobachtungen von HORNING und PETRIE (1927 und 1933) sprachen, kann zur Erklärung der MITSCHURINSchen „Mentorisierung“ und „vorbereitenden vegetativen Annäherung“ herangezogen werden.

3. Die Reaktion der Chondriosomen auf Janusgrün spricht für ihre Fähigkeit zur Synthese von Proteasen, ihre Reaktion auf Silbernitrat und selenige Säure für reduktive Fähigkeiten. Kurzum, die Chondriosomen sind in biochemischer Hinsicht als sehr leistungsfähige Plasmaorgane zu betrachten. Sie spielen wahrscheinlich bei der Plasmavererbung die wichtigste Rolle.

4. Für die Lebendbeobachtung von Chondriosomen eignen sich außerdem sehr die Mucoraceen. Durch N-Hypertrophie läßt sich hier jederzeit ein geradezu luxurierendes Wachstum des Chondrioms erzielen. Auch bei diesen Pilzen kommt es ständig zu Chondriosomenexkretionen. Die durch Plasmoptyse und Exkretion außerhalb der Zellen gelangenden Chondriosomen regenerieren sich in flüssigen und halbsteifen Nährmedien nach gewisser Zeit (die von Art zu Art verschieden lang ist) von selbst zu Bakterien. Dieser Vorgang wird *Autoregeneration* der Chondriosomen genannt.

5. Es wird eine Methode zur künstlichen Isolierung von Chondriosomen aus jungen *Mucor*-Sporangien beschrieben mit Hilfe dèrer Experimente zur künstlichen Regeneration angesetzt werden können.

6. Die Perlblasen der Ampelideen eignen sich zum Studium des Zerfalls von Leukoplasten. Diese zeigen, daß die Leukoplasten aus Chondriosomen aufgebaut sind. Es gelang sogar mehrmals die Entwicklung der Leukoplastenbruchstücke zu schwärmenden Bak-

terien innerhalb der Epidermiszellen von Perlblasen von *Ampelopsis tricuspidata* zu beobachten. Bei diesen Versuchen wurde durch das Einschlußmittel innerhalb der Epidermiszellen langsam das pH in alkalischer Richtung verschoben.

7. Die bisherige Methode des Fixierens und Färbens der Chondriosomen wird zweckmäßig ersetzt durch Lebendbeobachtung, vor allem mittels des Phasenkontrast-Mikroskops. An Stelle von Zeichnungen sollten durchwegs Mikroaufnahmen treten, da Zeichnungen die wahren Strukturen von Chondriosomen kaum naturgetreu wiederzugeben vermögen.

8. Aus den dargestellten Versuchsergebnissen geht zwingend hervor, daß die Zelle nicht mehr als die kleinste Lebenseinheit aufgefaßt werden darf, sondern als eine Korporative, bestehend aus zahlreichen kleineren und kleinsten Lebenseinheiten aufgefaßt werden muß.

9. Die Priorität für die Feststellung des Entstehens von Bakterien aus Schimmelpilzen gehört GÜNTHER ENDERLEIN.

Literatur.

1. BENDA: Verhandl. d. phys. Ges. Berlin, Jahrgänge 1897/98 und 1898/99. — 2. MEVES, FR.: Über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondriomiten in Pflanzenzellen. Ber. d. d. Bot. Ges. Bd. 22, S. 284—286 (1904). — 3. GUILLIERMOND, A.: Aufsätze über Mitochondrien in Compt. rend. Bd. 153 (1911) und Bd. 154 (1912). — 4. LEWITSKY, G.: Ber. d. d. Bot. Ges. Bd. 29, S. 685—696 u. S. 697—703 (1911). — 5. SCHERRER, A.: Ebenda Bd. 31, S. 493—500 (1913). — 6. LUNDEGARDH, H.: Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48, S. 285—375 (1910). — 7. SCHMIDT, E. W.: Zeitschr. f. Bot. Bd. 4, S. 707—713 (1912). — 8. GUILLIERMOND, A.: Les constituants morphologiques du cytoplasma. Exposés de Biologie Paris 1934. — 9. WINGE, O. und LAUSTSEN, O.: Compt. rend. des travaux du Laboratoire Carlsberg. Vol. 23, Nr. 2, S. 17—39 (1940). — 10. BADIEN, M. J.: Bull. Acad. Polon. Scie. et Lettres, Serie B: Sciences Naturelles 1937. — 11. JONÁŠ, V.: Wochenschr. f. Brauerei. 47. Jahrg., S. 205—209 (1930). — 12. BALTATU, GH.: Zentralbl. f. Bakt. Abt. II, Bd. 101, S. 196—285 (1939). — 13. HORNING, E. S. und PETRIE, A. H. K.: The enzymatic function of mitochondria in the germination of cereals. Proc. Roy. Soc. (B) 102, S. 188 (1927) sowie: Ergebnisse der Enzymforschung Bd. 2, S. 336 bis 349 (1933). — 14. ENDERLEIN, GÜNTHER: Archiv für Entwicklungsgeschichte der Bakterien Bd. 1, Heft 1—4, Berlin 1931—1940. — 15. MÜLLER, R.: Mikrobiologie. Verlag Urban-Schwarzenberg. München 1946 und Forschungen und Fortschritte 21823. Jahrg. S. 186 (1947).

(Aus der Zweigstelle Baden [Rosenhof b. Ladenburg a. N.] des Kaiser Wilhelm-Instituts für Züchtungsforschung, ERWIN BAUR-Institut.)

Untersuchungen an polyploiden Pflanzen.

VII. Zur Atmung diploider und autotetraploider Pflanzen.

Von F. SCHWANITZ.

Im Rahmen der von uns an künstlich hergestellten autopolyploiden Pflanzen durchgeführten Untersuchungen schien es uns besonders wertvoll, auch einmal an einem größeren Material festzustellen, ob und wie sich Diploide und Autotetraploide in der Intensität der Atmung unterscheiden, da eine Veränderung der Atmungsintensität zahlreiche andere physiologische Prozesse entscheidend beeinflussen und daher letzten Endes für die Leistungsfähigkeit und die ökologische Anpassungsfähigkeit der Tetraploiden von entscheidender Bedeutung sein muß.

Es wurden daher im Herbst 1944 an einer Reihe von Objekten Atmungsversuche durchgeführt. Wie bei den vorhergehenden Versuchen so schien es uns auch in diesem Falle besonders wichtig, an jedem einzelnen Objekt nicht nur eine oder wenige Bestimmungen durchzuführen, da in diesem Falle die Gefahr besteht, daß zufällig von der Norm abweichende Varianten erfaßt werden, sondern für jedes einzelne Objekt eine so große Zahl von Einzelbestimmungen an verschiedenen Pflanzen durchzuführen, daß eine statistische Auswertung und Sicherung der Versuche möglich war. Auf