

„Nassfäule“. Damit ist u. a. gezeigt, dass die „Braunfleckigkeit“ als partielles Absterben auch durch rein physikalische Verhältnisse hervorgerufen werden kann. Genauer habe ich diesen Punkt a. a. O.¹⁾ in der ausführlichen Arbeit über die hier nur kurz angedeuteten Fragen erörtert.

27. Walter R. Shaw: Ueber die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia.

Vorläufige Mittheilung.

Mit Tafel XI.

Eingegangen am 24. Juni 1898.

In einer Reihe von vorläufigen Mittheilungen schilderte WEBBER²⁾ centralkörperähnliche (centrosomähnliche) Gebilde, welche in dem Cytoplasma der männlichen generativen Zellen von *Zamia* und *Ginkgo* gebildet werden. Diese Körper hatte vorher schon HIRASE beobachtet. Nach der Theilung der generativen Zelle wird jeder dieser Körper in ein schmales Band umgewandelt, das in Form einer schneckenförmigen Spirale der Innenseite der Hautschicht des Spermatozoids folgt und als Ansatzstelle für zahlreiche aus ihm hervorgewachsene Cilien dient. WEBBER hat diesen Körper Blepharoplast genannt. Während des Befruchtungsvorganges verbleibt dieser Blepharoplast zusammen mit dem cytoplasmatischen Theil des Spermatozoids in dem Cytoplasma des Eies und zerfällt dort, während der Spermakern mit dem Eikern verschmilzt.

Ein ähnlicher Körper ist von BELAJEFF³⁾ unter dem weniger bezeichnenden Namen „Nebenkern“ in den Spermatischen⁴⁾ („Sper-

1) Centralblatt für Bacteriologie. II. Abth., 1898, No. 13 u. f.

2) HERBERT J. WEBBER, Drei Aufsätze in der „Botanical Gazette“, Vol. XXIII, 1897, p. 453, Vol. XXIV, 1897, pp. 16 und 225. Auch Antherozoids of *Zamia integrifolia*. Report of the British Association. Toronto, 1897, p. 864.

3) N. BELAJEFF, Drei Aufsätze über Spermatogenese in den Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1897, S. 337 ff.

4) Um leichter zwischen den verschiedenen Zellgenerationen in den Antheridien zu unterscheiden, werde ich für dieselben diejenigen Namen anwenden, welche von den Zoologen für die analogen Zellgenerationen benutzt werden. — Vergl. E. B. NILSON, The Cell in Development and Inheritance, London and New York, 1896, p. 180. Vergl. auch die schematische Darstellung am Schlusse dieses Aufsatzes.

matozoidmutterzellen“) und in den Spermatozoiden der Farne und Schachtelhalme beschrieben worden. BELAJEFF sah ihn nicht an den Polen der Spindel während der Theilung der spermatogenen Zellen, und nimmt er als wahrscheinlich an, dass seine Bildung erst auf die letzte Zelltheilung im Antheridium folge. Nach der Bildung der Spermatozoiden wurde in der Nähe ihres Kernes je ein „Nebenkern“ gefunden, der sich in einem fadenförmigen Körper in dem äusseren Saum eines cytoplasmatischen Bandes eingeschlossen, dessen anderer Saum mit dem Kern verbunden war, verwandelte. Die Cilien erscheinen als Fortsätze dieses Fadens, der somit, wie WEBBER gezeigt hat, analog, wenn nicht homolog dem Blepharoplasten der Cycadeen sein musste. Nach BELAJEFF werden Blepharoplast und Kern von einer cytoplasmatischen Hülle umgeben, die sich bei *Equisetum* hinten über den Kern hinaus erstreckt.

Während ich mich im letzten Winter in dem Botanischen Institut zu Bonn mit einer cytologischen Untersuchung des Befruchtungsvorganges bei *Marsilia* befasste, wandte ich meine Aufmerksamkeit auch der Entwicklung der Spermatozoiden dieser Pflanzen zu, schlug dabei aber andere Methoden als die von BELAJEFF benutzten für die Untersuchung ein. Diese Aufgabe, die auch auf die Farne ausgedehnt wurde, füllte dann den grössten Theil meiner Zeit von Februar bis Ende Mai aus.

Einige Schnitte von *Onoclea Struthiopteris*, das ich mit 1 pCt. Chromsäure fixirt hatte und ein Jahr zuvor an Paraffinschnitten mit Cochenille-Alaun und Bismarckbraun tingirt, wurden in Xylol, absolutem Alkohol und Wasser ausgewaschen und durch ein 24stündiges Bad von 1 pCt. Chromsäure entfärbt. Sie wurden dann nach dem FLEMMING'schen Safranin-Gentianaviolett-Orange-Verfahren¹⁾ tingirt, welches mit so ausserordentlich guten Erfolgen im Bonner Institut schon oft zur Anwendung kam. Weibliche, ein Jahr vorher mittelst der schwächeren FLEMMING'schen Lösung fixirte und in Alkohol conservirte Prothallien von *Onoclea Struthiopteris* wurden ausserdem in Paraffin eingebettet, geschnitten und ebenfalls nach dem FLEMMING'schen dreifachen Verfahren tingirt. Diese Schnitte wiesen eine ausgezeichnete Differenzirung des Cytoplasmas und des Kernes bei den Spermatozoiden auf, die sich in dem Schleim vor den geöffneten Archegonien angesammelt hatten. In gleicher Weise habe ich des Weiteren männliche Prothallien von *Marsilia vestita* in allen Entwicklungsstadien und weibliche Prothallien derselben Species, welche viele Spermatozoiden in den Gallertrichtern vor den geöffneten Archegonien führten, behandelt. Auch Präparate von männlichen Prothallien von *Marsilia quadrifolia* mit Antheridienzellen in den verschiedenen Theilungsstadien wurden in derselben Weise gewonnen.

1) ED. STRASBURGER, Das Botanische Practicum. Dritte Auflage. Jena 1897, S. 60.

Hierauf stellte ich zunächst fest, dass bei *Onoclea sensibilis* die Antheridien 16, meistens aber 32 Spermatiden bilden. In den ein-, zwei-, vier- und achtzelligen Stadien des spermatogenen Complexes wurde kein Blepharoplast gefunden. Während der Theilung, welche der Deckzelle von der Centralzelle (primordialen generativen Zelle) trennt, und auch während der zweiten und dritten Theilung des spermatogenen Complexes, liess sich weder ein Blepharoplast noch ein Centralkörper erblicken. Die erste und auch die vierte Theilung gelang mir nicht in den Präparaten aufzufinden, doch darf wohl sicher angenommen werden, dass die erste Theilung sich in keiner Weise von der zweiten und dritten unterscheidet, und dass dies auch für die vierte Theilung der Fall ist, wenn die Bildung der Spermatiden erst beim nächsten Theilungsschritt erfolgt. Das erste Auftreten der Blepharoplasten bei *Onoclea* wurde in den Mutterzellen der Spermatiden beobachtet, während BELAJEFF¹⁾ sie erst für die Spermatiden, d. h. „Spermatozoidmutterzelle“ angiebt.

Diese Blepharoplasten wandern von zwei einander gegenüberliegenden Punkten der Zelle nach dem Kern und scheinen gleichzeitig an Grösse zuzunehmen. Sie sind kugelförmig und ohne sichtbare Structur, auch wurden keine Strahlungen in dem umgebenden Cytoplasma beobachtet. In einem Diasterstadium der Theilung der Spermatozoidmutterzelle lag ein Blepharoplast neben einer Vertiefung jedes Tochterkernes in der unmittelbaren Nähe des Spindelpoles. Er erschien dann fast wie eine leere Hülle. Höchst wahrscheinlich bleiben die Blepharoplasten in der Nähe der Spindelpole während der ganzen Theilung. Nachher wandelt sich jener Blepharoplast in jener Weise um, die schon von BELAJEFF beschrieben wurde.

Bei *Marsilia* entwickeln sich durch Vermittelung ganz regelmässig fortschreitender, von BELAJEFF²⁾ schon vor längerer Zeit geschilderter Zelltheilungen in jedem männlichen Prothallium zwei Antheridien. Doch sei bemerkt, dass die kleine linsenförmige „Rhizoidzelle“ des männlichen Prothalliums der allerersten Theilung ihre Entstehung verdankt; sie wird weiterhin nur weniger sichtbar, durch Bildung der grösseren linsenförmigen, unmittelbar über ihr gelegenen „vegetativen“ Zelle. Die weiter folgenden Kerntheilungs-Figuren bestätigen die Beschreibung BELAJEFF's, welche sich auf Beobachtungen der Anordnung der Zellwände in durchsichtig gemachten Prothallien gründet. Nach der Beschreibung CAMPBELL's³⁾ ist die Aufeinanderfolge der Zelltheilungen

1) l. c. p. 338.

2) WL. BELAJEFF, Ueber die männlichen Prothallien der Wasserfarne. (Russisch), Warschau, 1890. Vergl. auch einen Bericht von ROTHERT über diese Arbeit in dem Botanischen Centralblatte, Bd. L, 1892, S. 327—332.

3) D. H. CAMPBELL, On the Prothallia and Embryo of *Marsilia vestita*. Proc.

bei der Entwicklung des männlichen Prothalliums von *Marsilia vestita* zuweilen unregelmässig, doch giebt es Gründe für die Ansicht, dass solche Unregelmässigkeiten, und auch gewisse andere (z. B. directe Kerntheilung) nur in mangelhaft ernährten, d. h. aus unreifen Sporen entwickelten Prothallien vorkommen. Bekanntlich entstehen in jedem Antheridium 16 Spermatozoiden. Erst während der zur Bildung der Primärspermatocyten, d. h. Grossmutterzellen der Spermatischen führenden Theilung bildet sich in jedem Spindelpole oder neben demselben dicht an dem Tochterkern (Fig. 1) ein kleiner Körper, den ich mit dem Namen Blepharoplastoid bezeichnen werde. Während des Ruhezustandes der Primärspermatocyten theilt sich dieses Blepharoplastoid; seine beiden Hälften nehmen an Grösse zu und bleiben zusammen in der Nähe des Kerns. Sobald der Kern dieser Zelle sich für die folgenden Theilungen vorzubereiten anfängt, entfernt sich das Blepharoplastoidenpaar von dem Kern (Fig. 2) und bleibt dann zwischen dem einen Theilungspole und der Aequatorialebene liegen bis das Ende der Metakinese (Fig. 3) oder der erste Anfang der Anaphase (Fig. 5) erreicht ist. Dann verschwindet dieses Blepharoplastoidenpaar, während ungefähr gleichzeitig, selten früher, meistentheils aber später, sich ein sehr kleiner Blepharoplast in oder neben jedem Spindelpole bildet (Fig. 4 und 5). Nach der Zelltheilung liegt jeder Blepharoplast zuerst neben dem Kerne des Secundärspermatocyten, d. h. der Spermaticidmutterzelle (Fig. 6); dann theilt er sich (Fig. 7), und seine beiden Hälften werden grösser, während sie auseinander weichen und sich von dem Kern entfernen (Fig. 8—10). Jede nimmt ihre Stellung ungefähr dort, wo nachher die Spindelpole sich befinden, ein, doch immer seitlich von der Längsaxe der Spindel (Fig. 11), erreicht gleichzeitig ihre volle Grösse und bleibt dort während der ganzen Kerntheilung. Hierauf tritt der Zellkern in das Spiremstadium ein (Fig. 11). Während seiner Theilung verbleiben die Blepharoplasten fast unverändert (Fig. 12 bis 14), nur in der Anaphase machen sie den Eindruck, als ob sie hohl wären (Fig. 14 und 15).

Sobald die Tochterkerne, d. h. die Kerne der Spermaticiden, sich bilden, tritt innerhalb eines jeden Blepharoplasten zunächst ein kleiner excentrischer Körper auf (Fig. 16), dann mehrere, so dass es scheint, als ob der Blepharoplast in eine Gruppe kleinerer Körper zerfiel (Fig. 17). Aus diesen Körpern entwickelt sich ein Band, welches sich ausstreckt und mit dem Kern zusammen nach der Hautschicht wandert (Fig. 18 und 19). Das Band ist \cup förmig im Querschnitt, während es, von oben gesehen, wie ein Doppelfaden erscheint (Fig. 20). Es streckt sich weiter aus, bis es schliesslich eine schneckenförmige Spirale bildet,

die sich fünf- oder mehrmal um die halbkugelförmige Hälfte des Spermatiden windet (Fig. 21 und 22). Der Kern wird auch stark ausgestreckt, wurstförmig und liegt in enger Verbindung mit der grösseren Windung des Blepharoplasten. Den Ursprung und die Inserirung der Cilien sicherzustellen ist mir nicht gelungen, es sprechen meine Beobachtungen aber durchaus nicht gegen die Ansicht, dass sie aus dem Blepharoplast hervorwachsen, so wie das bei den Spermatozoiden der Schachtelhalme von BELAJEFF¹⁾ beschrieben wurde. — Der Körper des reifen Spermatozoids bei *Marsilia* besteht hauptsächlich aus einem in einer trichterförmigen Spirale von zehn oder mehr Windungen gerollten Blepharoplasten und einem wurstförmigen Kerne ohne sichtbare Structur, welcher mit den zwei oder drei hinteren, grösseren Windungen des Blepharoplasten verbunden ist (Fig. 23). Der Blepharoplast reicht nach hinten etwas über den Kern hinaus, und das Ende ist hakenförmig gebogen. Die hintere grösste Windung des Spermatozoides ist mit der Oberfläche einer grossen Blase verbunden. In gut differenzirten Präparaten wird die Blase gelb, der Blepharoplast blau und der Kern roth gefärbt; die Cilien färben sich jedoch nicht.

Gute Präparate der Archegonien sind verhältnissmässig schwer zu erlangen, doch harret noch eine grosse Menge fixirten Materiales der Untersuchung. An den Präparaten der Archegonien, die bereits vorliegen, war es möglich festzustellen, dass bei *Marsilia* wie auch den homosporen Farnkräutern der Spermakern unverändert mit dem Eikern verschmilzt. Der Blepharoplast bleibt in dem Cytoplasma der Eizelle unfern vom Eikern liegen. Sein weiteres Verhalten ist noch nicht festgestellt. Oft treten mehrere Spermatozoiden in den Archegoniumbauch ein.

Wir finden noch keinen Grund zu der Behauptung, dass die Blepharoplasten homolog oder sogar analog den Centrankörpern (Centrosomen) derjenigen Pflanzen, etwa der Algen und der Lebermoose, seien, welche Centrankörper besitzen. Ob es vielleicht irgend eine Verwandtschaft zwischen diesen Körpern giebt, dass wird sich erst feststellen lassen nach einer eingehenden Untersuchung der Spermatogenese und der Zoosporenbildung bei den niedrigen Pflanzen. Es ist auch noch nicht möglich, irgend eine Beziehung der Entwicklung der Blepharoplasten mit etwaiger Grössenabnahme der Kernkörperchen oder dem Verschwinden der Spindel- bzw. Verbindungsfasern sicherzustellen. Augenblicklich können wir nur die Ansicht äussern, dass die Blepharoplasten besondere kinoplasmatische Körper sind zum Zweck der Cilienbildung.

In den thierischen Spermatiden werden, wie allgemein bekannt ist, die Axenfäden als Fortsätze oder Anhangsgebilde der Centrankörper angelegt. Bei einigen Thieren, z. B. bei *Helix* findet, wie das neuer-

1) l. c. 1877, p. 341.

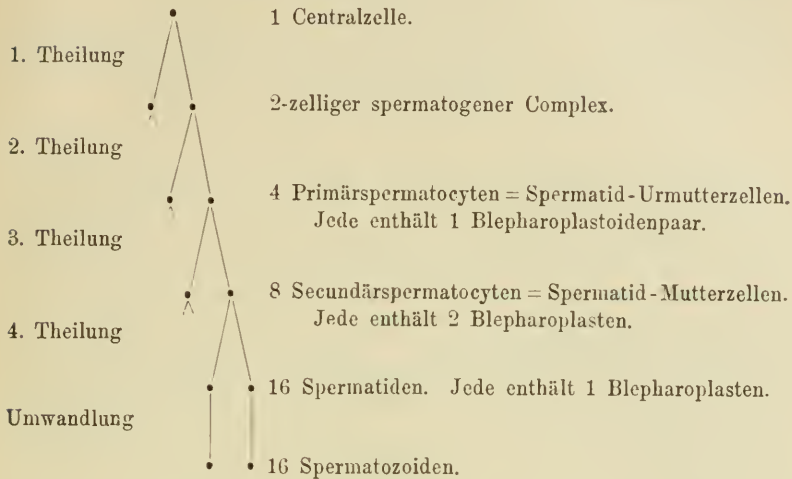
dings von GODLEWSKI²⁾ beschrieben wurde, diese Fadenbildung in dem Plasma in einer Weise statt, welche auffallend an die Umwandlung des kugelförmigen Blepharoplasten in ein Band erinnert; bei anderen Thieren³⁾ aber wird der Axenfaden aus einem Centralkörper, welcher ganz dicht an der Zellhaut liegt, erzeugt und aus letzterer hinaus gestreckt in ähnlicher Weise wie bei der Cilienbildung an Farnspermatozoiden. Den Nebenkern der thierischen Spermatischen kann man, da er sich aus den Spindelfasern bildet, kaum mit dem Blepharoplasten vergleichen. Daher die Aehnlichkeiten im Bau und in der Structur der pflanzlichen und thierischen Spermatozoen nur dahin lehrreich sind, als sie zeigen, dass hier und dort protoplasmatische Differenzirungen für ähnliche Functionen sich vollziehen können und dann Aehnlichkeiten in ihrer Ausgestaltung zeigen. Diese Auffassung illustriert die Principien, auf welche STRASBURGER in seinen Vorlesungen oft aufmerksam macht, dass viele Aehnlichkeiten in der Structur, welche im ersten Augenblick für Homologie zu sprechen und für die Construction phylogenetischer Stammbäume verwendbar zu sein scheinen, in Wirklichkeit nur auf Analogien beruhen, die ihren Grund in gewissen allgemeinen Eigenschaften der lebendigen Substanz der Organismen finden. Doch ist die Aehnlichkeit zwischen dem ausgestreckten Blepharoplasten von *Marsilia* und dem der Cycadeen so auffallend, dass die Annahme schwer erscheint, diese Körper seien bloss analog, d. h. unabhängig von einander entstanden.

Welche Bedeutung dem Auftreten und dem Verschwinden der Blepharoplastoiden in den Primärspermatocyten zukommt, lässt sich augenblicklich nicht genügend erklären, und sei hier nur darauf hingewiesen, dass auch MOORE³⁾ in den Secundärspermatocyten einiger Thiere das Auftreten und Wiederverschwinden von Axenfäden vor der Theilung der Secundärspermatocyten beobachtet hat. Bei den Thieren aber lässt sich das erklären, denn die Centralkörper, aus welchen die Axenfäden hervorstehen, dienen auch als Centren der Spindelbildung, was bei den pflanzlichen Blepharoplastoiden nicht der Fall ist.

1) E. GODLEWSKI, Jun., Die Umwandlung der Spermatischen in Spermatozoen bei *Helix pomatia*. (Polnisch.) Abhandl. der Akad. der Wissenschaften in Krakau. Bd. XXXIV, 1898.

2) FR. MEVES, Zwei Aufsätze in dem Anatomischen Anzeiger, Bd. XIV, 1897, S. 1—4 und 168—170.

3) FR. MEVES, l. c. 1897, p. 4. Referat über: J. E. S. MOORE, On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs, Quart. Journ. Microsc. Science. XXXVIII.

Schematische Darstellung der Entwicklung und der Terminologie bei den Antheridien von *Marsilia*.

Zusammenstellung der Resultate.

1. Das Auftreten der Blepharoplasten wurde bei *Onclea* und *Marsilia* in den Mutterzellen der Spermatiden, d. h. in den Secundärspermatocyten, somit der vorletzten Zellgeneration beobachtet.

2. Diese Körper bleiben in der Nähe der Spindelpole während der ganzen zur Spermatidbildung führenden Zelltheilung.

3. Mit Centrankörpern (Centrosomen) lassen sich diese Körper nicht identificiren, wie denn weder sie, noch Centrankörper auf den ihrem Auftreten vorausgehenden Theilungsstadien nachzuweisen sind.

4. Bei *Marsilia* wurde das Auftreten und die Wiederauflösung blepharoplastenähnlicher Körper, die wir als Blepharoplastoiden bezeichneten, in den Urmutterzellen der Spermatiden, d. h. in den Primärspermatocyten, somit der drittletzten Zellgeneration, beobachtet.

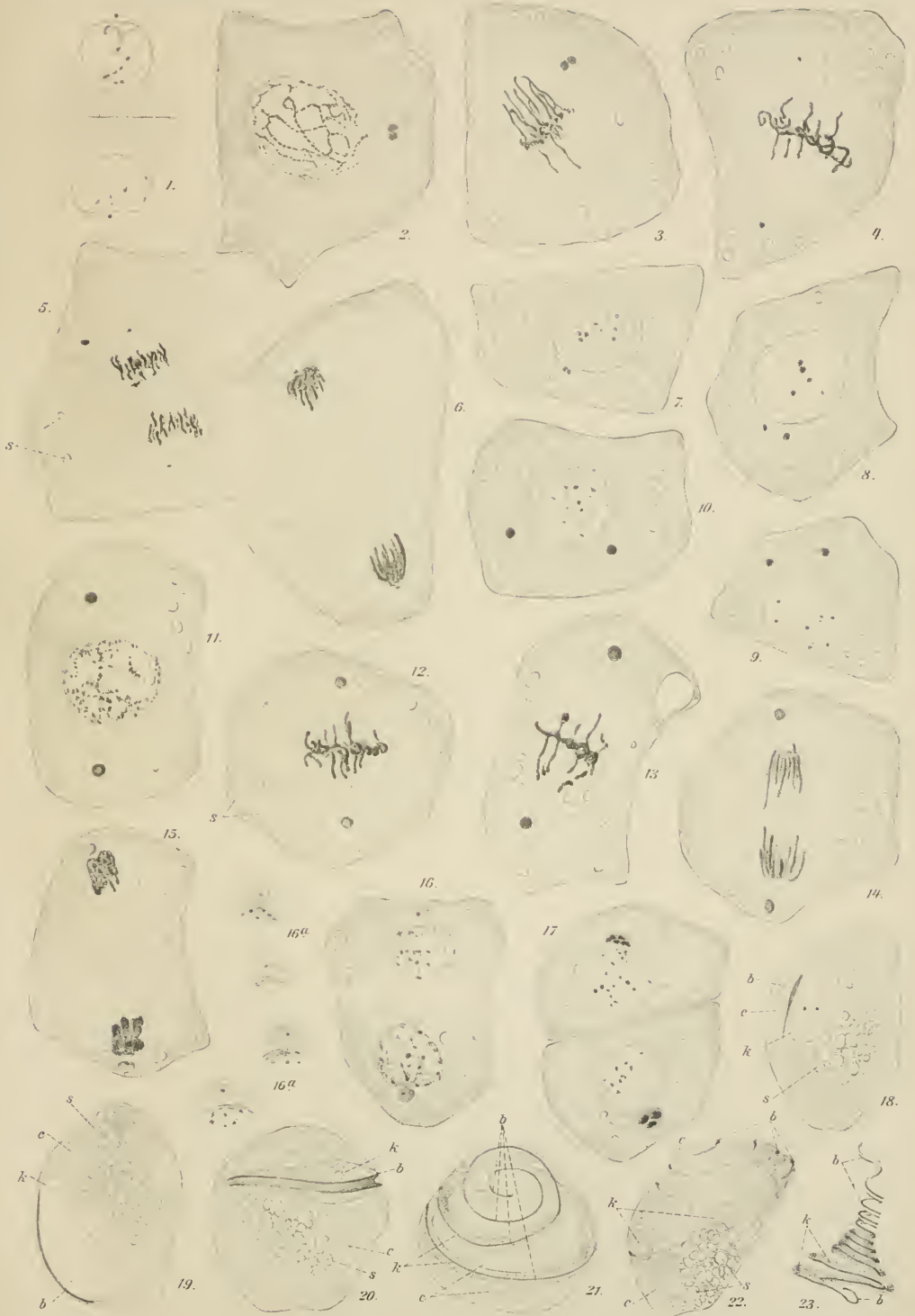
Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit dem ZEISS'schen Apochromat-Objectiv 2 mm, 1,30 n. A., und dem ZEISS'schen Compens.-Ocular Nr. 12 mit Hilfe des ABBÉ'schen Zeichenapparates bei Vergrößerung von 2000 hergestellt. Sämmtliche Präparate wurden mit Chromosmiumessigsäure fixirt und nach dem FLEMMING'schen Safranin-Gentianaviolett-Orange-Verfahren gefärbt.

[Fig. 4 bezieht sich auf *Marsilia quadrifolia*; alle anderen beziehen sich auf *Marsilia vestita*.

Fig. 1. Die Kerne in Anaphase der zu Primärspermatocyten führenden Theilung. Neben jedem Tochterkern liegt ein Blepharoplastoid.

- Fig. 2 und 3. Prophase und Metakinese der Theilung des Primärspermatocyten.
In jeder Zelle liegt ein Blepharoplastoidenpaar.
- „ 4. Metakinese der entsprechenden Theilung bei *Marsilia quadrifolia*. Neben jedem Spindelpole liegt ein Blepharoplast.
 - „ 5. Dieselbe Theilung mit aus einander weichenden Tochterchromosomen. Ein Blepharoplastoid ist noch zwischen Spindel und Zellwand zu sehen und ein Blepharoplast ist schon neben jedem Pole entstanden.
 - „ 6. Diasterstadium von derselben Theilung.
 - „ 7—10. Secundärspermatocyten mit Kern im Ruhezustande. Die auseinander weichenden Tochterblepharoplasten entfernen sich vom Zellkern und nehmen gleichzeitig an Grösse zu.
 - „ 11. Spirembildung im Kerne der Secundärspermatocyten.
 - „ 12 und 13. Metakinese der Theilung von einem äusseren, die Deckzellen berührenden resp. einem inneren Secundärspermatocyten.
 - „ 14. Das Auseinanderweichen der Chromosomen bei derselben Theilung.
 - „ 15. Diaster derselben Theilung.
 - „ 16. Zwei aus einem einzigen Secundärspermatocyten gebildete Spermatiden; Fig. 16a, vier andere Blepharoplasten aus anderen Spermatiden desselben Antheridiums.
 - „ 17. Spermatiden, in welchen jeder Blepharoplast wahrscheinlich in mehrere Stückchen zerfallen ist.
 - „ 18. Spermatid mit ausgezogenem Blepharoplasten (*b*) neben dem Kern (*k*). Die Stärkekörner (*s*) sind im Cytoplasma (*c*) zusammengruppirt.
 - „ 19. Spermatid mit dicht an der Hautschicht (*h*) liegendem, lang ausgezogenem Blepharoplasten (*b*) und bohnenförmigem Kern (*k*).
 - „ 20. Ein etwas älteres Spermatid von oben gesehen. Die Buchstaben haben dieselbe Bedeutung wie in Fig. 18.
 - „ 21. Spermatid mit lang ausgezogenem, wurstförmigem Kern (*k*) und fadenförmigem Blepharoplasten (*b*), der zu einer schneckenförmigen Spirale gewunden an der Zelloberfläche liegt. Das Spiralcentrum ist nur bei tieferer Einstellung des Mikroskops zu sehen, deshalb soll man die Figur als umgekehrt betrachten.
 - „ 22. Seitenansicht eines Spermatids im selben Entwicklungszustand. Die Buchstaben haben die Bedeutung wie in Fig. 18.
 - „ 23. Der Körper eines Spermatozoids nach dem Verlust seiner cytoplasmatischen Blase in dem Gallertrichter einer Archegoniumöffnung fixirt. Die Cilien wurden nicht dargestellt, weil sie nicht deutlich tingirt waren. Die Buchstaben haben die Bedeutung wie in Fig. 18.



Shaw jcz

E. Lowe lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Shaw Walter R.

Artikel/Article: [Ueber die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia. 177-184](#)