

Mittheilungen.

12. Douglas H. Campbell: Zur Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden.

(Mit Tafel VI.)

Eingegangen am 12. März 1887.

Die ersten Beobachter,¹⁾ welche sich mit der Entwicklungsgeschichte der pflanzlichen Samenfäden beschäftigten, kamen sämmtlich zu dem Resultat, dass das Spermatozoid eine vollständige Zelle darstelle und dass der Körper desselben aus dem Cytoplasma seinen Ursprung nehme. Erst HOFMEISTER²⁾ hatte insofern eine richtigere Auffassung, als er das Spermatozoid aus einem centralen Bläschen, das er für den primären Zellkern der Mutterzelle ansah, entstehen liess. In neuerer Zeit stimmen die Beobachter fast alle darin überein, dass der Körper des Spermatozoids aus dem Zellkern und die Cilien aus dem Cytoplasma entstehen; über die Art indessen, wie der Zellkern sich in den Körper des Spermatozoids umwandelt, sowie über das Verhältniss, in welchem das stets vorhandene Bläschen zu der Mutterzelle steht, sind die Ansichten noch sehr getheilt.

Nach GOEBEL,³⁾ SCHMITZ⁴⁾ und ZACHARIAS⁵⁾ verdickt sich der peripherische Theil des Kerns und spaltet sich in einen spiralig gewundenen Faden: den Körper des Spermatozoids. Das Bläschen soll nach den beiden erstgenannten Forschern aus der centralen Höhle des Kerns, nach ZACHARIAS dagegen aus dem Cytoplasma entstehen. Weder diese

1) SACHS „Lehrbuch“. — HANSTEIN „Die Befruchtung und Entwicklung der Gattung *Marsilia*“ (Jahrb. für wissensch. Bot. IV, 197). — SCHACHT „Die Spermatozoiden im Pflanzenreich“ S. 9.

2) HOFMEISTER „Höhere Kryptogamen“ S. 79 — S. 100—101.

3) GOEBEL „Vergl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane“ S. 422.

4) SCHMITZ „Sitzungsberichte der Niederrhein. Ges. in Bonn“ 1880.

5) ZACHARIAS „Bot. Ztg.“ 1881 S. 849—852.

Ansichten, noch die andere, dass das Spermatozoid als ein Auswuchs des Kerns entsteht, der nach und nach die ganze Kernsubstanz in sich aufnimmt, lassen sich mit meinen eigenen Beobachtungen in Einklang setzen.

Am meisten stimmen meine Resultate überein mit denjenigen von FLEMMING.¹⁾ Die von dem Letzteren gegebene Beschreibung der Entstehung des Kopfs der Samenfäden bei *Salamandra* trifft beinahe vollständig für die Entstehung des Körpers der pflanzlichen Spermatozoiden zu. Es ist für mich unzweifelhaft, dass der Kopf des thierischen Samenfadens und der Körper des pflanzlichen Spermatozoids streng homologe Gebilde sind.

Früher von mir angestellte Untersuchungen²⁾ an lebenden Antheridien von *Onoclea Struthiopteris*, *O. sensibilis* und *Asplenium filix-foemina* hatten das Resultat ergeben, dass der ganze Zellkern seine Form verändert, sich streckt und krümmt und in dieser Weise die Form des Spermatozoids erreicht wird. Von dem Bläschen glaubte ich, dass es aus dem Protoplasma der Mutterzelle entstünde.

Meine jetzigen unter Zuhülfenahme verschiedener Fixirungs- und Tinktionsmittel ausgeführten Beobachtungen haben nun jene Ergebnisse zwar bestätigt, aber auch in mancher Beziehung wesentlich erweitert.

Die folgenden Pflanzen dienten zur Untersuchung: *Gymnogramme sulphurea*, *Adiantum macrophyllum*, *Alsophila nitida*, *Ceratopteris thalictroides*, *Pellia epiphylla*, *Polytrichum nanum*, *P. piliferum*, *Sphagnum acutifolium*, *Salvinia natans*.

Nachdem die letzte Theilung aller Spermatozoidmutterzellen fast oder ganz simultan erfolgt ist, schreitet die weitere Entwicklung der Samenfäden mit gleichförmiger Schnelligkeit fort, so dass alle Spermatozoiden des Antheridiums zu derselben Zeit reif sind. Die Mutterzellwände bleiben fast bis zur völligen Reife des Spermatozoids erhalten (Fig. 14); dann werden sie zum Theil aufgelöst und die einzelnen Zellen isoliren sich, wobei sie Anfangs noch mit einer dünnen Haut umgeben sind.

Wegen der winzigen Grösse der Zellkerne ist ihre feinere Struktur schwer testzustellen; doch kann kein Zweifel darüber bestehen, dass ein gewöhnliches Kerngerüst mit relativ grossen Mikrosomen vorhanden ist (Fig. 1).

Die Differenzirung des jungen Spermatozoids fängt mit einer Zusammenziehung der Kernsubstanz an. Es bildet sich auf der einen Seite eine mehr oder minder scharf markirte Spalte oder Einstülpung

1) FLEMMING „Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen“ II. Theil S. 240.

2) „The developement of the Antheridium of Ferns“ Bulletin of the Torrey Botanical Club. April 1886.

(Fig. 2, 13, 15), so dass der Kern von oben gesehen sichelförmig erscheint. Das zusammengezogene Kerngerüst hat nämlich die Form eines dicken, gekrümmten Bandes, dessen Enden einander genähert und dessen Ränder nach innen gebogen sind. In dem Maasse, als die Entwicklung fortschreitet, wird das Band dünner und platter, bis es endlich einen gewundenen Faden von der Form des fertigen Spermatozoids darstellt (Fig. 4—11, 15—21).

Diese Veränderung der Form des Kerngerüsts ist von einer entsprechenden inneren Differenzirung begleitet. Die Netzstruktur scheint nach und nach zu verschwinden und der starklichtbrechende Körper des Spermatozoids wird schliesslich fast homogen. Tingirt man die jungen Samenfäden mit Hämatoxylin oder Safranin, so kann man leicht konstatiren, dass die Mikrosomen noch getrennt sind (Fig. 8a); an ebenso behandelten reifen Spermatozoiden erscheint dagegen das ganze Band gleichförmig und intensiv gefärbt.

Nach FLEMMING soll der ganze Kopf des Samenfadens bei *Salamandra* aus Chromatin bestehen; mir ist es indessen wahrscheinlich, dass auch eine geringe Quantität von Hyaloplasma darin vertreten ist. Freilich ist der wahre Sachverhalt nicht leicht festzustellen. In einigen Fällen war das Band nicht ganz homogen, und man erhielt den Eindruck, als ob, besonders im hinteren Theil, einzelne Mikrosomen vorhanden wären.

Aus dem Verhalten der Cilien gegen Reagentien hat man bekanntlich geschlossen,¹⁾ dass sie ihren Ursprung aus dem umgebenden Cytoplasma nehmen. Auch ich glaubte dies in mehreren Fällen, besonders bei einigen Gold-Chlorid-Präparaten von verschiedenen Farnen konstatiren zu können. Die Bildung der Cilien erfolgt erst in den letzten Entwicklungsstadien des Spermatozoids (Fig. 9, 10).

Die Entwicklung des Bläschens, welches wohl immer vorhanden ist, schreitet mit derjenigen des Spermatozoids fort. Es entsteht aus der Einstülpung, die bei der ersten Zusammenziehung der Kernmasse gebildet wurde und wird in dem Maasse grösser, als die Zusammenziehung der letzteren sich mehr und mehr markirt. Die sich krümmenden Enden des wachsenden Samenfadens legen sich um das Bläschen, welches unterdessen ganz geschlossen worden ist, herum. Das Bläschen besitzt eine äusserst dünne Wandung, welche ziemlich schwer nachzuweisen ist.

Aus dem Vorstehenden folgt, dass das Bläschen des Spermatozoids aus dem Cytoplasma entsteht und hierzu stimmt nun auch die Beschaffenheit des Inhalts desselben, der zum Theil Stärke ist. Die Gegenwart dieses Körpers im Zellkerne wäre mindestens merkwürdig.

1) STRASBURGER „Botanisches Practicum“ erste Aufl. S. 455.

Spezielle Ergebnisse.

Gymnogramme sulphurea. Die Entwicklung der Spermatozoiden folgt hier genau dem angegebenen Schema, nur ist die charakteristische Form des Samenfadens besonders früh ausgeprägt. Das junge Spermatozoid hat ein sehr verschiedenes Aussehen je nach der Richtung, von welcher aus es betrachtet wird (Fig. 2—10).

Der Körper des jungen Spermatozoids, der im Anfang nicht sehr deutlich gegen das innere Cytoplasma abgegrenzt ist, wird nach und nach schärfer markirt und von beiden Enden des Bandes bildet nun das vordere zwei oder drei kleinere, das hintere Ende zwei grössere Windungen.

Wie aus den Figuren zu sehen ist, sind die Windungen nicht in derselben Fläche, sondern korkzieherartig gestreckt, doch nicht so stark, als bei dem freischwimmenden Spermatozoid. Wo das Band ausgezogen ist (Fig. 12), kann man sehen, dass es allmählich vom breiteren hinteren Theile nach dem zugespitzten vorderen sich verjüngt.

Wenn die Samenfäden beinahe vollständig ausgebildet sind, sammelt sich das umgebende Cytoplasma um das vordere Ende des Körpers (Fig. 9 u. 10c). Das ganze Aussehen, sowie die Lage desselben lässt kaum daran zweifeln, dass die Cilien aus dieser Masse gebildet werden.

Das Bläschen ist in den hinteren Windungen eingeschlossen, und kurz vor dem Freiwerden des Spermatozoids werden einige Stärkekörner darin gebildet.

Alsophila nitida und *Adiantum macrophyllum* stimmen in allen wichtigen Punkten mit *Gymnogramme* überein. Bei *Alsophila* ist die Zusammenziehung der Kernmasse noch deutlicher (Fig. 13) als bei der letztgenannten Pflanze.

Bei *Ceratopteris* konnte ich leider nicht alle Entwicklungsstadien beobachten. Diejenigen, welche ich auffand, zeigten keinerlei Abweichung von den oben beschriebenen Verhältnissen. Die Angabe von ZACHARIAS¹⁾, dass die äussere Schicht des Körpers gegen Reagentien widerstandsfähiger sei als der innere Theil, konnte ich nicht bestätigen. Die beiden Theile zeigten das gleiche Verhalten gegen Farbstoffe. Die häufig zu beobachtende Erscheinung, dass am hinteren Ende des Spermatozoids ein schmaler Faden nachgezogen wird, sowie der Umstand, dass der Körper von einem klebrigen Stoff umgeben ist, der es bewirkt, dass häufig kleine Gegenstände mitgeschleppt werden, weisen vielleicht auf die Anwesenheit eines Stoffes in dem Samenfaden hin, welcher nicht von dem Kern her stammt.

1) ZACHARIAS l. c.

Pellia epiphylla. Das allergünstigste Untersuchungsobjekt, welches mir zu Gebote stand, war *Pellia epiphylla*. Kurz vor dem Anfang der Entwicklung der einzelnen Spermatozoiden theilen sich die Mutterzellen und die Zellkerne bleiben paarweise zusammen. Sie werden nicht kugelförmig, sondern behalten ihre abgeplattete Gestalt (Fig. 16, 19a). Die Differenzirung des Spermatozoids fängt wie bei den Farnen an, ist aber viel leichter als dort zu verfolgen, da die Zellkerne ausserordentlich scharf hervortreten. Wegen der abgeplatteten Form des Zellkerns verharren die beiden Enden des Spermatozoids in derselben Fläche und berühren sich gegenseitig, so zwar, dass das junge Spermatozoid die Form eines ununterbrochenen Ringes zu besitzen scheint (Fig. 18). Genauere Untersuchungen zeigten indess, das Letzteres nicht der Fall ist (Fig. 19b, 20a u. b). Vielmehr legt sich, während das Band dünner und länger wird, das eine Ende um das andere herum (Fig. 21b). Der fertige Samenfaden besitzt nur eine vollständige Windung und einen Theil einer zweiten.

Wegen Mangels an lebendem Material war das Verhältniss der Cilien und des Bläschens zur Zelle nicht genau festzustellen, es ist aber kein Grund vorhanden, anzunehmen, dass jene Theile anders als bei den Farnen gebildet werden.

In mehreren Fällen beobachtete ich eine Erscheinung, deren Bedeutung mir nicht klar geworden ist, die aber darauf hinzuweisen schien, dass ein Theil der Kernmasse bei der Spermatozoidbildung abgesondert wird (Fig. 17).

Es wurde ferner Alkoholmaterial von *Polytrichum nanum* und *P. piliferum* untersucht; die Mutterzellen der Spermatozoiden waren aber so schlecht fixirt, dass keine befriedigenden Resultate zu erlangen waren. So viel sich entscheiden liess, stimmten die Mutterzellen ziemlich genau mit denen von *Pellia* überein. Eine merkwürdige Eigenschaft des fertigen Samenfadens liegt in dem Besitz einer Anschwellung am hinteren Theil, wie sie auch von W. P. SCHIMPER für *P. commune* abgebildet worden ist. Nach der Analogie mit *Sphagnum* ist es mir sehr wahrscheinlich, dass diese Anschwellung nicht zum Körper des Spermatozoids, sondern zum Bläschen gehört.

Sphagnum acutifolium. An einer grossen Anzahl männlicher Pflanzen von *Sphagnum*, meistens *S. acutifolium*, welche im Januar d. J. gesammelt waren, fand ich zahlreiche reife, dagegen keine jungen Antheridien, weshalb ich glaube, dass die Entwicklung hier schon im Spätherbst vollendet wird. Das frei gewordene Spermatozoid (Fig. 22) besteht aus einem äusserst zarten Faden, der von fast gleichförmiger Dicke ist und zwei fast gleiche Windungen aufweist. Das vordere Ende ist etwas zugespitzt und trägt zwei lange und zarte Cilien. Am hinteren Ende liegt ein stark lichtbrechender Klumpen, der in SCHIMPER's Abbildung als ein Theil des Körpers erscheint. Wenn der

Klumpen mit Jod behandelt wird, färbt er sich schnell dunkelblau, während er sich, mit Kalilauge behandelt, allmählich auflöst. Hiernach scheint es, als ob er nichts anders, als ein Stärkekorn darstelle; zweifellos gehört er zum Bläschen, dessen Wandung geplatzt zu sein scheint.

Salvinia natans. Die Resultate meiner an *Salvinia* angestellten Untersuchungen weichen, sowohl was die männlichen Prothallien, als was die Spermatozoiden betrifft, von denjenigen früherer Forscher nicht unerheblich ab. Der basale Theil des Prothalliums, der in manchen Fällen in der Zwischensubstanz des Sporangiums eingebettet bleibt, wie aus PRINGSHEIM's¹⁾ Abbildungen hervorgeht, kann auch spontan frei werden; das Exosporium bleibt aber stets im Sporangium zurück (Fig. 24, 26, 28). Die Spore theilt sich durch eine Querwand und die untere der gebildeten Zellen bleibt ungetheilt, die vegetative Zelle des Prothalliums darstellend, während die andere sich von Neuem theilt und später das Antheridium bildet. Die vegetative Zelle kann kurz bleiben oder sich verlängern und einen kurzen Schlauch bilden.

Die obere Zelle nun theilt sich durch eine Querwand, die gewöhnlich etwas schief gerichtet ist (Fig. 27 u. 28y). Nach PRINGSHEIM werden keine weiteren Wände gebildet, und von den Protoplasma-Massen in jeder der beiden Zellen sondert sich vor der weiteren zur Bildung der Spermatozoid-Mutterzellen führenden Theilung dieser Massen ein kleines Stück ab. Ich konnte hingegen sowohl an lebenden wie auch an in Alkohol und Chromsäure fixirten Prothallien leicht feststellen, dass eine weitere Wandbildung in den oberen Zellen stattfindet. Da das Prothallium eine mehr oder minder gekrümmte Gestalt hat, ist die Lage dieser Wände etwas verschieden, aber in allen Fällen scheint eine Zelle (Fig. 28 u. 29D), welche an die „Deckelzelle“ des Farnantheridiums erinnert, vorhanden zu sein. Zwei oder drei andere Zellen werden später gebildet (Fig. 26–29).

Das ganze Antheridium (wenn wir den ganzen oberen Theil des Prothalliums als ein einziges Antheridium ansehen) ist jetzt aus fünf oder sechs Zellen gebildet — zwei inneren (Fig. 26m), welche die Ur-Mutterzellen der Spermatozoiden darstellen, einer Deckelzelle (*D*) und zwei oder drei anderen peripherischen Zellen (*P*). Die centralen sind nicht ganz eingeschlossen, aber es ist mir nicht fraglich, dass wir es hier mit einem Antheridium von demselben Typus, wie er bei anderen Gefässcryptogamen gegeben ist, zu thun haben.

Die vorstehenden Ergebnisse stimmen völlig mit den BELAJEFF'schen²⁾ Untersuchungen über die heterosporen Lycopodiaceen überein.

1) Zur Morphologie der *Salvinia natans*. Jahrb. f. wissensch. Bot. III. S. 484.

2) BELAJEFF Bot. Ztg. 1885. S. 793–809.

Dieser Forscher hat sowohl für *Isoetes* als für *Selaginella* gezeigt, dass Wandzellen im Antheridium vorhanden sind.

Jede der beiden Centralzellen wird alsbald durch zwei senkrechte, zu einander rechtwinklige Wände in vier Zellen getheilt (Fig. 30). Die so gebildeten acht Zellen sind die Spermatozoid-Mutterzellen.

Die Entwicklung der Spermatozoiden verläuft in ganz ähnlicher Weise, wie bei den Farnen, nur sind bei *Salvinia* die Spermatozoiden kleiner und besitzen weniger Windungen. Auch ist der Körper gewöhnlich weniger homogen und lichtbrechend. Die Cilien (Fig. 35) sind äusserst lang und das Bläschen verhältnissmässig sehr gross. Wie bei den Farnen wird es nach dem Freiwerden des Spermatozoids durch Aufsaugung von Wasser bedeutend grösser. Gewöhnlich haftet der Samenfaden in seiner ganzen Länge dem Bläschen an. PRINGSHEIM glaubte, dass das Bläschen das Spermatozoid umgiebt, während thatsächlich das Gegentheil zutrifft (Fig. 35, 36). Nicht selten beobachtet man Fälle, wo das Bläschen fast frei ist (Fig. 37).

Die Angabe, dass die Entwicklung der Samenfäden erst nach dem Freiwerden der Mutterzellen vom Antheridium stattfindet, wird durch die Behandlung mit Farbstoffen ebenfalls nicht bestätigt.

Als Fixierungsmittel wurden Alkohol, eine concentrirte wässrige Sublimat-Lösung, eine 1proc. Chromsäure-Lösung und eine concentrirte wässrige Pikrinsäure-Lösung angewandt. Als Färbungsmittel nach Fixirung mit Alkohol und Sublimat empfiehlt sich am meisten eine stark verdünnte wässrige Hämatoxylin-Lösung. Goldchlorid gab in manchen Fällen nach Chrom- oder Pikrinsäure-Behandlung ausgezeichnete Resultate. Auch Safranin erwies sich in einigen Fällen als sehr brauchbar.

Zum Schluss will ich nicht verfehlen, Herrn Professor STRASBURGER, in dessen Laboratorium die vorliegende Arbeit ausgeführt wurde, meinen ergebensten Dank für seine freundliche Unterstützung auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—12. Successive Entwicklungs-Stadien der Spermatozoiden bei *Gymnogramme sulphurea*, Oelimmersion $\frac{1}{16}$ (Leitz.). Oc. 3.

- „ 1. Sublimat-Hämatoxylin-Präparat.
- „ 2—4. Chromsäure-Goldchlorid-Präparate.
- „ 6—10. Pikrinsäure-Goldchlorid-Präparate.

Fig. 11—12. Pikrinsäure-Haematoxylin-Präparate.

In allen Figuren ist *a* von der Seite, *b* von oben gesehen.

Fig. 9 u. 10 *c* Anlage der Cilien.

- „ 13. Junge Spermatozoiden von *Alsophila nitida*. Pikrinsäure-Goldchlorid-Präparat. Oelimmersion $\frac{1}{16}$. Oc. 3.
- „ 14. *Adiantum macrophyllum*. Gruppe der Mutterzellen der Spermatozoiden. Pikrinsäure-Goldchlorid-Präparat. System 7. Oc. 3.
- „ 15—21. Aufeinanderfolgende Stadien der Spermatozoiden-Entwicklung bei *Pellia epiphylla*. Alle Figuren nach Alcohol-Haematoxylin-Präparaten, Oelimmersion $\frac{1}{16}$. Oc. 3. *a* von der Seite, *b* von oben gesehen.
- „ 22. *Sphagnum acutifolium*. Reife Spermatozoiden mit Jodjodkalium behandelt. *H* der Klumpen am hintern Ende. Oelimmersion $\frac{1}{16}$. Oc. 3.
- „ 23—39. *Salvinia natans*.
- „ 23. Reife Sporen. Alcohol-Safranin-Präparat. System 7. Oc. 3.
- „ 24. Lebende Spore, die frei geworden ist. System 7. Oc. 3.
- „ 25. Keimende Spore. Alcohol-Haematoxylin-Präparat. System 7. Oc. 3.
- „ 26—28. Lebende Prothallien. System 7. Oc. 3.
y erste Querwand. *D* Deckelzelle. *m* Ur-Mutterzellen der Spermatozoiden.
P Peripherische Zellen.
- „ 29. Ein ähnliches Prothallium mit Chromsäure und Safranin behandelt.
- „ 30. Das Antheridium von oben gesehen. Chromsäure-Goldchlorid-Präparat.
- „ 31. Antheridium, dessen oberer Theil entleert ist.
- „ 32—34. Junge Spermatozoiden. Oelimmersion $\frac{1}{16}$. Oc. 3. 32—33. Chromsäure-Safranin. 34. Chromsäure-Goldchlorid-Präparate. *Bl.* Das junge Bläschen.
- „ 35. Spermatozoid, todt in Wasser. Oelimmersion. Oc. 1.
- „ 36—37. Spermatozoiden mit Jodjodkalium behandelt. 36. Oelimm. $\frac{1}{16}$. Oc. 1.
 37. System 7. Oc. 3.
- „ 38. Dasselbe mit Oelimmersion $\frac{1}{16}$ gesehen. Das Bläschen ist etwas zusammengezogen.
- „ 39. Reifes Spermatozoid von oben gesehen. Chromsäure-Safranin-Präparat.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Campbell Douglas H.

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden 120-127](#)