Zur Kenntnis des Baues pflanzlicher Spermien.

Von

Friedrich Meves in Kiel.

Hierzu Taf. XI und XII und 18 Figuren im Text.

Inhalt:

	Seite
I. Einleitung	272
II. Die Spermien von <i>Fucus serratus</i>	274
III. Die Spermiogenese von <i>Fucus vesiculosus</i>	283
IV. Einige Stadien aus der Spermiogenese von <i>Chara foetida</i> . . .	292
V. Ueber die mißbräuchliche Anwendung der Bezeichnung Centro- som speziell in der Botanik	300

I. Einleitung.

Das Studium tierischer Spermien und ihrer Entwicklung hat ergeben, daß die Plastosomen zum Aufbau der Spermien in außerordentlich verschiedener Weise verwendet werden.

Bei zahlreichen fadenförmigen Spermien bilden sie um den Anfangsteil des Schwanzfadens herum eine Scheide. Diese entsteht entweder dadurch, daß körnige Plastosomen (Plastochondrien) sich dem Schwanzfaden direkt auflagern, wie es z. B. bei den Säugetieren der Fall ist (A. v. B r u n n [1884], B e n d a [1897] u. a.), oder aber sie geht aus einem einheitlichen Körper hervor, der sich in den Spermatiden durch Verschmelzung von Plastochondrien gebildet hat (v. l a V a l e t t e St. G e o r g e [1886], M e v e s [1900] u. a.). Bei den Spermien anderer Tiere, vieler Molluscn und Würmer, liegen eine Anzahl solcher Körper (gewöhnlich 4—6) am hinteren

Ende des Kopfes um die Insertionsstelle des Schwanzfadens herum (R e t z i u s, 1904). Bei *Echinus* handelt es sich um eine dem hinteren Kopfende aufgelagerte Kappe, die von einem Loch durchbohrt wird, durch welches der Schwanzfaden hindurchzieht (M e v e s, 1912). Bei *Phallusia* entwickelt sich aus den Plastosomen eine röhrenförmige Scheide, welche den mittleren Teil des pfriemenförmigen Kopfes umgibt (M e v e s, 1913). In den schwanzlosen Spermien der Nematoden, Decapoden und bei den wurmförmigen Spermien gewisser Molluscen ist die Anordnung der Plastosomen, wie D u e s b e r g (1912 S. 685) sagt, „keiner Regel unterworfen und man muß sich an die Beschreibung jedes einzelnen Falles halten“.

Die verschiedene Lagerung der Plastosomen bei den verschiedenen Spermien ist mir stets als ein Hinweis darauf erschienen, daß diese Protoplasmaegebilde weniger für das Eigenleben der Spermien von Bedeutung sind als vielmehr ein Material darstellen, welches erst im Ei zur Wirksamkeit gelangt.

Der durch Verschmelzung der Plastochondrien entstehende Körper, welcher bei vielen Tieren im Beginn der Spermiogenese, zuweilen in mehrfacher Zahl, auftritt und an den reifen Spermien entweder als solcher persistiert oder aber zum Aufbau einer den Schwanzfaden umgebenden Hülle verwendet wird, ist von v. l a V a l e t t e St. G e o r g e anfangs (1867) als Nebenkörper, von B ü t s c h l i (1871), dem sich der eben genannte Forscher später anschloß, als Nebenkern, von R e t z i u s (1904) als Nebenkernorgan bezeichnet worden. Meinerseits halte ich es für erwünscht, einen Namen zu benutzen, in welchem die Bildungsweise dieses Körpers aus Plastosomen zum Ausdruck kommt.

W a l d e y e r hat nun schon 1903 S. 204 die Spermien in die Bestandteile, aus welchen sie sich aufbauen, zerlegt, indem er an ihnen ein K a r y o m e r, C e n t r o m e r und C y t o m e r unterschieden hat. „Der Kopf würde dann im wesentlichen dem Karyomer, der Hals als wesentliches Centrosomenstück dem Centromer, der Rest dem Cytomer entsprechen.“

Es liegt daher nahe, den aus den Plastosomen entstehenden Spermienteil mit dem Ausdruck P l a s t o m e r¹⁾ zu belegen, welcher ebenso gut auf den Nebenkern anwendbar ist, wie er sich

1) Diejenigen Autoren, welche eine rein morphologische Nomenclatur vorziehen, würden C h o n d r i o m e r wählen können.

z. B. für die plastosomatische Schwanzscheide der Säugetierspermien oder für die Gesamtheit der Plastochondrien gebrauchen läßt, welche bei den Ascarisspermien das Cytoplasma besonders des Kopftheils erfüllen.

Waldeyer sagt, daß eine „Einteilung der Spermien auf Grund ihrer wesentlich wirksamen Teile“ „insofern wenig Wert“ habe, „als cytoplasmatische Teile über das ganze Spermium sich erstrecken können und Centrosomenteile auch im Verbindungsstücke sich finden“. Das ist zweifellos richtig; der gerügte Uebelstand wird aber durch die Vorteile, welche eine solche Einteilung für bestimmte Zwecke bietet, nach meinem Dafürhalten reichlich aufgewogen.

Ueber die Lokalisation der Plastosomen an pflanzlichen Spermien hatte bisher nur Retzius berichtet, welcher 1906 in dem von Guignard (1889) beschriebenen „Kern“ der Fucusspermien ein „Nebenkernorgan“ oder Plastomer erkannt hat.

Ich selbst hatte mir die Aufgabe gestellt, weitere pflanzliche Spermien auf ihre plastosomatischen Bestandteile zu untersuchen und mir dafür die Charaspermien ausgesucht. Während ich nun mit dem Studium derselben beschäftigt war, erschien in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft eine Mitteilung von Kylin (1916), in welcher die Existenz eines „Nebenkernorgans“ (Retzius) an den Fucusspermien in Abrede gestellt wird. Dadurch wurde ich veranlaßt, die mir schon seit längerer Zeit bekannten Fucusspermien an dieser Stelle ebenfalls zu behandeln und will im folgenden mit den letzteren beginnen und die Schilderung meiner Befunde an den Charaspermien anschließen.

II. Die Spermien von *Fucus serratus*.

Die Spermien der Fucaceen sind zum erstenmal von Thuret (1854, vgl. auch Thuret und Bornet, 1878) als sehr kleine hyaline Körperchen beschrieben worden, welche ein orangefarbenes Korn einschließen und mit zwei sehr zarten Cilien von ungleicher Länge ausgestattet sind. Speziell bei *Fucus* haben sie nach Thuret die Gestalt einer kleinen Flasche, deren Hals den kürzeren Faden trägt; der längere geht von dem orangefarbenen Korn aus und schleppt während der Bewegung hinterher.

In dem orangefarbenen Fleck („Augenfleck“), welcher, wie schon Thuret bemerkt, auch in der Zweizahl vorhanden sein kann, ist von Schmitz (1882) ein Chromatophor erkannt worden.

Strasburger hat dann in der ersten Auflage seines botanischen Practicums (1884 S. 390) zuerst festgestellt, „daß fast der ganze Körper des Spermatozoiden aus Kernsubstanz besteht“.

Behrens (1886 S. 95) beschreibt die Fucusspermien als „birnförmig, mit dem spitzen Pol nach vorn gewendet, bilateral und dorsiventral, mit einem ventralen gelben Körper oder deren zwei versehen...“. Jedes Spermatozoid enthält „einen an Chromatin-substanz reichen Kern, der seine Hauptmasse bildet“. „Färbungsmittel tingieren den Kern tiefer und lassen um ihn einen weniger gefärbten Mantel, aus Plasma bestehend, erkennen.“ Eine Struktur ist im Kern der freigewordenen Spermatozoiden nicht nachzuweisen.

Während also Strasburger und Behrens die Hauptmasse des Spermiums aus Kernsubstanz bestehen lassen, ist dies nach Guignard (1889) nicht zutreffend. Der birnförmige Körper des Spermiums wird nach ihm von Protoplasma gebildet. In dem dickeren Ende der Birne liegt, in Kontakt mit dem Chromatophor oder ein wenig von ihm entfernt, ein kleiner runder Körper, welcher den Kern darstellt (Textfigur 1). In diesem Kern soll man nach Guignard ein chromatisches Netzwerk mit sehr deutlichen Maschen wahrnehmen können, welches allerdings ziemlich schwierig in seiner normalen Form zu fixieren ist. Das Protoplasma setzt sich aus so feinen Granulationen zusammen, daß man es für vollständig homogen halten könnte; da es sich mit den meisten Chromatinfärbemitteln sehr schnell und intensiv färbt, wird der Kern alsbald verdeckt, wenn man diese Reagentien nicht in sehr verdünnter Lösung einwirken läßt.

Fig. 1.
Spermium
von *Fucus*
serratus. Nach
Guignard
(1889).

Demgegenüber versichert Strasburger in einer Abhandlung über Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus* (1897 S. 207) aufs neue, ohne der Resultate von Guignard Erwähnung zu tun, daß der Kern die Hauptmasse des Spermatozoids bildet und daß er von einem Plasmamantel umhüllt wird, in welchem der Chromatophor liegt.

Wie Retzius (1906) in seiner Mitteilung über die Spermien der Fucaceen bemerkt, hat Oltmanns (1905) in seiner „Morpho-

logie und Biologie der Algen“ die Auffassung und Figuren von Guignard akzeptiert; auch in die Lehrbücher der Botanik, z. B. in den von Schenk verfaßten Teil (Kryptogamen) des Strasburger'schen Lehrbuchs, sind sie übergegangen. „Offenbar“, sagt Retzius, „betrachtet man demnach allgemein in der botanischen Welt die Darstellung und Anschauung Guignards als die richtige.“ Retzius fand aber „zu seinem Erstaunen“ gleich in dem ersten Präparat, das er nach der von ihm für die Untersuchungen der Spermien der Evertebraten seit Jahren

erprobten Methode anfertigte (Fixierung in Ueberosmiumsäure und Färbung mit Rosanilin, Aufbewahrung in Kaliumacetatlösung), „daß die herrschende Auffassung der Botaniker von der Organisation der fraglichen Spermien der Hauptsache nach ganz unrichtig sein muß“. „Der von Guignard als protoplasmatischer Zellkörper aufgefaßte, verhältnismäßig große birnförmige Körper stellt offenbar den Kern dar, welcher nur von einem äußerst dünnen Plasmamantel umgeben ist; man kann diesen dünnen Plasmabelag nur durch Färbung als ein dicht anliegendes Häutchen nachweisen. Der birnförmige Körper stellt den Kopf des Spermiums dar, entspricht somit dieser Partie der Tierspermien.“

In dieser Beziehung stimmt also die Meinung von Retzius mit derjenigen von Strasburger und Behrens völlig überein.

„Der von Guignard und den späteren Forschern beschriebene kleine runde Kern“, fährt Retzius weiter fort, „liegt nicht, wie sie glauben, in dem birnförmigen Körper, sondern auswendig an dessen Seite und gehört zum Plasmamantel. Er ist auch nicht ein rundes, zusammenhängendes Körperchen, hat nicht die Gestalt und das Aussehen eines Zellkerns, sondern besteht aus abgesonderten, voneinander getrennten runden Körnern.“ Retzius findet, daß diese Körnchen der Regel nach zu vierten vorhanden sind (Textfig. 2).

Fig. 2. Spermium
von *Fucus* *Ar-*
schougii. Nach
Retzius (1906).

Sie ähneln, wie er sagt, in ganz auffallender Weise den Gebilden, welche er bei den Spermien der niederen Tiere, vor

allem der Würmer und vieler Molluscen, gefunden und als Nebenkernorgan beschrieben hat.

Ich selbst hatte vor einer Reihe von Jahren (1910) auf Helgoland versucht, das Verhalten des von Retzius als „Nebenkernorgan“ erkannten Gebildes im befruchteten Fucosei zu studieren. Meine damaligen Untersuchungen führten jedoch zu keinem Resultat. Daß es sich aber bei dem von Guignard als Kern beschriebenen Körper in der Tat um ein plastosomatisches „Nebenkernorgan“ oder um ein Plastomer handelt, hatte ich leicht feststellen können und war daher überrascht, daß Kylin neuerdings in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft mitteilt, er habe ein solches „Nebenkernorgan“ nicht auffinden können.

Kylin (1916) ist hinsichtlich des Baues der Fucusspermien zu einer Auffassung gekommen, welche mit derjenigen von Guignard im wesentlichen übereinstimmt. Nach Kylin scheint es bisweilen schon bei Untersuchung der lebenden Spermatozoiden, als ob ihr Körper „zwei Substanzen enthielte, die sich in bezug auf ihre Lichtbrechungsverhältnisse unterscheiden“. „Die eine nimmt die zentralen Teile ein, die andere umschließt diese Teile nebst dem Chromatophor als eine dünne Schicht, und bildet außerdem den zugespitzten Teil des Spermatozoidenkörpers.“ Erstere erweist sich nach Kylin an fixiertem und gefärbtem Material als der „sehr inhaltsarme“ Kern, welcher nur einige Körnchen enthält, die sich mit Eisenhaematoxylin schwarz färben (Textfig. 3). „Er ist mit einer dünnen Plasmaschicht umgeben, die sich mit Eisenhaematoxylin stark färbt. Die schnabelförmige Verlängerung des Spermatozoids besteht aus Protoplasma. Im Protoplasma eingebettet liegt der Chromatophor, der sich mit Eisenhaematoxylin intensiv schwarz färbt, viel stärker als das Protoplasma . . . Der Kern stellt dem Volumen nach die Hauptmasse des Spermatozoids dar.“ Von einem Nebenkernorgan hat Kylin auch bei Anwendung der Retziusschen Untersuchungsmethode nichts wahrgenommen. Er kann sich bei Betrachtung der von Retzius gegebenen Abbildungen des Gedankens nicht ganz erwehren, daß das Nebenkernorgan der Spermatozoiden der Fucaceen Ueberbleibsel von Fucosankörnchen und Fetttröpfchen

Fig. 3. Spermium von *Fucus serratus*. Nach Kylin (1916).

darstelle, wie sie in den reifen Spermatozoiden-Mutterzellen in der Nähe des Chromatophors liegen („also gerade da, wo Retzius das Nebenkernorgan gefunden hat“).

„Mehrals“, sagt Kylin, „habe ich beobachten können, daß die nach der Methode von Retzius behandelten Spermatozoiden in ihrer Plasmaschicht keine Körnchen enthalten. Bisweilen scheint es aber, als ob in der Plasmaschicht, die den Chromatophor umgibt, einige Körnchen vorhanden wären. Es ist aber immer eine sehr schwierige Aufgabe, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Körnchen wirklich innerhalb der Plasmaschicht liegen, oder ob sie nur außerhalb dieser Schicht angeheftet sitzen. Soviel scheint mir aber jedenfalls sicher, daß diese Körnchen keinen notwendigen Bestandteil des Spermatozooids darstellen und deshalb auch nicht als ein Nebenkernorgan zu bezeichnen sind, das mit den Nebenkernorganen der Spermien der niederen Tiere vergleichbar wäre.“

„Für den Fall, daß Körnchen in der Plasmaschicht der Spermatozoiden wirklich vorkommen können, möchte ich nur darauf hinweisen, daß Fucosankörnchen für die Zellen der Fucaceen durchaus charakteristisch sind, und daß es mir gar nicht ausgeschlossen zu sein scheint, daß solche Körnchen auch in den Spermatozoiden bisweilen vorhanden sein können.“

Indem ich nunmehr dazu übergehe, meine eigenen Beobachtungen über den Bau der Fucusspermien zu beschreiben, will ich an ihnen ein zugespitztes vorderes und dickeres hinteres Ende und eine dorsale und ventrale Seite unterscheiden, wie es Behrens schon 1886 getan hat; und zwar bezeichne ich diejenige Seite, auf welcher der Chromatophor liegt, mit Behrens als ventrale; es ist dies dieselbe Seite, an welcher etwa an der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Drittel, die beiden Cilien inseriert sind; näheres darüber s. unten.

Ein Vergleich der seitlichen mit den Rücken- oder Bauchansichten (z. B. Fig. 8) zeigt, daß das birnförmige Spermium von dorsal nach ventral etwas abgeplattet ist.

Um nun die Frage zu entscheiden, was am Fucusspermium „Kern ist und was Protoplasma“, genügt es, lebende Spermien mit Methylgrün-Essigsäure oder Schneiderschem Essigkarmin zu versetzen. Man konstatiert alsdann sofort, daß bei weitem die Hauptmasse des birnförmigen Spermiums einschließlich der gesamten

„schnabelförmigen Verlängerung“ sich intensiv grün bzw. rot färbt; es kann demnach kein Zweifel darüber sein, daß sie, wie Strasburger, Behrens und Retzius angeben, aus Kernsubstanz besteht.

Für ein genaueres Studium der Fucusspermien habe ich mein altes 1910 auf Helgoland gesammeltes Material von befruchteten Eiern von *Fucus serratus* benutzt. Die Eier, denen nicht eingedrungene Spermien in großer Zahl anhängen, waren kurz nach der Befruchtung mit Altmannschem Gemisch fixiert worden.

An diesem Material habe ich mir zunächst Einblick in die Form, welche dem Kernanteil des Fucusspermiums zukommt, dadurch verschafft, daß ich Schnitte davon mit Haemalaun nach P. Mayer überfärbte und mit 1%iger Alaunlösung differenzierte (Fig. 1—12). Es ergab sich, daß der Körper des birnförmigen Spermiums aus Kernsubstanz besteht mit Ausnahme des ventralen oder des ventralen und seitlichen Teils des verdickten Endes, welcher aus Cytoplasma gebildet wird, oder mit Ausnahme einer großen beulenförmigen Vertiefung, welche in das verdickte Ende der Birne von ventral oder von ventral und der Seite (meistens von ventral und rechts) mehr oder weniger tief eindringt und von Cytoplasma erfüllt ist. Betrachtet man den Kern im optischen Längsschnitt, so erscheint er in den meisten Fällen in der Ansicht von links S-förmig, in der Ansicht von rechts umgekehrt S-förmig gebogen (Fig. 1—6).

Innerhalb des Cytoplasmas nimmt man an den mit Haemalaun gefärbten Präparaten von konstanten Einschlüssen nur den Chromatophor wahr, welcher durch die Osmiumsäure geschwärzt worden ist und eine konvex-konkave rundliche Scheibe darstellt, deren Ränder mehr oder weniger zugespitzt sind. Diese Scheibe bedingt an der Seite, an welcher sie liegt, einen Vorsprung und stößt meistens mit ihrem vorderen Rand an den Kern an.

Außerdem bemerkt man hier nicht selten ein oder auch mehrere durch Osmiumsäure geschwärzte Kügelchen von verschiedener Größe, welche entweder Fucosanblasen oder Fetttröpfchen, jedenfalls also metaplasmatischer Natur sind.

Mitunter (Fig. 6) sieht man derartige geschwärzte Kügelchen auch an anderen Stellen dem Spermium außen anhaften, mit dem sie durch Cytoplasma verbunden sind. Letzterer Umstand ist ein Hinweis darauf, daß der Kern des Fucusspermiums, wie auch Strasburger, Behrens und Retzius annehmen, an

seiner ganzen Oberfläche noch von einem dünnen Plasmamantel umhüllt ist.

Färbt man nun die Präparate, welche mit Altmann'schem Gemisch fixiert sind, mit Säurefuchsin-Pikrinsäure nach Altmann (Fig. 13—25), so kann man sich leicht von der Existenz eines leuchtend rot tingierten Nebenkernorgans oder Plastomers bei den Fucusspermien überzeugen. Es ist dasselbe Gebilde, welches Guignard zuerst als Kern beschrieben, Retzius aber in seiner Bedeutung richtig erkannt hat. Dieses Plastomer liegt jedoch nicht, wie Retzius schreibt, „auswendig“ an der Seite des birnförmigen Körpers, sondern es ist in diesen aufgenommen, und zwar hat es seinen Platz in dem Cytoplasma, welches den ventralen (ventralen und seitlichen) Teil des verdickten Spermienendes bildet, oder in dem Cytoplasma, welches die grubige Vertiefung des Spermienkopfes ausfüllt (man vergleiche besonders das Querschnittsbild Fig. 25).

Nach Retzius besteht das Nebenkernorgan ferner bei *Fucus Areschougii* aus abgesonderten, voneinander getrennten runden Körnchen, welche der Regel nach zu vieren, zuweilen auch zu fünf, vorhanden sind. Bei *Fucus serratus* ist es dagegen nach meinen Beobachtungen in zahlreichen Fällen ein einziges Körperchen (Fig. 13—15), so daß man versteht, wie Guignard und Kylin es als Kern auffassen konnten; sehr häufig aber setzt es sich aus zwei, drei, vier, selten aus mehr als vier Teilen zusammen, welche unter sich noch wieder verschieden groß sein können (Fig. 16—25).

In bezug auf das Volumen des Plastomers bzw. auf das Gesamtvolumen seiner Teile scheinen nicht unerhebliche Verschiedenheiten zu bestehen. Wenn Kylin aber angibt, daß dieses Gebilde (der „Kern“, Kylin) die „Hauptmasse des Spermatozoids ausmacht“, so liegt hier in jedem Fall eine irrtümliche Schätzung vor.

Falls nur ein einziges derartiges Körperchen vorhanden ist, so hat dieses meistens annähernd eine kugelige Form. Besteht aber das Plastomer aus mehreren Teilen, so können diese außer in der Gestalt von Körnern in derjenigen von Scheiben, zuweilen auch von Stäben auftreten.

Retzius hat beschrieben, daß bei den Spermien von *Fucus Areschougii* die hier vorkommenden vier Körnchen „in einem regelrechten Viereck“ liegen. Sind dagegen bei *Fucus serratus* (und *vesiculosus*) vier verschiedene Teile vorhanden (Fig. 22, 23, 25), so zeigen

diese, wie ich finde, keine bestimmte Lagerung zueinander; die Möglichkeit, daß sie sich infolge der Behandlung verschoben hätten, erscheint bei meinen Präparaten ausgeschlossen.

An den Körnern und besonders an den Scheiben nimmt man meistens eine stärker gefärbte äußere Partie und eine hellere Mitte wahr, so daß ich eine Zeitlang geglaubt habe, daß es sich um Ringe handelt. Es ist wohl dasselbe Aussehen, welches *Retzius* im Auge hat, indem er sagt, daß eigentlich nur der „Plasmaüberzug“ (?) der Körnchen die Rosanilinfärbung annimmt, „während ihr Inneres mehr glänzend und weniger gefärbt erscheint“.

Von den beiden Geißeln des *Fucusspermiums* ist bekannt, daß sie in entgegengesetzter Richtung vom Körper des Spermiums abgehen und daß die vordere kürzere sehr schnell schwingt, während die hintere längere nachgeschleppt wird; die vordere mißt nach *Retzius* etwa zwei Kopflängen, die hintere ist mitunter zweimal so lang als die vordere.

Dagegen konnte die Art und Weise ihrer Befestigung am Spermienkörper bisher noch nicht völlig aufgeklärt werden.

Nach *Thuret* entspringt die vordere der beiden Geißeln, wie ich oben bereits mitgeteilt habe, von dem Hals des nach dem französischen Autor flaschenförmigen Spermiums, die hintere von dem Chromatophor.

Ebenfalls *Strasburger* (1884 S. 391) sagt, daß die vordere Cilie an dem vorderen Ende, die hintere an der Seite des Spermatozoidenkörpers inseriert und daß an der Insertionsstelle der letzteren der „rotbraune Punkt“ gelegen sei. In seiner erwähnten Arbeit über Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus* (1897) sowie in späteren Auflagen des botanischen Practicums (IV. Aufl., 1902 S. 445) beschränkt er sich dagegen auf die Bemerkung, daß die beiden Cilien „seitlich“ befestigt seien.

Nach *Guignard* (1889 S. 143) kann man erkennen, wenn man reife Spermien mit Osmiumsäure fixiert und mit Haematoxylin färbt, daß die beiden Geißeln über dem Chromatophor durch einen Protoplasmafaden von außerordentlicher Zartheit zusammenhängen. Beim ersten Anblick könnte man glauben, daß die vordere Geißel, welche an der Basis verdickt ist, ganz nahe am Chromatophor inseriert, ohne ihn zu erreichen; aber eine intensive Färbung zeigt nach *Guignard*, daß in Wirklichkeit eine Kontinuität zwischen den beiden Cilien besteht. Die vordere sitzt dem Spermienkörper

auf einer gewissen Strecke, entsprechend ihrem dicksten basalen Teil, an; die hintere dagegen entspringt direkt vom Chromatophor, in dem Winkel, welchen der letztere mit dem „Protoplasma“ (Guignard) bildet.

Oltmanns (1905, I S. 522) gibt an, daß bei den Spermatozoiden der Phaeophyceen beide Geißeln vom Augenfleck ausgehen.

Retzius (1906) bezeichnet die Geißeln als „Fadenstücke“ und sagt, daß ihre Befestigung besonders an einer Stelle des Kopfes, welche etwa an der Grenze des vorderen und mittleren Drittels seiner Länge liegt, sehr stark sei, so daß sie bei der Ablösung vom Kopfe gewöhnlich noch an dieser Stelle festhaften. „In der Nähe dieser Stelle liegt das rotgelbe Körperchen; sie scheinen jedoch nicht direkt mit diesem fest zusammenzuhängen; ich sah nämlich in verschiedenen Fällen dies Körperchen von den Fadenstücken abgelöst und an einer anderen Stelle des Spermienkopfes liegen. Auch hängen die Fadenstücke mit dem oben beschriebenen Körnchenorgan nicht direkt zusammen, obwohl diese Körnchen in der Regel in der Nähe der Fäden liegen.“ Dagegen schien es Retzius oft, „als ob sie einigermaßen untereinander an ihren Ausgangspunkten zusammenhängen und der eine in den anderen überginge“. „Dies ist besonders an solchen Exemplaren von Spermien, wo die Kerne (Köpfe) von den Fäden mehr oder weniger abgelöst sind, augenscheinlich.“ Retzius will aber diese Frage vorläufig nicht definitiv entscheiden.

Kylin (1916 S. 197) erklärt ebenso wie Guignard und Oltmanns, daß beide Geißeln am Augenfleck befestigt seien.

Meine eigenen Untersuchungen haben mir nun aber gezeigt, daß die letztere Annahme unzutreffend ist. Beide Geißeln entspringen nicht am Augenfleck oder Chromatophor, sondern auf der ventralen Seite des Spermiums am Kopf an einer Stelle, welche zwischen vorderem und mittlerem Drittel gelegen ist.

In Seitenansichten der Spermien hat es den Anschein, als wenn sie beide von einem in der Längsrichtung des Spermiums gelagerten Stäbchen ausgingen, welches sich an den mit Altmann'schem Gemisch fixierten Spermien durch Fuchsin-Pikrinsäure rot färben läßt. Betrachtet man jedoch das Ursprungsgebilde in Bauchansicht, so kann man in vielen Fällen konstatieren, daß es sich um z w e i

einander parallel liegende Stäbchen handelt, welche jedes einem Faden zum Ansatz dienen (Fig 17, 24). Der eine Faden, welcher nach vorn gerichtet ist, entspringt vom vorderen Ende des einen, der andere nach hinten ziehende vom hintern Ende des anderen Stäbchens. Beide Stäbchen sind mit dem Kopf verlötet.

Es ist also nicht zutreffend, daß ein ununterbrochener Zusammenhang zwischen den beiden Geißeln besteht, wie Guignard und Retzius anzunehmen geneigt sind.

Der nach hinten ziehende Faden läuft über die Mitte des Chromatophors hinweg; es hat den Anschein, als ob er auf diesem Verlauf an dem Chromatophor befestigt wäre.

Die beiden Stäbchen, welche den Geißeln zum Ursprung dienen, stellen zweifellos Centriolen dar (s. unten); es sind ebensolche Gebilde, wie sie Strasburger 1897 in Keimlingen von *Fucus* als „Centrosomen“ beschrieben hat.

III. Die Spermiogenese von *Fucus vesiculosus*.

Der erste Versuch, die Entwicklung der Fucusspermien genauer zu studieren, wurde von Behrens (1886) unternommen.

So wenig dieser Autor speziell über die Umwandlung der spermatogenen Zelle in das Spermium zu sagen weiß, so haben doch die folgenden Untersucher, Guignard (1889), Strasburger (1897, 1) und Kylin (1916), in dieser Beziehung kaum irgendwelche neuen und zugleich richtigen Beobachtungen mitzuteilen vermocht.

Behrens beschreibt, daß der Kern der Antheridium-Mutterzelle sich teilt, bis 64 Kerne vorhanden sind. Im Protoplasma der Mutterzelle sind kleine scheibenförmige Chromatophoren verstreut, die sich, wie schon Schmitz angibt, auf die Zahl der vorhandenen Kerne vermehren, so daß jedem Kern einer oder seltener zwei der nur schwach gefärbten Chromatophoren entsprechen. Im Verlauf der Spermatozoiden-Entwicklung sieht man diese Chromatophoren, deren Farbe eine gelbliche geworden ist, sich den Kernen dichter auflagern und zwischen den Kernen eine hyaline Substanz (wässerige Flüssigkeit?) auftreten. Daraus ergibt sich für die Zusammensetzung der Spermatozoiden, daß jedes derselben einen (an Chromatin-substanz reichen) Kern enthält, der seine Hauptmasse bildet; und daß der gelbe Fleck, der an den Spermatozoiden von *Fucus* auftritt, einem verfärbten Chromatophor entspricht, wie Schmitz schon

vermutet hat. Die Cilien, welche die Spermatozoiden im Schwärmstadium besitzen, sind, solange sie im Antheridium eingeschlossen sind, noch nicht zu sehen. Sie gehen aus dem Plasmamantel hervor, welcher den Kern umgibt. Das Spermatozoid der Fucaceen ist somit einer vollständigen nackten Zelle gleichwertig.

Nach Guignard (1889) enthält das Protoplasma der Antheridium-Mutterzelle neben kleineren Granulationen farblose, stark lichtbrechende Körper von wechselnder Form und Größe. Diese, die von Schmitz und Behrens beschriebenen Chromatophoren, haben auf dem 8-Kernstadium an Zahl zugenommen, sind aber ungefärbt geblieben. Auf dem 16-Kernstadium bemerkt man daneben im Protoplasma noch gelbe Körner von derselben Färbung, wie sie später der gelbe oder Augenfleck zeigt.

Nachdem das Stadium der 64 Kerne erreicht ist, beginnt die Bildung des Spermiums damit, daß Trennungslinien auftreten, welche das Protoplasma in ebensoviele Abteile zerlegen, als Kerne vorhanden sind. In Berührung mit einem jeden der letzteren bemerkt man alsbald einen stark lichtbrechenden und ganz am Anfang farblosen Chromatophor, welcher sich zum gelben Fleck des Spermiums entwickelt. Andere Kügelchen von demselben oder verschiedenen Volumen bleiben im Protoplasma isoliert liegen. Die oben erwähnten protoplasmatischen Trennungslinien kann man zuweilen noch einige Zeit nach dem Auftreten des gelben Flecks beobachten; sie sind aber immer außerordentlich zart und um so schwieriger wahrzunehmen, als sie im ganzen doch nur eine sehr vorübergehende Existenz besitzen. Gleichzeitig mit der Bildung derselben wird die sehr feinkörnige Grundsubstanz des Protoplasmas der Antheridium-Mutterzelle um jeden der Kerne verteilt. Die gelben oder orangefarbenen Kügelchen, die zuerst im Protoplasma verstreut waren, liegen zwischen den sich entwickelnden Spermien; sie bleiben häufig bis zu dem Augenblick sichtbar, wo die Spermien in Freiheit gesetzt werden.

Sucht man nun in Erfahrung zu bringen, wie sich die übrigen Teile des Spermiums vom Auftreten des gelben Flecks an, bilden, so kann man feststellen, daß das Protoplasma eines jeden der Abteile, von denen die Rede gewesen ist, den Kern auf allen Seiten umgibt und gleichzeitig den gelben Fleck mit einer außerordentlich dünnen und kaum wahrnehmbaren Lage bedeckt. Der Kern liegt exzentrisch;

an der Peripherie des Protoplasmas nimmt man (Textfig. 4) eine mehr feinkörnige Zone wahr, auf deren Kosten die beiden Cilien entstehen. Diese gehen beide von dem gelben Fleck, aber in entgegengesetzter Richtung, aus; die eine, die zukünftige vordere umkreist den Zelleib einmal, die andere dagegen zweimal und wird daher doppelt so lang sein.

Das ausschlüpfende Spermium richtet seine beiden Cilien gerade; sein vorderes Körperende zieht sich in eine schwache Spitze aus.

Strasburger (1897) gibt von der Spermienbildung bei *Fucus* eine kurze Darstellung, welche mit derjenigen von Behrens übereinstimmt. „Wie aus früheren Untersuchungen hinlänglich bekannt ist“, sagt er, „wird die Vermehrung der Kerne in den Antheridien von *Fucus* auch von einer Vermehrung der Chromatophoren begleitet, deren Färbung in frischem Zustande aber immer schwächer wird, und die damit immer schwieriger zu unterscheiden sind. Endlich gruppieren sich Zellkerne und Chromatophoren paarweise im Antheridium und erhält jedes Spermatozoid bei seiner Abgrenzung einen oder selten zwei Chromatophoren. Der Kern bildet die Hauptmasse des Spermatozoids. Dieser Kern wird von einem Plasmamantel umhüllt, in welchem der Chromatophor liegt. Außerdem ist das Spermatozoid an seiner Peripherie mit . . . den beiden seitlich inserierten Cilien versehen . . .“

Kylin (1916) hat teils lebendes, teils fixiertes Material von *Fucus serratus* untersucht. An ersterem vermochte er der Hauptsache nach folgendes feststellen. Das wabig gebaute Protoplasma der Antheridium-Mutterzelle schließt außer einigen schwach gelbgrünen Chromatophoren, welche sich in der Nähe des Kerns befinden, einige stark lichtbrechende Körperchen ein. Die mikrochemische Untersuchung ergibt, daß einige dieser Körperchen Fucosanblasen darstellen, andere dagegen Fetttröpfchen sind.

Im 2- und 4-Kernstadium kann man noch die schwach gefärbten Chromatophoren beobachten, im 8-Kernstadium treten sie aber nur

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 4—7. Entwicklung der Spermien von *Fucus serratus*. Nach Guignard (1889).

selten hervor. Sie haben nunmehr ihre Farbe verloren und sind als Leucoplasten vorhanden. Im 64-Kernstadium werden sie wieder gefärbt, und treten dann zuerst als sehr kleine Körnchen auf, deren Farbe anfangs schwach gelblich, bisweilen mit einem Stich ins Gelbgrün, ist. Die Farbe wird aber bald stärker und geht ins Orangegelb bis Orange über. Die Zahl der Chromatophoren hat sich gleichzeitig mit derjenigen der Kerne vergrößert; ebenso auch die Zahl der Fucosanblasen und Fetttröpfchen.

Im 64-Kernstadium beobachtet man nun, daß ein Kern und ein Chromatophor sich zusammenpaaren. Die Chromatophoren wachsen und bilden schließlich runde bis schwach ovale Scheiben, die auf der dem Kern zugekehrten Seite konkav sind. Sie sind jetzt stark orangefarbig und stellen den sogenannten Augenfleck des Spermatozoids dar. Ferner werden die Kerne mit einem eigentümlichen Ring umgeben; im Zusammenhang damit steht das Verschwinden der Wabenstruktur des Protoplasmas. Der Ring, der je nach der Einstellung der Mikrometerschraube dunkler oder heller als der Kern erscheint, sieht vollkommen homogen aus, und zwar stellt er das Protoplasma des künftigen Spermatozoids dar, welches sich um den Kern herum zu differenzieren beginnt.

Die aus dem Antheridium ausschlüpfenden Spermatozoiden sind nach Kylin von einer dünnen Plasmamembran umgeben, welche außer dem Spermatozoid auch einige Ueberbleibsel von Fucosanblasen und Fetttröpfchen einschließt, die in unmittelbarer Nähe des Chromatophors liegen und als stark lichtbrechende Körnchen erscheinen. Die Plasmamembran wird durchbrochen und das Spermatozoid wird frei; die kleineren Körnchen können aber an ihm sitzen bleiben, und werden erst allmählich durch die Bewegungen entfernt.

Um die Einzelheiten in der Entwicklung der Spermatozoiden noch weiter zu verfolgen, hat Kylin Präparate benutzt, welche mit der schwächeren Flemmingschen Mischung fixiert, mit Eisenhaematoxylin gefärbt und zum Teil mit Lichtgrün oder Eosin nachgefärbt waren.

Es zeigte sich, daß, nachdem die Zahl der Kerne im Antheridium sich auf 32 vermehrt hat, Plasmamembranen zwischen den Kernen aufzutreten beginnen (vgl. auch Yamanouchi 1909).

In den Spermatozoid-Mutterzellen wird der Kern im Lauf der Entwicklung immer ärmer an Chromatin; derjenige des reifen Spermato-

miums enthält nur einige vereinzelte Chromatinkörnchen. Gleichzeitig beginnt sich eine besondere Protoplasmaschicht um den Kern herum auszubilden. „Diese Schicht färbt sich mit Eisenhaematoxylin sehr stark, und in den Präparaten scheint es, als ob der Kern mit einem besonderen Ring umgeben wäre.“ „Die Chromatophoren treten jetzt in den mit Eisenhaematoxylin gefärbten Präparaten als schwarze Pünktchen hervor.“

„Der Kern liegt anfangs in der Mitte der Spermatozoiden-Mutterzelle, wird aber bald seitlich verschoben, wodurch die Hauptmasse des Plasmas an einer Stelle angesammelt wird. In dieser Plasmaansammlung bildet sich der Chromatophor aus. Er liegt zuerst frei in dieser Plasmaansammlung, nähert sich aber bald dem Kern und wird schließlich in die Plasmaschicht eingebettet, welche sich um den Kern bildet. Der Kern ist anfangs rund,

nimmt aber nach und nach eine ovale bis schwach eiförmige Gestalt an, und mit dieser Formänderung des Kerns ist auch die Form des künftigen Spermatozoids gegeben, das noch immer in seiner Mutterzelle eingeschlossen liegt.“

Ich selbst habe mich auf Untersuchung derjenigen Vorgänge beschränkt, welche die Bildung des Spermiums aus seiner Mutterzelle begleiten, wobei ich als Objekt *Fucus vesiculosus* benutzt habe.

Die Methode, welche sich mir am brauchbarsten erwiesen hat, bestand in einer Fixierung der in geeigneter Weise zerschnittenen männlichen Konzeptakel mit *Altman* schem Gemisch und Färbung der 4 μ dicken Schnitte mit Säurefuchsin-Pikrinsäure nach *Altman*.

Die spermatogenen Zellen, welche durch wiederholte Teilung der Antheridium-Mutterzelle entstanden sind (Fig. 26, 27), besitzen einen zentral gelegenen Kern und ein Cytoplasma, welches meistens einer gradlinigen Abgrenzung entbehrt; es scheint aus einer Anzahl kleiner Bläschen zu bestehen, welche mit eigener Wandung aus-

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 8—10. Entwicklung der Spermien von *Fucus serratus*.
Nach *Kylin* (1916).

gestattet sind; dazwischen liegen, meist dicht an der Oberfläche des Kerns, stark rot gefärbte Körnchen, Plastochondrien, von verschiedener Größe.

Die Plastochondrien häufen sich nun im Beginn der Entwicklung an einer Stelle der Kernoberfläche zusammen (Fig. 28); ebendort sammeln sich gewöhnlich auch die Plasmabläschen, so daß sie den Kern nur noch teilweise umgeben.

Auf einem weiteren Stadium (Fig. 29) bemerkt man neben dem Plastochondrienhaufen an einer Stelle der Kernoberfläche zwei kleine dicht beieinanderliegende, meist etwas schwächer rot als die Plastochondrien gefärbte Körnchen; von jedem derselben ist ein feiner Geißelfaden ausgewachsen. Auf Grund dessen, was wir über die Bildung der Schwanzfäden tierischer Spermien wissen (s. unten), kann es keinem Zweifel unterliegen, daß es sich bei diesen Körnchen um Centriolen (nicht um Centrosomen!) handelt. Beide Geißelfäden ziehen in derselben Richtung um die Zelle herum. Sie wachsen offenbar bei *Fucus* ebenso wie bei Tieren (vgl. Meves 1899, 1) sehr rasch bis nahe zu ihrer definitiven Länge heran, wobei sie sich infolge der engen Aneinanderlagerung der spermatogenen Zellen auf der Oberfläche derselben mehr oder weniger dicht aufwickeln müssen. In meinen Figuren sind überall nur die Anfänge der Cilien (soweit sie verfolgbare waren) abgebildet.

Auf dem Stadium, auf welchem die Centriolen zuerst sichtbar werden, läßt der Kern in der Regel bereits eine leichte Abplattung erkennen (Fig. 30, Kantenansicht). Diese wird in der Folge rasch stärker, so daß eine Scheibenform des Kerns resultiert (Fig. 32, 34). Der Plastochondrienhaufen und die beiden Centriolen kommen dabei auf einer und derselben Fläche der Kernscheibe zu liegen; und zwar die Centriolen an einer Stelle am Rand, wo sie an der Kernoberfläche fixiert zu sein scheinen, der Plastochondrienhaufen an der entgegengesetzten Seite nahe dem Rand (Fig. 31, 33). Von den beiden Centriolen liegt das eine dem Mittelpunkt der Kernscheibe näher, das andere weiter davon entfernt. Ihre Fixierungsstelle an der Kernoberfläche bezeichnet das vordere Ende, ihre Verbindungslinie wenigstens annähernd die Längsachse der sich entwickelnden Samenzelle.

Zwischen oder neben den zusammengehäuften Plastochondrien tritt nunmehr der junge Chromatophor als ein durch die Osmiumsäure grau oder schwarz gefärbtes rundliches Plättchen in die Er-

scheinung, welches in Fig. 31 von der Kante, in Fig. 33 und 35 von der Fläche gesehen wird. Dieser Chromatophor läßt sich nicht von einem vorhandenen ableiten, sondern entsteht wahrscheinlich durch Umwandlung aus einem der Plastochondrien. Die übrigen Plastochondrien verschmelzen entweder zu einem einzigen größeren Körper oder zu mehreren kleineren. Das aus dieser Verschmelzung resultierende Gebilde, das Plastomer und der heranwachsende Chromatophor teilen sich in den Platz auf der Kernscheibe hinter den beiden Centriolen (bzw. in den Figuren, unterhalb der Centriolen) in der Weise, daß im Aufblick auf die Kernscheibe das Plastomer links, der Chromatophor rechts gelegen ist (Fig. 33, 35 u. f.).

Sämtliche Flächenansichten sich anschließender Stadien, die ich abgebildet habe, betreffen dieselbe mit Chromatophor und Plastomer bedeckte Seite des Kerns; der Rand, an welchem die Centriolen liegen, befindet sich in den Figuren stets oben. Die Bezeichnungen rechts und links, oben und unten, welche ich im folgenden bei der Beschreibung solcher Ansichten gebrauche, können daher wohl kaum zu Mißverständnissen Anlaß geben.

Die Chromatophorenplatte formt sich, indem sie größer wird, zu einer nach rechts offenen Halbröhre um, deren Längsachse der Verbindungslinie der beiden Centriolen parallel läuft, oder zu einer in gleicher Richtung sich erstreckenden Rinne, deren beide Hälften unter einem nach rechts offenen abgerundeten Winkel zusammenstoßen (Fig. 36 u. f.). Die eine Längshälfte der Halbröhre oder Rinne liegt der Kernoberfläche an, die andere erhebt sich beim Aufblick auf die Kernoberfläche von dieser gegen den Beschauer zu. Die erstere Hälfte wird alsdann mehr von der Fläche gesehen und erscheint daher im Mikroskop durchscheinend grau, die letztere dagegen, welche man ganz oder schräg von der Kante erblickt, erscheint schwarz gefärbt.

Das Plastomer, welches sich durch Verschmelzung der Plastochondrien gebildet hat, ist ebenso wie die eine Hälfte der Chromatophorenplatte, der Kernoberfläche angelagert. Es stellt in den meisten Fällen eine längliche Platte oder einen kurzen, breiten Stab dar (Fig. 37, 39, 40, 42). Die Längsachse des Stabes bildet mit der Verbindungslinie der beiden Centriolen einen rechten oder annähernd rechten Winkel. Das in den Figuren rechte Ende des Stabes endigt an derjenigen Chromatophorenhälfte, welche sich von der Kernoberfläche gegen den Beschauer erhebt. Häufig ist der Stab nicht gerade,

sondern etwas gebogen; der konvexe Rand ist dann nach hinten, bzw. in den Figuren nach unten gekehrt und fällt mit dem hinteren bzw. unteren Rand der Kernscheibe zusammen.

Andere Male sind aus der Masse der Plastochondrien statt eines einzigen zwei, drei oder auch vier dünnere, untereinander parallel verlaufende Stäbe hervorgegangen, welche in entsprechender Weise gelagert sind (Fig. 38, 41, 43, 44).

Daß sowohl die dem Kern zugekehrte Hälfte des Chromatophors als auch das Plastomer der Kernoberfläche fest ohne jeden Zwischenraum anliegen, erkennt man am deutlichsten an Querschnitten senkrecht zur Längsachse des sich entwickelnden Spermiums, wie ich solche in den Figuren 50—53 reproduziert habe.

Von dem Zeitpunkt an, zu welchem der Chromatophor auftritt (Fig. 31), pflegen die Bläschen, welche das Cytoplasma des Ausgangsstadiums zusammensetzen, zu verschwinden, und ist man später meistens nicht mehr imstande, an der Oberfläche des in Bildung begriffenen Spermiums von der Existenz einer cytoplasmatischen Hülle, in welcher die mitunter (Fig. 45) vorhandenen Fucosanblasen und Fetttropfchen untergebracht sein müssen, irgend etwas wahrzunehmen.

Von den beiden Geißeln verläuft diejenige, welche von dem vorderen Centriol abgeht, im Bogen nach rechts und unten und um die Zelle herum; diejenige, welche an dem hinteren Centriol befestigt ist, zieht ebenfalls nach rechts, aber zugleich stärker nach unten und dann längs der Mittellinie der von dem Chromatophor gebildeten Rinne herunter (man vergleiche hierzu auch die Querschnittsbilder Fig. 50 bis 53 und die Kantenansicht Fig. 54). Die Centriolen erscheinen auf den späteren Stadien länglich geformt, in der Richtung der von ihnen abgehenden Geißeln.

Ueber die weiteren Veränderungen vermag ich nur noch wenig anzugeben.

Die Chromatophorenplatte wird immer größer, schiebt sich gegen Schluß der Entwicklung auf der Kernscheibe nach rechts und unten hinunter und schließlich über den Rand derselben soweit hinüber, daß sie die Möglichkeit gewinnt, die ihr am reifen Spermium zukommende Form anzunehmen (Fig. 45—49 und 53). Der in den Figuren (Flächenansichten) rechte Rand der sich entwickelnden Samenzelle wird damit zur ventralen Seite des Spermiums.

Die Teile des Plastomers lösen sich von der Kernoberfläche und streben nach Abkuglung.

Der Kern hat sich auf den vorgeschrittensten Stadien, welche in meinen Präparaten vorhanden sind, seiner definitiven Gestalt stärker genähert; die „schnabelförmige Verlängerung“ desselben scheint sich aber erst mit dem Freiwerden der Spermien auszubilden. Zu diesem Zeitpunkt richtet sich wohl auch die von dem „vorderen“ Centriol ausgehende Geißel nach vorn und die beiden Centriolen lagern sich nebeneinander.

Vergleicht man die Darstellung, welche ich soeben von der Entwicklung des *Fucusspermiums* aus seiner Mutterzelle gegeben habe, mit derjenigen der Autoren, so kommt man zu dem Resultat, daß es weder Behrens und Strasburger noch Guignard und Kylin gelungen ist, tiefer in die Vorgänge einzudringen und daß Oltmanns (1905, II S. 38) sich im Irrtum befindet, wenn er speziell von Guignard glaubt, daß dieser einen „ziemlich genauen Einblick“ darin gewonnen habe. Die Tatsache, daß der Kern sich scheibenförmig abplattet, daß Plastomer und Chromatophor ihren Platz auf der Kernscheibe nehmen, der Formenwandel des Chromatophors, die Existenz der Centriolen, das Auswachsen der Cilien von den letzteren u. a. m. sind den bisherigen Untersuchern verborgen geblieben. Die meisten dieser Erscheinungen sind übrigens auch mit einer anderen als der Altmannschen Methode nach meinen bisherigen Erfahrungen schwierig festzustellen.

Andererseits sind fast alle vorliegenden Angaben, soweit sie sich auf die eigentliche Spermiogenese beziehen, mehr oder weniger irrtümlich. Es trifft nicht zu, daß sich bei der Spermienbildung Kerne und Chromatophoren zusammenpaaren, daß die Geißeln sich von dem Chromatophor aus entwickeln, daß sie sich aus dem peripheren Plasma der Mutterzellen herausdifferenzieren, daß sie anfangs den Zellkörper in entgegengesetzter Richtung umkreisen. Zu der Guignardschen Beschreibung der Cilienbildung bemerkt auch Oltmanns (1905, II S. 39), es werde „doch wohl noch einmal zu prüfen sein, ob sich nicht der Bildungsvorgang abspielt, den Belajeff für die Spermatozoiden der Characeen schildert“, bei denen die Geißeln „vom Blepharoplasten her um die Spermatozoidenanlagen herumwachsen“.

Guignard hat ferner wie am reifen so auch am sich ent-

wickelnden Spermium das Plastomer für den Kern, den letzteren für das Cytoplasma gehalten; er hat beim Studium seiner Präparate wohl nicht in Rechnung gestellt gehabt, daß sich das Cytoplasma dem Nachweis so früh fast völlig entziehen könnte.

Die Abbildungen, welche Kylin von sich entwickelnden Spermien gibt, vermag ich mit den von mir beobachteten weniger in Einklang zu bringen; sie müssen wohl ausschließlich jüngste Stadien betreffen, da der Chromatophor außerordentlich klein dargestellt ist. Der „eigentümliche Ring“, welcher nach dem schwedischen Autor im Lauf der Entwicklung auftritt und das Protoplasma des künftigen Spermatozoids repräsentiert, dürfte in Wirklichkeit dem Kern entsprechen.

IV. Einige Stadien aus der Spermiogenese von *Chara foetida*.

Bau und Entwicklung der Spermien bei den Characeen haben 1894 (bzw. 1892) durch Belajeff eine vortreffliche Darstellung erfahren, in welcher auch die Literatur des Gegenstandes eingehend gewürdigt wird ¹⁾.

Die Spermatozoiden der Characeen bestehen nach Belajeff aus einem spiralförmigen, fadenähnlichen Körper, an dessen Außenseite in einiger Entfernung vom Vorderende zwei Cilien befestigt sind.

Läßt man auf Präparate, welche mit Osmiumsäure oder Flemmingschem Gemisch fixiert sind, eine Mischung von Fuchsin und Jodgrün einwirken, so färbt sich ein vorderer Teil des Spermatozoids, welcher dünner ist als der übrige Körper desselben, stark rot. Der mittlere und zugleich der längste Teil nimmt bei der Behandlung mit der erwähnten Mischung eine blaugrüne (Jodgrün-) Farbe an. Er scheint vollkommen homogen zu sein; nur mit Mühe läßt sich an seiner inneren (Bauch-) Seite eine schmale körnige Einfassung unterscheiden, welche sich rot färbt. Bei intensiver Färbung mit Fuchsin läßt sich längs des ganzen mittleren Teiles ein äußerst dünnes Häutchen wahrnehmen, welches eine rosarote Färbung erhält. Das hintere und zugleich dickste Ende des Spermatozoids färbt sich gleich dem Vorderende rot; diese Färbung ist jedoch weniger intensiv. Am hinteren Ende läßt sich leicht ein homo-

¹⁾ Die Abhandlung von Belajeff aus dem Jahre 1894 stellt die Übersetzung einer in russischer Sprache geschriebenen Untersuchung dar, welche 1892 in den Warschauer Universitätsnachrichten erschienen ist.

gener, sich nur schwach färbender Rückenfaden und eine innere (Bauch-) Einfassung, die sich stark färbende Körnchen enthält, unterscheiden.

Auf Grund der beschriebenen färberischen Reaktionen muß man nach B e l a j e f f zu dem Resultat kommen, daß der mittlere Teil des Spermiums aus dem Kern, der vordere und hintere Teil sowie die Cilien aus dem Plasma entstehen. Diese Auffassung wird durch das Studium der E n t w i c k l u n g s g e s c h i c h t e bestätigt.

Die spermatogenen Zellen der Characeen finden sich innerhalb der Antheridien in Form von Fäden vereinigt. Die Scheidewände, welche die Zellen voneinander trennen, werden von B e l a j e f f als Querscheidewände, die Wand aber, welche die Zelle nach außen hin begrenzt, als Seitenwand bezeichnet.

Unmittelbar nach der letzten Teilung wandert der Kern aus dem Zentrum der Zelle nach der Seitenwand hin. Diejenige Seitenwand, zu welcher er sich begibt, soll die „Rückenseitenwand“, die entgegengesetzte die „Bauchseitenwand“ heißen. Zugleich zieht sich das Protoplasma zusammen; dabei bildet sich infolge seines Zurücktretens von der Seitenwand um den Plasmazyylinder herum eine ringförmige Rinne, in welche späterhin die heranwachsenden Cilien und der Spermatozoidenkörper eintreten.

Weiterhin wird „an der Grenze zwischen Kern und Zellplasma“ (S. 45 heißt es: „in geringer Entfernung vom Kern“) ein kleiner Plasmahöcker sichtbar. Dieser begibt sich in die ringförmige Rinne und ist der Seitenwand der Zelle zugewandt; sein Hervortreten ist am deutlichsten von einer der flachen Seiten der spermatogenen Zelle zu verfolgen. Aus dem Höcker wachsen zwei kurze elastische Fäden hervor, die beide parallel der Seitenwand, aber in entgegengesetzter Richtung, verlaufen und in der Rinne zu liegen kommen.

Wenn wir die weiteren Entwicklungsstadien des Spermatozoiden verfolgen, so fällt uns die Lageveränderung des Höckers auf, der allmählich vom Kern zur entgegengesetzten Seite der Zelle rückt. Diese Lageveränderung vollzieht sich parallel der Seitenwand. Vom Höcker zum Kern geht ein dünner, mit Fuchsin sich intensiv rot färbender Faden, der bei seinem ferneren Wachstum den Höcker weiter schiebt. Dieser Faden befindet sich im Plasma, aus welchem bloß der die Cilien tragende Höcker in die Rinne tritt. Auf diese Weise vollzieht sich die Anlage des vorderen Spermatozoidenendes.

Zu gleicher Zeit wird auch die Bildung des hinteren Endes bemerkbar. An der der Ursprungsstelle des Höckers gegenüberliegenden Seite des Kerns erscheint im Plasma ein homogener Faden, welcher ebenfalls parallel der Seitenwand und zwar dem Vorderende des Sperma-

Fig. 11—18. Entwicklung der Spermien von *Chara foetida*. Nach Belajeff (1894). Fig. 11, 12, 14—17 spermatogene Zellen von einer flachen Seite aus betrachtet (Wand fehlt). Fig. 13 Stück eines spermatogenen Fadens, Zellen (in Kantenansicht) auf ungefähr dem gleichen Entwicklungsstadium wie in Fig. 12. Fig. 18 reifes Spermium. (Der „cilien-tragende Faden“ ist in den Fig. 12, 14—18 bei der Reproduktion leider nicht genügend deutlich herausgekommen.)

tozoiden entgegen wächst. Dieser Faden ist bedeutend dicker als derjenige, der die Cilien trägt, dabei aber durch Fuchsin viel schwächer färbbar.

Bei seinem weiteren Wachstum teilt sich der Faden des hinteren Spermatozoidenendes an seinem der Bauchseite der Zelle zugewandten Ende von dem Plasma ab und bildet einen stäbchenförmigen Auswuchs. An diesem stäbchenförmigen Auswuchs lassen sich schon die Eigentümlichkeiten der Struktur nachweisen, welche wir am hinteren Ende des reifen Spermatozoiden beobachten: der Auswuchs ent-

hält außer einem homogenen, sich schwach färbenden Rückenfadens noch eine körnige Einfassung an seiner inneren (Bauch-) Seite.

Der die Cilien tragende Faden wächst innerhalb des Plasma weiter. So lange er die mittlere Linie an der Bauchseite der spermatogenen Zelle noch nicht erreicht hat, sind die Cilien an seinem vorderen Ende befestigt. Von diesem Zeitpunkt an bleibt die Ansatzstelle der Cilien unverändert, so daß das fernere Wachstum des Fadens zur Bildung desjenigen Teils des vorderen Spermatozoidenendes führt, welcher vor der Befestigungsstelle der Cilien liegt.

Das Ende des vorderen Fadens trifft nicht mit dem Ende des hinteren zusammen, da beide, wie aus dem optischen Längendurchschnitt der spermatogenen Zellen zu ersehen ist, nicht in einer Fläche liegen.

Der Kern beginnt sich erst zu verändern, nachdem das vordere und hintere Spermatozoidenende sich ausgebildet haben. Er bekommt dann ein homogenes Aussehen; seine Form geht aus einer mehr oder weniger runden in eine elliptische und weiter in eine halbmondförmige über, an deren zugespitzten Enden sich das vordere und hintere Spermatozoidenende befestigen. Bei weiterer Ausdehnung nimmt der Kern die Form einer Sichel an und drängt das vordere und hintere Ende des Spermatozoiden aus dem Plasma der Mutterzelle heraus. Das vordere Spermatozoidenende dehnt das die Zelle bedeckende plasmatische Häutchen aus und zieht die körnige Plasmasubstanz, welche sich in einer dichten Masse an der Basis dieses Spermatozoidenendes sammelt, nach sich.

Bei weiterem Wachstum des Spermatozoiden wird namentlich der mittlere sichelförmige Teil, der sich aus dem Kern entwickelt hat, immer dünner und länger; dabei verschwindet die diesem mittleren Teil anfangs noch anhaftende körnige Plasmaansammlung.

Der Spermatozoidenkörper besteht auf diesem Stadium der Entwicklung aus einem spiralförmigen homogenen Rückenfadens, der in seinem mittleren Teil sich durch eine Mischung von Fuchsin und Jodgrün blaugrün und an seinem vorderen und hinteren Ende rot oder rosenrot färbt und aus einer körnigen oder spongiösen Baueinfassung, die bei Einwirkung derselben Farbstoffe ihrer ganzen Länge nach eine rosenrote Färbung erhält.

Die körnige Einfassung einer reifen Spermatozoidenspirale ist am hinteren Teile des Spermatozoiden ziemlich umfangreich, an

seinem mittleren Teile kaum bemerkbar und am vorderen Ende gar nicht zu unterscheiden.

Während Belajeff für seine Untersuchung Zupfpräparate benutzte, hat Mottier (1904) Material von *Chara fragilis*, welches in Flemmingschem Gemisch fixiert war, nach Einbettung in Paraffin in 5 μ dicke Schnitte zerlegt und diese auf dem Objektträger mit Safranin-Gentiana-Orange nach Flemming gefärbt. Die Resultate, welche er gewonnen hat, stehen aber hinter denjenigen von Belajeff entschieden zurück. Als ein Fortschritt ist zu bezeichnen, daß die spezifische Beschaffenheit derjenigen Körner, welche den hinteren Spermienfortsatz an der inneren (konkaven oder Bauch-) Seite einfassen, stärker betont wird. Mottier sagt von ihnen (S. 250), daß sie sich stark färben, „appearing almost black in preparations otherwise well stained to bring out the remaining parts distinctly“. Dagegen ist es unzutreffend, wenn Mottier angibt, daß vorderes und hinteres Ende des Spermiums sich nicht getrennt anlegen, sondern sich in Gestalt eines einzigen Fadens aus der „Plasmamembran“ herausdifferenzieren und daß die Cilien am vorderen Fortsatz von Anfang an seitlich entspringen.

Die Absicht, welche ich selbst bei meiner Untersuchung verfolgte, ging wie gesagt dahin, die Lokalisation der Plastosomen an den Charaspermien festzustellen.

An den reifen Spermien vermochte ich nun aber keine Struktur aufzufinden, welche sich als plastosomatische ansprechen ließ. Anfangs habe ich daran gedacht, daß die von Belajeff und Mottier beschriebenen Cytoplasmakörner, welche den hinteren Fortsatz des Spermiums an der Bauchseite einfassen, Plastochondrien darstellen könnten; ich bin jedoch von dieser Idee sehr bald zurückgekommen, da die genannten Körner sich durch Behandlung mit Osmiumsäure oder osmiumsäurehaltigen Reagentien bräunen oder schwärzen, was Plastochondrien niemals tun.

Um über die Beteiligung der Plastosomen am Aufbau der Spermien Aufschluß zu erhalten, sind wir bei *Chara* wie in zahlreichen anderen Fällen auf das Studium der Entwicklungsgeschichte angewiesen. Diese behandle ich im folgenden aber nicht vollständig, sondern ich habe mir eine Anzahl Bilder, welche für die mich interessierende Frage in Betracht kommen, herausgegriffen.

Ich habe Antheridien von *Chara foetida* in sehr verschiedener

Weise mit den Gemischen von Fleming, Altman, Regaud, Levi u. a. fixiert, gute Resultate aber nur durch Behandlung mit Flemmingschem Gemisch erzielt, welches ich in der von mir vorgeschlagenen Modifikation anwandte. Zur Färbung der 6μ dicken Schnitte¹⁾ habe ich mich der Eisenhaematoxylinmethode bedient.

Ich beginne mit einem Stadium (Fig. 55), auf welchem der vordere und hintere Fortsatz des zukünftigen Spermiums bereits eine größere Länge erreicht haben. Der Kern zeigt an seiner Rückfläche (mit welcher er an die Zelloberfläche getreten ist) eine von den früheren Untersuchern noch nicht bemerkte grubige Vertiefung, von deren Rand die beiden Fortsätze ihren Ursprung nehmen; häufig sind zwei solcher Gruben, eine für jeden Fortsatz, vorhanden.

Der hintere Fortsatz hat das von Belajeff und Mottier beschriebene Aussehen; die Körner, welche ihn an der Bauchseite umfassen, zeigen in meinen Präparaten eine bräunliche Färbung.

Der vordere Fortsatz wird von einem durch das Eisenhaematoxylin schwarz gefärbten Faden gebildet, welcher in zahlreichen Fällen wie in Fig. 55 frei endigt; unmittelbar neben dem freien Ende liegt an der Zelloberfläche ein gleichfalls schwarz gefärbtes kurzes Stäbchen, von dessen Enden zwei feine Cilien in entgegengesetzter Richtung ausgehen. Das Stäbchen entspricht dem von Belajeff beschriebenen „Höcker“, in welchem er zunächst (1894 bzw. 1892) eine Attraktionssphäre vermutet hat. Später (1897) fand er eben solche „cilienbildende“ Körper in den spermatogenen Zellen der Farnkräuter und Schachtelhalme, verglich sie mit dem Mittelstück des Salamanderspermiums und erklärte sie 1898 ebenso wie Ikeno (1898) für Centrosomen. Tatsächlich handelt es sich aber nicht um solche, sondern um Centriolen (s. unten).

Nach Belajeff soll der „Höcker“ zu dem Faden ausgewachsen sein, durch welchen er mit dem Kern verbunden ist. Da nun aber in Fig. 55 wie auch sonst vielfach zwischen dem Höcker, d. i. dem cilientragenden Centriol und dem Ende des Fadens ein Zwischenraum besteht, möchte ich glauben, daß bei Chara im Beginn der Spermio-genese zwei Centriolen vorhanden sind, wie sie bei Fucus noch im reifen Spermium existieren, und daß das eine sich auf dem

¹⁾ Bei der Paraffineinbettung habe ich die Antheridien in der früher (1912 S. 85) angegebenen Weise in Gelatinehülsen von rechteckigem Querschnitt gesammelt.

Stadium der Fig. 55 zu dem Faden ausgedehnt hat, während das andere, welches die Cilien trägt, noch unverändert geblieben ist. Auch bei der Spermienbildung der Tiere beobachten wir häufig, daß das eine Centriol stark in die Länge wächst, das andere aber seine Form und Größe wenigstens anfangs mehr oder weniger beibehält; man vergleiche z. B. die Beschreibung, welche v. K o r f f (1899) von dem Verhalten der Centriolen in der Spermiogenese von *Helix pomatia* gegeben hat.

Im Cytoplasma bemerkt man in Fig. 55 eine Anzahl von schlanken, meist etwas gekrümmten, an den Enden zugespitzten, durch Eisenhaematoxylin schwarz gefärbten Stäben, welche ich für Plastokonten halten möchte. In früheren Generationen der spermatogenen Zellen sind die Plastosomen in Form von feinen Körnchen und Fädchen nachweisbar.

Das nächste Entwicklungsstadium, welches ich wiedergegeben habe, Fig. 56, entspricht der hier als Textfigur 15 reproduzierten Abbildung 24 von B e l a j e f f. Der Kern, dessen Inneres schon vorher ein homogenes Aussehen angenommen hatte, zeigt nunmehr die Form eines Halbmonds, an dessen zugespitzten Enden der vordere und hintere Spermienfortsatz befestigt sind.

Der vordere Fortsatz hat auf diesem Stadium erheblich an Länge zugenommen. Das Centriol, welches vorher (Fig. 55) am Ende des Fadens gelegen war, ist verschwunden. Die Cilien entspringen von dem Fortsatz in einiger Entfernung vom vorderen Ende. Wie dieses Verhalten sich aus dem der Fig. 55 entwickelt, habe ich durch Beobachtung nicht feststellen können. Ich möchte aber vermuten, daß das cilientragende Centriol der Fig. 55 zu einem Faden ausgewachsen ist, der eine Fortsetzung desjenigen bildet, welcher sich in Fig. 55 von dem Centriol zum Kern erstreckt, und daß die Ursprünge der Cilien dabei an der Grenze zwischen beiden Fäden liegen geblieben sind.

Durch Eisenhaematoxylin schwarz gefärbte Stäbe sind zu diesem Zeitpunkt im Cytoplasma meistens nicht mehr wahrzunehmen. Dagegen findet man nunmehr konstant Stäbe, welche das gleiche Kaliber und die gleiche Färbbarkeit haben, an der konvexen oder Rückenseite des Kerns, der sie sich fest anschmiegen, wobei ihre Längsachse mit derjenigen des Kerns einen rechten Winkel bildet. Solcher Stäbe liegen eine größere Anzahl (ca. 12—18) in einer Reihe in annähernd gleichen Abständen voneinander; sie verleihen auf diese Weise der Rückenseite des Kerns ein quergeriffeltes Aussehen.

Was die Herkunft der Stäbe anlangt, so nehme ich an, daß es sich bei ihnen um Plastokonten handelt, welche sich in die dünne Cytoplasmaschicht, die den Kern offenbar noch an seiner Rückenseite bedeckt, hineingeschoben haben. In der Zelle der Fig. 56 würden noch nicht alle Stäbe in dieser Weise Verwendung gefunden haben, da noch einige im Cytoplasma vorhanden sind.

In Fig. 57 hat der Kern sich zu einer Sichel ausgedehnt und dabei das vordere und hintere Ende des zukünftigen Spermiums aus dem Plasma herausgedrängt. Die schwarz gefärbten Stäbe sind nunmehr in allen Fällen aus dem Cytoplasma vollständig verschwunden. Diejenigen, welche die Rückenseite des Kerns besetzen, haben zwar an Länge nicht zugenommen, scheinen sich aber zu Leisten erhoben zu haben, welche in der Richtung von vorn nach hinten abgeplattet sind.

Während man in den übrigen Figuren den hinteren Fortsatz mehr oder weniger von der Kante sieht, präsentiert sich der hintere Teil desselben in Fig. 57 in Flächenansicht von der Bauchseite her. Man erkennt, daß dieser hintere Fortsatz die Form eines schmalen Bandes hat, auf dessen (ventraler) Fläche ca. vier der braun gefärbten Körner nebeneinander Platz haben.

Nachdem der aus dem Kern hervorgegangene mittlere Teil des Spermiums sich weiter gestreckt hat und länger und dünner geworden ist (Fig. 58), zeigt er eine sehr deutliche Querstreifung, welche durch ihm aufgelagerte, auf dem Querschnitt runde Reifen bedingt wird, die ihn zum größten Teil rings umfassen; es unterliegt nicht dem geringsten Zweifel, daß diese Reifen aus den gekrümmten Stäben bzw. Leisten der Fig. 56 und 57 hervorgegangen sind.

Mit der fortschreitenden Verlängerung des Kerns wird die Querstreifung mehr und mehr undeutlich. In Fig. 60 sind noch Spuren davon zu erkennen; später sind auch diese geschwunden. Gleichzeitig scheint an der Oberfläche des Kerns eine ihn umhüllende dünne Mantelschicht aufzutreten, welche möglicherweise durch Zusammenfließen der Querstreifen entsteht. Vielleicht ist sie identisch mit dem „äußerst dünnen Häutchen“ von rosaroter Färbung, welches sich nach *Belajeff* an den reifen Spermien nach Fixierung mit Osmiumsäure und intensiver Färbung mit Fuchsin längs des ganzen mittleren Teils wahrnehmen läßt.

Schließlich sei noch bemerkt, daß der vordere Fortsatz des Spermiums in Fig. 58 in dorsoventraler Richtung abgeplattet und

dabei an den Rändern verdickt erscheint, sowie, daß der hintere Fortsatz sich in Fig. 60 (vgl. auch Fig. 58) in einen feinen Faden verlängert, von dessen Existenz die früheren Untersucher nichts gemeldet haben.

Ebenso wie die Querstreifung des Charaspermiums ist auch der Spiralfaden der Säugetierspermien meistens nur während einer verhältnismäßig kurzen Entwicklungsperiode wahrzunehmen. Den Grund für das Unkenntlichwerden des letzteren suchen verschiedene Autoren darin, daß sich zwischen seinen Windungen Kittsubstanz ablagert und gleichzeitig seine Farbaffinität sich verändert. Dieser Anschauung hat sich später (1912) auch D u e s b e r g angeschlossen, welcher anfänglich (1907) der Meinung war, „daß das Verschwinden der Spirale dem Zusammenfließen der spiraligen Windungen zu verdanken ist“. Jedoch läßt sich die entsprechende Erscheinung am Charaspermium nach meinem Dafürhalten, wie gesagt, am besten auf letztere Weise, d. h. durch Zusammenfließen der Querstreifen, erklären.

V. Ueber die mißbräuchliche Anwendung der Bezeichnung Centrosom speziell in der Botanik.

Die Körperchen, welche bei Fucus und Chara am Ausgangspunkt der auswachsenden Cilien liegen, habe ich im vorstehenden als Centriolen bezeichnet. Dazu war ich auf Grund der Uebereinstimmung berechtigt, welche zwischen ihnen und den entsprechenden Gebilden der tierischen Spermatiden besteht.

Auf botanischem Gebiet sind solche Centriolen bisher vorwiegend (jedoch nicht ausschließlich, s. unten) in den Zellen von Thallophyten aufgefunden, irrtümlicherweise aber fast allgemein als Centrosomen angesprochen worden. Sie sind jedoch mit den von F l e m m i n g 1891 in tierischen Gewebszellen entdeckten Doppelkörnchen identisch, von denen ich (1902, 1 und 2), gegenüber B o v e r i (1901) bewiesen habe, daß sie den Zentralkörnern oder Centriolen entsprechen, welche dieser Forscher (1888 S. 70, 1895 und 1901) im Innern der Ascariscentrosomen beschrieben hat. Die Centrosomen B o v e r i s sind scharf abgegrenzte Plasmakugeln, in welchen die Centriolen eingeschlossen sind. Solche Centrosomen haben aber nur ein sehr beschränktes Vorkommen. Sie finden sich hauptsächlich in Ei- und Furchungszellen wie z. B. bei Ascaris; außerdem noch

in den Samenzellen einiger Tiere, z. B. in denen von Lithobius, ab und zu wohl auch noch in anderen Gewebszellen, und zwar im allgemeinen nur während der Mitose. Während der Teilungsintervalle persistieren sie höchstens in solchen Zellen, welche rasch aufeinander folgende Teilungen durchmachen, wie z. B. in den Furchungszellen; dagegen sind sie in einer völlig ruhenden Zelle überhaupt noch nicht gesehen worden.

Nur von den Centriolen, nicht aber von den Centrosomen, kann daher gelten (M e v e s 1902, 2, S. 48), daß sie allgemeine und dauernde Zellorgane sind.

Es ist also falsch und muß notwendig zu Mißverständnissen führen, wenn einmal die Centriolen als Centrosomen angesprochen werden und dann die gleiche Bezeichnung für die Hüllen von wahrscheinlich nur sekundärer Bedeutung verwendet wird, von denen die Centriolen besonders in sich teilenden Ei- und Furchungszellen umgeben sind.

F l e m m i n g (1891) hatte die Centriolen der tierischen Gewebszellen als Zentralkörperchen bezeichnet, was eine Uebersetzung des v a n B e n e d e n s c h e n corpuscule central ist und auch sein sollte. B o v e r i (1901) hat aber gezeigt, daß das corpuscule central von v a n B e n e d e n das gleiche Gebilde ist, welches er selbst Centrosom genannt hat. Der von F l e m m i n g und bis 1902 auch von mir gebrauchte Terminus Zentralkörperchen läßt sich also auf die kleinsten mit Eisenhaematoxylin färbbaren Körnchen ebensowenig wie der Ausdruck Centrosom anwenden.

Von Botanikern hat meines Wissens bisher einzig und allein S t r a s b u r g e r meinen Ausführungen Beachtung geschenkt. In seinem botanischen Practicum (IV. Aufl., 1902) spricht er S. 609, indem er auf meine erste bezügliche Mitteilung (1902, 1) verweist, von den bei den Thallophyten vorkommenden Cytozentren als von „individualisierten ‚Centriolen‘, wie man diese Gebilde jetzt zu bezeichnen vorschlägt“. „Die Centriolen“, sagt er ebenda, „können in einer homogenen Plasmakugel, einem ‚Centrosom‘ eingeschlossen sein“. In der mir vorliegenden siebenten Auflage (1905) des Lehrbuchs der Botanik, welches S t r a s b u r g e r in Gemeinschaft mit anderen herausgegeben hat, unterscheidet er ebenfalls zwischen Centriolen und Centrosomen und bemerkt, daß die (früher von ihm als Centrosomen angesprochenen) Cytocentren in den Keimlingszellen von Fucus Centriolen sind.

Koernicke hat 1904 in einem Bericht über den damaligen Stand der pflanzlichen Zellforschung die Frage nach dem Vorkommen von „Centrosomen“ in den Pflanzenzellen, zum Teil auf Grund eigener Untersuchungen erörtert, hat sich aber leider darauf beschränkt, „betreffs der auf zoologischem Gebiet ventilierten Nomenklaturfrage“ anmerkungsweise auf Boveris und meine Abhandlung zu verweisen.

Den übrigen botanischen Autoren ist meine bezügliche Auseinandersetzung wohl größtenteils unbekannt geblieben. Jedenfalls bezeichnen sie ausnahmslos, in Spezialarbeiten und Lehrbüchern, die in pflanzlichen Zellen vorkommenden Cytocentren als Centrosomen, trotzdem hier scharf abgegrenzte, die Centriolen umschließende „homogene Plasmakugeln“ meines Wissens überhaupt noch nicht beobachtet worden sind. Fitting aber hat sogar den Ausdruck Centriolen aus der umgearbeiteten dreizehnten Auflage (1917) des Strasburgerschen Lehrbuchs wieder entfernt.

Die viel diskutierte Frage, ob bei den höher organisierten Pflanzen, den Pteridophyten und Phanerogamen, Centrosomen vorhanden sind, muß auf Grund des Gesagten offenbar dahin lauten, ob es hier Centriolen gibt.

Erstere Frage ist bekanntlich von Farmer (1895), Strasburger und seinen Mitarbeitern (1897), Koernicke (1904) u. a. verneint worden. Wer aber die Schwierigkeiten kennen gelernt hat, welche sich dem Nachweis von Centriolen in tierischen Zellen entgegenstellen können, wird die negativen Ergebnisse, welche man auf botanischem Gebiet erzielt hat, keineswegs als beweisend ansehen, selbst nicht diejenigen von Koernicke, trotzdem dieser Autor seine Objekte einer gründlichen Prüfung mit den zum Nachweis der Centriolen am besten geeigneten Methoden unterzogen hat.

Farmer, Strasburger u. a. hatten die Existenz von „Centrosomen“ in den Zellen der Gefäßpflanzen schon auf Grund der multipolaren Anlage der Spindel als unwahrscheinlich bezeichnet, indem sie argumentierten, man könne sich nicht gut vorstellen, daß der Mehrzahl der Spindelpole eine Mehrzahl von „Centrosomen“ entspräche und daß diese sich später zu zwei Haufen vereinigten. Diesen Einwand habe ich 1902, 2 durch meine Beobachtungen über die zweite Teilung der Spermatocyten von Paludina,

aus denen die oligopyrenen Spermien hervorgehen, aus dem Wege geräumt.

Die absprechende Kritik, welche an den bisherigen positiven Angaben über das Vorkommen von Cytocentren bei den höheren Pflanzen geübt worden ist, mag im übrigen in den meisten Fällen berechtigt sein. Sie ist es aber durchaus nicht in allen. Auf Grund der Beobachtungen von *Belajeff* bei Pteridophyten und denjenigen von *Hirasé*, *Ikeno* und *Webber* bei gewissen Gymnospermen (*Ginkgo*, *Zamia* und *Cycas*) ist, wie ich schon 1899, S. 468, betont habe, ein Zweifel an dem Vorkommen von Cytocentren (Centriolen) bei den höheren Pflanzen nicht möglich.

Belajeff hat 1894 (bzw. 1892) den „färbbaren Plasmahöcker“ in den spermatogenen Zellen von Characeen (s. oben), welcher nach ihm zu dem das vordere Spermienende bildenden Faden auswächst, als „Attraktionssphäre“ angesprochen. Die Attraktionssphäre von *Benedens* stellt aber nach unserer heutigen Kenntnis (vgl. *Meves*, 1914) eine Anhäufung von Plastochondrien im Umkreis der Centrosomen dar.

Später (1897, 1 S. 337 und 1897, 2 S. 339) fand *Belajeff* in den spermatogenen Zellen von Farnen und Schachtelhalmen ein „abgerundetes Körperchen“, das in gleicher Weise wie der Höcker bei *Chara* färbbar ist und sich wie dieser zu einem im vorderen Abschnitt des Spermiums gelagerten Faden streckt, von welchem die Cilien auswachsen; er verglich es 1897, 3 S. 342 mit dem von *Hermann* beschriebenen „Nebenkörper“ bei *Salamandra*, der den Schwanzfaden hervorsprossen läßt und sich zu dem sogenannten Mittelstück umwandelt, welches nach *Fick* (1893 S. 577) im befruchteten Axolotlei eine Plasmastrahlung um sich herum entwickelt.

Identische Gebilde wurden von *Hirasé* (1894), *Ikeno* (1897) und *Webber* 1897 in den spermatogenen Zellen von Gymnospermen (*Ginkgo*, *Cycas* und *Zamia*) beobachtet. *Webber* bezeichnete sie als centrosomenähnlich, war aber im übrigen der Meinung, daß sie als Organe sui generis betrachtet werden müßten, welchen er den Namen Blepharoplasten (d. h. Cilienbildner) beilegte.

Inzwischen hatte ich selbst zuerst 1896 anmerkwungsweise in meiner Habilitationsschrift (S. 70) und weiter ausführlich in zwei Publikationen des Jahres 1897 gezeigt, daß bei *Salamandra* die erste Anlage des Schwanzfadens gleich nach Ablauf der zweiten Reifungs-

teilung von einem der beiden unmittelbar unter der Zelloberfläche gelegenen „Centralkörperchen“ auswächst und daß das eine der beiden „Centralkörperchen“, welches sich kolossal vergrößert, ganz, das andere zur Hälfte zur Bildung des sog. Mittelstücks verwandt wird; das Mittelstück besteht nämlich bei Salamandra aus zwei Abteilungen, einer größeren vorderen und einer viel kleineren hinteren, welche letztere mit dem von Jensen (1886) und Ballowitz (1890) beschriebenen „Endknöpfchen des Achsenfadens“ identisch ist; die andere Hälfte des zweiten „Centralkörperchens“ wird nach hinten verlagert und lokalisiert sich an der Grenze zwischen Hauptstück und Endstück des Schwanzes.

In demselben Band des Archivs für mikroskopische Anatomie veröffentlichte kurz darauf Hermann (1897) eine Abhandlung über denselben Gegenstand, in welcher er (irrtümlicherweise) angab, daß die Samenbildungszelle (Spermatide) nur ein einziges „Centrosom“ (Hermann) besitzt; dieses sollte das Mittelstück nicht in der von mir beschriebenen Weise bilden, indem es sich durch Wachstum kolossal vergrößert, sondern indem es sich mit einer Mantelhülle umgibt.

Im Lichte der Hermannschen Arbeit erschien es dann Ikeno (1898 S. 17), der meine Mitteilungen unerwähnt ließ, „kaum mehr zweifelhaft“, daß der in Rede stehende Körper in den spermatogenen Zellen der Characeen, Filicineen, Equisetaceen, Cycadeen und Ginkgoen „ein wahres Centrosom ist, und daß der cilientragende Faden als ein enorm herangewachsenes Centrosom zu deuten ist“.

Dieser Auffassung von Ikeno schlossen sich Hirasé (1898) und Belajeff¹⁾ (1898) an, während Shaw (1898) und

¹⁾ Belajeff, welcher, wie gesagt, schon 1894 (bez. 1892) in dem „färbbaren Höcker“ der Characeen eine Attraktionsphäre vermutet hatte, teilt 1898 S. 141 mit, er habe schon 1896 in einer russisch geschriebenen Abhandlung „über Antherczoiden der Equisetaceen“ (Protokoll der Warschauer Naturforscher-Gesellschaft, Abt. Biologie, Nr. 1) ausgesprochen, daß das fragliche Gebilde „wahrscheinlich ein Centrosom darstellt“, habe aber den betreffenden Passus in der deutschen Uebersetzung (Berichte d. Deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 15, 1897) weggelassen, weil es ihm persönlich nicht gelungen wäre, die zweifellose Anwesenheit von Centrosomen bei Pteridophyten und Phancrogamen zu erweisen und weil Strasburger und seine Mitarbeiter sich auf das entschiedenste gegen die Existenz von Centrosomen bei diesen Pflanzen ausgesprochen hätten.

Strasburger (1900) die Homologie mit dem Centrosom ebenso wie Webber in Abrede stellten. Die Diskussion über diese Frage hat sich in der Folge noch weiter fortgesetzt (Ikeno, Miyake, Escobez u. a.).

Nach meiner heutigen Ueberzeugung ist nun aber keine der beiden eben genannten Alternativen zutreffend. Die von Webber als Blepharoplasten bezeichneten Körper sind weder Organe *sui generis* noch Centrosomen, sondern zweifellos Centriolen!

Daß es sich nicht um Organe *sui generis*, sondern um die von tierischen Zellen bekannten Cytocentren handelt, ergibt sich, wie ich schon 1899 S. 469 betont habe, daraus, daß ihr Verhalten bei der Spermiogenese mit demjenigen der Cytocentren in tierischen Spermatiden (Samenbildungszellen) eine völlige Uebereinstimmung zeigt. Diese Cytocentren der tierischen Spermatiden sind aber, wie ich 1902 dargelegt habe (s. oben), keine Centrosomen (oder Zentralkörperchen, wie ich selbst sie bis dahin genannt hatte), sondern Centriolen; also müssen die in Rede stehenden Körper der Pflanzenzellen ebenfalls Centriolen sein.

Die erwähnte Uebereinstimmung, welche die Centriolen in der tierischen und pflanzlichen Spermiogenese zeigen, besteht in folgendem. Bei Tieren (Meves) wie bei Pflanzen (Belajeff) sind es diese Gebilde, welche den auswachsenden Cilien zum Ursprung dienen; sie erfahren weiterhin bei den meisten Tieren ebenso wie bei den von Belajeff, Ikeno, Hiraśé und Webber studierten Pflanzen eine mehr oder minder starke Vergrößerung, welche mit einer Formänderung Hand in Hand geht. Ein Unterschied besteht nur insofern, als bei den Tieren das Wachstum der Centriolen immer erst nach Ablauf der zweiten Spermatocyten-Teilung einsetzt, bei den genannten Gymnospermen dagegen zu einem viel früheren Zeitpunkt, nämlich schon in den Zellen, durch deren Teilung die Spermienbildungszellen entstehen. Es gibt aber sowohl bei Tieren als auch bei Pflanzen Fälle, in denen die Centriolen ganz oder fast ganz unverändert in das Spermium übernommen werden; ein solches Verhalten, wie es Bromann (1900) bei der Unke (*Bombinator igneus*) festgestellt hat, haben wir hier bei *Fucus* kennen gelernt.

Die als Blepharoplasten bezeichneten Körper sollen nun allerdings nach Angabe der Autoren bei Ginkgo, *Zamia* und *Cycas*

erst in der „Körperzelle“ oder „generativen Zelle“ auftreten, deren Tochterzellen sich zu Spermien umwandeln; bei der Teilung dieser Zelle liegen sie, von Strahlung umgeben, auf der Spindelachse, aber in merklicher Entfernung von den Polen der Kernspindel. Nach *Webber* (1897, 3 S. 233) lassen sie demnach die beiden wichtigsten Eigenschaften der Cytocentren, Kontinuität von Zelle zu Zelle und Lagerung an den Spindelpolen während der Teilung, vermissen und können daher auch nicht als solche aufgefaßt werden.

Demgegenüber haben *v. Korff* und *ich* schon 1901 in einer Mitteilung „zur Kenntnis der Zellteilung bei Myriopoden“ darauf hingewiesen, daß zweifellose Centriolen tierischer Zellen bei der Mitose eine völlig gleiche Lage zeigen können. Wenn sich die „Blepharoplasten“ ferner nicht an Centriolen in sonstigen Geweben derselben Pflanzen haben anknüpfen lassen, so könnten sich die Centriolen an den genannten Stellen dem Nachweis, z. B. infolge ihrer Kleinheit, entziehen.

Strasburger (1900), welcher die fraglichen Körper ebenfalls für Organe *sui generis* erklärt, hat sie phylogenetisch von den bei den Schwärmsporen der Algen sich findenden hyaloplasmatischen Massen ableiten wollen, welche die Cilien tragen und welche sich nach ihm aus „aktiviertem Kinoplasma“ bilden sollen. Da nun aber die „Blepharoplasten“, wie wir gesehen haben, Centriolen sind, müssen vielmehr die entsprechenden Gebilde der Algenschwärmer, d. h. also ihre Centriolen, zum Vergleich herangezogen werden. Solche möchte ich in den „schwachen Knötchen“ vermuten, mit deren Hilfe die Geißeln der Schwärmsporen, z. B. bei *Cladophora*, an der „Kinoplasmaspitze“ angeheftet sind (vgl. *Oltmanns* 1905, II S. 25).

Ich will schließlich nicht unerwähnt lassen, daß auf tierischem Gebiet meinem Eintreten für eine richtige Bezeichnungsweise der cellulären Centren bisher ebenfalls nur ein verhältnismäßig geringer Erfolg beschieden gewesen ist. Zwar hat *Waldeyer* schon 1903 im Handbuch der Entwicklungsgeschichte von *O. Hertwig* auf S. 282 ausdrücklich betont, daß alles, was er auf den vorhergehenden Blättern von den Umbildungen der „Centrosomen“ zu Halsstücken und Teilen am Achsenfaden gesagt habe, streng genommen, auf „Centriolen“ bezogen werden müsse; und *M. Heidenhain* (1907), *O. Hertwig* (1912), *Benda* (1914) u. a. haben auf meine Ausführungen hin den Ausdruck Centriol für die kleinsten durch Eisen-

haematoxylin färbbaren Körnchen tatsächlich in Anwendung gebracht. M. Heidenhain und O. Hertwig gebrauchen allerdings Centralkörperchen gleichwertig mit Centriol, wozu ich oben S. 301 zu vergleichen bitte. Die überwiegende Mehrzahl der zoologischen Autoren aber, darunter die Verfasser sämtlicher mir bekannter zoologischer Lehrbücher, sprechen immer noch auch in solchen Fällen von Centrosomen, in denen es sich nur um Centriolen handeln kann.

Literaturverzeichnis.

- Ballowitz, E., 1890: Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Teil III. Fische, Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36.
- Behrens, J., 1886: Beitrag zur Kenntnis der Befruchtungsvorgänge bei *Fucus vesiculosus*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 4.
- Belajeff, Wl., 1894: Ueber Bau und Entwicklung der Spermatozoiden der Pflanzen. Flora, Ergänzungsband z. Jahrg. 1894, Bd. 18.
- Derselbe, 1897, 1: Ueber den Nebenkern in spermatogenen Zellen und die Spermatogenese bei den Farnkräutern. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 15.
- Derselbe, 1897, 2: Ueber die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen. Ebenda.
- Derselbe, 1897, 3: Ueber die Aehnlichkeit einiger Erscheinungen in der Spermatogenese bei Tieren und Pflanzen.
- Derselbe, 1898: Ueber die Cilienbildner in den spermatogenen Zellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 16.
- Benda, C., 1897: Neuere Mitteilungen über die Histiogenese der Säugetierspermatozoen. Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1896—1897.
- Derselbe, 1914: Die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie. Verh. d. Deutsch. Pathol. Ges. Siebzehnte Tagung in München.
- Boveri, Th., 1888: Zellen-Studien, Heft 2. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala*. Jena.
- Derselbe, 1895: Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies. Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. 29.
- Derselbe, 1901: Zellen-Studien, Heft 4. Ueber die Natur der Centrosomen. Jena.
- Broman, J., 1900: Ueber Bau und Entwicklung der Spermien von *Bombinator igneus*. Anat. Anz., Bd. 17.
- v. Brunn, A., 1884: Beiträge zur Kenntnis der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei den Säugetieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23.

- Bütschli, O., 1871: Vorläufige Mitteilung über Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insekten und Crustaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 21.
- Duesberg, J., 1907: Der Mitochondrial-Apparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 71.
- Derselbe, 1912: Plastosomen, „apparato reticulare interno“ und Chromidialapparat. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 20, 1912.
- Escoyez, E., 1907: Blépharoplaste et Centrosome dans le Marchantia polymorpha. La cellule, t. 24.
- Farmer, J. B., 1895: Ueber Kernteilung in Lilium-Antheren, besonders in bezug auf die Centrosomenfrage. Flora, Bd. 80.
- Fick, R., 1893: Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 56.
- Flemming, W., 1891: Attractionssphären und Centralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. Anat. Anz., Jahrg. 6.
- Guignard, L., 1889: Développement et constitution des anthérozoïdes. Revue générale de Botanique, t. 1.
- Heidenhain, M., 1907: Plasma und Zelle. Erste Abteilung. Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse. Jena.
- Hermann, F., 1889: Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 34.
- Derselbe, 1897: Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50.
- Hertwig, O., 1912: Allgemeine Biologie. Jena.
- Hirasé, S., 1894: Notes on the attraction sphere in the pollen cells of Ginkgo biloba. The Botanical Magazine, vol. 8.
- Derselbe, 1898: Études sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo (second mémoire). Journ. of the Coll. of Science, Imp. Univ. Tokyo, vol. 12.
- Jensen, O. S., 1886: Ueber die Struktur der Samenkörper bei Säugtieren, Vögeln und Amphibien. Anat. Anz., Jahrg. 1.
- Ikeno, J. und S. Hirasé, 1897: Spermatozooids in Gymnosperms. Annals of Botany, vol. 11.
- Ikeno, J., 1898, 1: Zur Kenntnis des sogenannten centrosomenähnlichen Körpers im Pollenschlauche der Cycadeen. Flora, Bd. 85.
- Derselbe, 1898, 2: Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32.
- Derselbe, 1903: Beiträge zur Kenntnis der pflanzlichen Spermatogenese: Die Spermatogenese von Marchantia polymorpha. Beih. z. bot. Centralbl., Bd. 15.
- Koernicke, M., 1904: Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Jahrg. 1903, Bd. 21, General-Versammlungs-Heft 1.
- v. Korff, K., 1899: Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54.

- Kylin, H., 1916: Ueber den Bau der Spermatozoiden der Fucaceen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 34.
- Meyers, Fr., 1896: Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48, 1897.
- Derselbe, 1897, 1: Ueber Struktur und Histogenese der Samenfasern von *Salamandra maculosa*. Vortrag gehalten im physiolog. Verein zu Kiel am 8. Februar 1897. Mitteil. f. d. Ver. Schlesw.-Holst. Aerzte, Jahrg. 5.
- Derselbe, 1897, 2: Ueber Struktur und Histogenese der Samenfasern von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50.
- Derselbe, 1899, 1: Ueber Struktur und Histogenese der Samenfasern des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54.
- Derselbe, 1899, 2: Zellteilung. Merkel-Bonnets Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 8, 1898.
- Derselbe, 1900: Ueber den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56.
- Derselbe, 1902, 1: Ueber die Frage, ob die Centrosomen Boveris als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. Verh. d. anat. Ges., Halle a. S.
- Derselbe 1902, 2: Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 61.
- Derselbe, 1912: Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums bis zum Ende der ersten Furchungsteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 80, Abt. II.
- Derselbe, 1913: Ueber das Verhalten des plastosomatischen Bestandteiles des Spermiums bei der Befruchtung des Eies von *Phallusia mamillata*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 82, Abt. II.
- Derselbe, 1914: Die Plastochondrien in dem sich teilenden Ei von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 84, Abt. 2.
- Derselbe und K. v. Korff, 1901: Zur Kenntnis der Zellteilung bei Myriopoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 57.
- Mottier, D. M., 1904: The Development of the Spermatozoid in *Chara*. Annals of Botany, vol. 18.
- Oltmanns, Fr., 1905: Morphologie und Biologie der Algen. Bd. 1 und 2, Jena.
- Retzius, G., 1904: Biologische Untersuchungen, N. F., Bd. 11.
- Derselbe, 1906: Ueber die Spermien der Fucaceen. Ark. för Botanik, Bd. 5 und Biologische Untersuchungen, N. F. Bd. 13.
- Schmitz, Fr., 1882: Die Chromatophoren der Algen. Vergleichende Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Chlorophyllkörper und der analogen Farbstoffkörper der Algen. Bonn.
- Shaw, W., 1898: Ueber die Blepharoplasten bei *Onoclea* und *Marsillia*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 16.
- Strasburger, E., 1884: Das botanische Practicum. Jena.

- Derselbe, 1897, 1: Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 30.
- Derselbe, 1897, 2: Ueber Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung. Ebenda.
- Derselbe, 1900: Histologische Beiträge, Heft 4. Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner. Jena.
- Derselbe, 1902: Das botanische Practicum, IV. Aufl. Jena.
- Derselbe zusammen mit Noll, Schenk und Schimper, 1905: Lehrbuch der Botanik. VII. Aufl. Jena.
- Thuret, G., 1854: Recherches sur la fécondation des Fucacées. Ann. d. sc. nat., Bot., sér. 4, t. 2.
- Derselbe und E. Bornet, 1878: Études phycologiques.
- v. la Valette St. George, 1867: Ueber die Genese der Samenkörper. Zweite Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 3.
- Derselbe, 1886, 1: Spermatologische Beiträge. Zweite Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27.
- Derselbe, 1886, 2: Spermatologische Beiträge. Vierte Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 28.
- Waldeyer, W., 1903: Die Geschlechtszellen. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, herausgeg. v. O. Hertwig, Bd. 1.
- Webber, H. J., 1897, 1: Peculiar structures occurring in the pollen tube of *Zamia*. Botanical Gazette, vol. 23.
- Derselbe, 1897, 2: The development of the antherozoids of *Zamia*. Botanical Gazette, vol. 24.
- Derselbe, 1897, 3: Notes on the fecundation of *Zamia* and the pollen tube apparatus of *Ginkgo*. Ebenda.
- Derselbe, 1901: Spermatogenesis and fecundation of *Zamia*. U. S. Department of Agriculture. Bureau of Plant Industry. Bulletin Nr. 2.
- Yamanouchi, Sh., 1909: Mitosis in *Fucus*. Botanical Gazette, vol. 47.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XI und XII.

Die Abbildungen der Tafeln XI und XII sind mit Zeiss' Apochromat 1,5 mm und Compensationsocular 12 unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates bei Projektion auf Objekttischhöhe entworfen.

Taf. XI. *Fucus serratus* und *vesiculosus*.

Fig. 1—25. Reife Spermien von *Fucus serratus* aus Schnitten durch befruchtete Eier derselben Alge, welche kurze Zeit nach der Befruchtung mit Altmanschem Gemisch fixiert waren.

- Fig. 1—12. Färbung mit Haemalaun. Fig. 1—8 Längsansichten, Fig. 9—12 Querschnitte.
- Fig. 13—25. Färbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure nach Altmann. Fig. 13 bis 24 Längsansichten, Fig. 25 Querschnitt.
- Fig. 26—54. Entwicklung des Spermiums von *Fucus vesiculosus* aus seiner Mutterzelle. Fixierung mit Altmann'schem Gemisch und Färbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure nach Altmann, Text S. 287 bis 291. Auf dem Stadium der Fig. 29 beginnt der Kern sich abzuplatten. Fig. 29, 31, 33, 35—49 sind von der Fläche, Fig. 30, 32, 34 und 54 von der Kante gesehen. Fig. 50—53 Querschnittsbilder; Fig. 50 entspricht einer Flächenansicht wie Fig. 40, Fig. 53 einer solchen wie Fig. 49.

Taf. XII. *Chara foetida*.

- Fig. 55—60. Einige Stadien aus der Entwicklung der Spermien von *Chara foetida*. Fixierung mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch und Färbung mit Eisenhaematoxylin. (Text S. 297—300.)
-