

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten.

Herausgegeben von Dr. BRUNO SCHUSSNIG
(Privatdozent an der Universität Wien).

II. Zur Frage des Generationswechsels bei *Spermothamnion roseolum* (Ag.) PRINGSH.

Von¹

Bruno Schussnig und Lydia Odle.

(Hierzu 10 Textfiguren.)

1. Einleitung.

Die Lösung der Frage nach dem Verhalten des Generationswechsels bei *Spermothamnion roseolum* hatte deshalb ein besonderes Interesse, weil es seit langer Zeit bekannt ist, daß bei dieser Rotalge die Geschlechtsorgane und die Tetrasporangien auf ein und demselben Individuum vorkommen. Einer Anregung F. OLMANNS und P. KUCKUCK's folgend, die schon zu Beginn der Erforschung des Generationswechsels bei den Rhodophyceen auf derartige Vorkommnisse hinwiesen, wurde der Entschluß gefaßt, diesem Problem näher zu treten. Das Material dazu stellte uns in liebenswürdiger Weise Frau Dr. MARCHET-SPENGLER zur Verfügung, welches sie in Smedjan an der schwedischen Westküste im Sommer 1920 sammelte und wofür ihr auch an dieser Stelle bestens gedankt sei. Dieses uns zur Verfügung stehende Material, das sehr reichlich Fortpflanzungsorgane trug, wurde mit 4 proz. Formalin fixiert und nach Überführung in steigende Alkoholstufen, in 70 proz. Alkohol konserviert. Trotzdem ergaben die Färbungen recht befriedigende Resultate. Ein Teil des verfügbaren Materials wurde in toto, nach

einer besonders ausgearbeiteten Methode mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin gefärbt und, um Schrumpfungen zu vermeiden, in nicht eingedicktes Zedernholzöl eingeschlossen. Der Rest wurde in Paraffin eingebettet und ebenfalls nach der HEIDENHAIN'schen Eisen-hämatoxylinmethode gefärbt. Die Differenzierung der $7\text{ }\mu$ dicken Schnitte gelang leider nicht zur vollen Zufriedenheit, was höchst-wahrscheinlich auf die mangelhafte Fixierung zurückzuführen ist.

In gut differenzierten Präparaten jedoch waren die Kernstrukturen ganz sauber und man konnte nirgends Bilder sehen, die auf etwaige Kunstprodukte hätten schließen lassen können.

Für die freundliche Hilfe bei der Herstellung der Mikrotom-schnitte danken wir Frl. R. JAHODA auf das herzlichste.

Der Fall von *Spermothamnion roseolum* steht nicht vereinzelt da und bei OLTMANNS (19, p. 428) finden wir die bisher in der Literatur registrierten Vorkommnisse beider Fortpflanzungsorgane auf einem Individuum verzeichnet. Nur bei *Nitophyllum punctatum* jedoch sind wir über die Kervorgänge in den ungeschlechtlichen Sporen durch SVEDELIUS (24) einwandfrei unterrichtet. Daraus geht hervor, daß die anfangs mehrkernigen Sporenanlagen schließlich, durch Verdrängung aller überzähligen Kerne, einkernig werden. Dieser übrig-bleibende Kern der „Monospore“ teilt sich aber nicht mehr und aus dem Inhalt der Sporangienmutterzelle schlüpft eine einzige, haploide Spore heraus. OLTMANNS nimmt auch für die übrigen Fälle an, „daß die Sporen an Geschlechtspflanzen dieselbe Chromosomenzahl aufweisen wie diese selber, d. h. sie sind haploid“. Für den umgekehrten Fall, nämlich das Vorkommen von Geschlechtsorganen auf Tetrasporenpflanzen führt OLTMANNS das von LEWIS angegebene Beispiel von *Spermothamnion* an, ohne jedoch seine Ansicht über den möglichen Kernmechanismus zu äußern. Bei unserem Material von *Spermothamnion roseolum* fanden wir auch solche Individuen und wir werden weiter unten eine Erklärung dafür geben.

Das gemischte Vorkommen von Tetrasporangien auf den Ge-schlechtspflanzen einerseits und von Geschlechtsorganen auf den Tetrasporenpflanzen andererseits scheint im ersten Augenblick dem, durch bereits zahlreiche Erfahrungen gestützten Schema des Generationswechsels bei den Rhodophyten zu widersprechen. Dies um so mehr, als das Vorhandensein von Tetrasporangien die Reduktions-teilung in diesen selbst vermuten läßt, *Spermothamnion roseolum* daher zu den Haplodiplobionten mit antithetischem Generations-wechsel gehören muß. Zur Aufklärung dieses, wie an dieser Stelle schon gesagt werden kann, scheinbaren Widerspruches, mögen die

vorliegenden Darlegungen dienen. Vorher mögen aber noch einige Angaben über den Bau der vegetativen und reproduktiven Organe gestattet sein, soweit sie eine Ergänzung des bereits Bekannten beinhalten.

2. Der Bau der vegetativen Organe.

Der vegetative Bau von *Spermothamnion roseolum* wurde sehr ausführlich und vollkommen richtig von PRINGSHEIM (20, p. 337 ff.), NAEGELI (18, p. 111 ff.) und anderen beschrieben, so daß wir einfach auf diese Autoren verweisen können. Wir führen daher nur einige Einzelheiten an, die in der Literatur keine besondere Berücksichtigung fanden.

Die vegetativen Zellen sind ziemlich lang, durchschnittlich dreimal länger als breit, mit Membran umgeben und stets unberindet. Sie sind reichlich mit kleinen, scheibenförmigen Chromatophoren versehen, die an der Innenseite der Zellwand dicht gelagert sind. Die Zellen sind mehrkernig und zwar kann man für gewöhnlich in einer Einstellebene 4—7 Kerne gleichzeitig erblicken (Fig. 1_{1, 2, 3} u. Fig. 4₇). Die relative Zahl der Kerne ist in den Spitzenzellen größer als in den fertig ausgebildeten Zellen des Fadens. Die Kerne sind rundlich, enthalten im Außenkern verhältnismäßig wenig Chromatin in Gestalt von kleinen Körnchen und einen größeren, sich stark färbenden Binnenkörper. Um den letzteren herum sieht man einen hellen Hof, der frei von Chromatin zu sein scheint. Teilungen von Kernen in den vegetativen Zellen konnten wir nicht beobachten. Entsprechend dem polyenergiden Aufbau der Zellen erfolgt die Teilung der Spitzenzellen in ganz besonderer Weise. Unterhalb des obersten Drittels einer solchen langgestreckten, mit Plasma und Chromatophoren dicht gefüllten Spitzenzelle bildet sich eine ringförmige Einschnürung des peripheren Wandbelages (Fig. 1₁). Dieser Ringwall schreitet immer weiter gegen das Centrum des Zellumens vor, bis die obere Spitzenzelle von der unter ihr liegenden Segmentzelle durchgeschnürt wird (Fig. 1₂). Den Zusammenhang beider bildet der Porus, der die beiden gebogenen Trennungsflächen verbindet. Das erinnert an *Griffithsia*, wo bei der Trennung der Zellen ein ähnlicher Durchschnürungsvorgang im Spiele ist. Diese Art der Abtrennung tritt bei mehrkernigen Florideen besonders deutlich zutage, sie ist aber vom Teilungsmodus der einkernigen Typen nicht prinzipiell verschieden. Auch bei diesen letzteren geht die Zellteilung in zentripetaler Weise vor sich, ohne daß dabei die Kerne an dem Vorgang der Durchschnürung teilnehmen würden.

Ganz ähnlich wie bei der Abgliederung der Astsegmente durch die Spitzenzelle spielt sich der Zellteilungsvorgang bei der Anlage eines Seitenastes ab. Die erste Anlage eines solchen wird durch

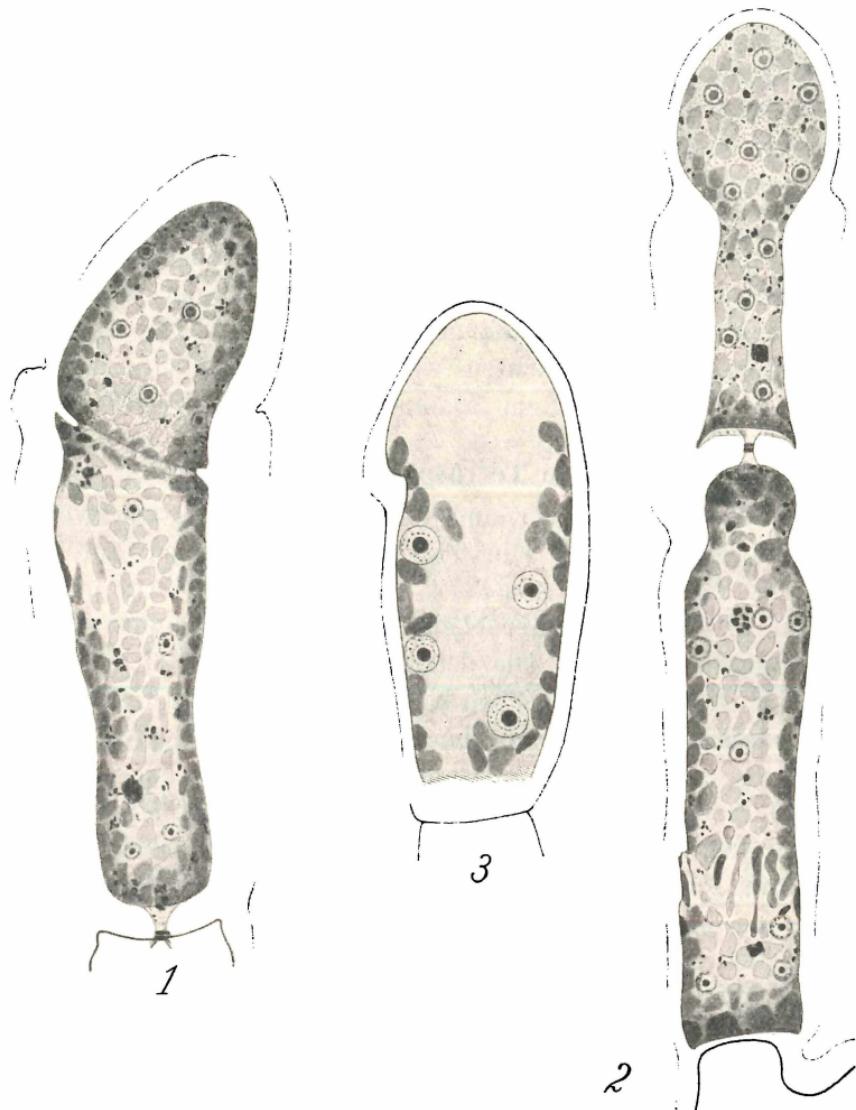


Fig. 1. *Spermothamnion roseolum*. Vegetative Axial Cells. 1 Einschnürung des Plasma vor der Zellteilung. 2 Junges Stadium nach erfolgter Zweitteilung der Astspitzenzelle. 3 Längsschnitt durch eine vegetative Axialzelle.

eine Vorwölbung der Zelle am morphologischen Oberende der betreffenden Axialzelle angedeutet (Fig. 1₁). Aus dieser Vorwölbung wird eine Papille, die seitlich in die Länge wächst und erst nach Erreichen einer bestimmten Größe erfolgt die Durchschnürung in

ganz derselben Weise, wie wir es für die Spitzenzellen geschildert haben. Es ist bemerkenswert, daß an den Stellen, wo ein Seitenast angelegt wird, die Chromatophoren langgestreckt sind (Fig. 1₂). Die Kerne wandern erst verhältnismäßig spät in die Seitenastanlage hinein.

Wie schon eingangs bemerkt wurde, haben wir bei *Spermothamnion roseolum* weder reine Tetrasporen-, noch reine Geschlechtspflanzen gefunden. Bei den Tetrasporenpflanzen findet man hier und da verkümmerte Prokarpien, nicht aber reife Cystokarpien, die Prokarpien kommen hier nicht zur vollen Entwicklung. Ebenso oft findet man junge Anlagen von Spermatangien, die aber auch meistens refraktär bleiben. Dagegen sind die Tetrasporangien auf der Geschlechtspflanze äußerlich ganz normal entwickelt (Fig. 6) und wir konnten keinen Fall beobachten, wo sie, wie KYLIN (15, p. 83—92) behauptet, in verkümmertem Zustande vorhanden gewesen wären.

3. Die Tetrasporenpflanze.

Die Tetrasporenpflanzen sind weniger regelmäßig verzweigt als die Geschlechtspflanzen. Die Tetrasporangien sitzen auf kurzen Seitenästen, die meistens aus 3—4 Zellen bestehen. Auf jeder Astzelle sitzt seitlich, nach der Spitze des Thallus zugewendet, ein Tetrasporangium (Fig. 6). Die Tetrasporangien teilen sich normalerweise tetraedrisch (Fig. 2₁), doch konnten wir häufig Tetrasporangien mit mehr als vier Sporen beobachten (Fig. 2_{2, 3, 4}). NAEGELI (18, p. 114) fand auch Tetrasporangien, die bis zu 16 Sporen bargen, HAUCK (11, p. 42—46) behauptet, er habe solche mit 10 Sporen gesehen; wir konnten nur solche mit 6—8 Sporen beobachten. Noch mehr Sporen scheint das von BORNET beobachtete *Spermothamnion capitatum* zu besitzen. Diese mehrsporigen Tetrasporangien haben meistens eine ovale Form und sind nicht viel größer als die vierporigen. Nur einmal haben wir ein verhältnismäßig sehr großes, rundliches, sechssporiges Tetrasporangium gesehen (Fig. 2₃). Solche mehrsporigen Tetrasporangien sind nur auf den Tetrasporen-pflanzen zu finden.

Schließlich möchten wir noch darauf hinweisen, daß die Tetrasporangien und zwar sowohl die normalen als auch die mehrsporigen, ziemlich häufig mit einer Chytridiacee infiziert waren, die wir jedoch nicht weiter identifizieren konnten. Dieselbe Erscheinung war übrigens auch in den reifen Karposporen zu sehen.

Die Frage, wo die Reduktionsteilung bei *Spermothamnion roseolum* stattfindet, wurde oft diskutiert. Zuletzt befaßte sich damit KYLIN (15),

der sich auf Grund allgemeiner Überlegungen für die Reduktionsteilung im Tetrasporangium der Tetrasporenflanze entschied. Nach ihm müßte es zweierlei Tetrasporangien geben: die einen wären haploid und entstünden auf der Geschlechtspflanze, die anderen würden wie gewöhnlich auf den Tetrasporenflanzen entstehen. Zu dieser Ansicht ist er deswegen geführt worden, weil er der Meinung war, daß die auf der Geschlechtspflanze entstehenden Tetrasporangien nicht normal entwickelt seien. OLMANNS (19, p. 428) äußert

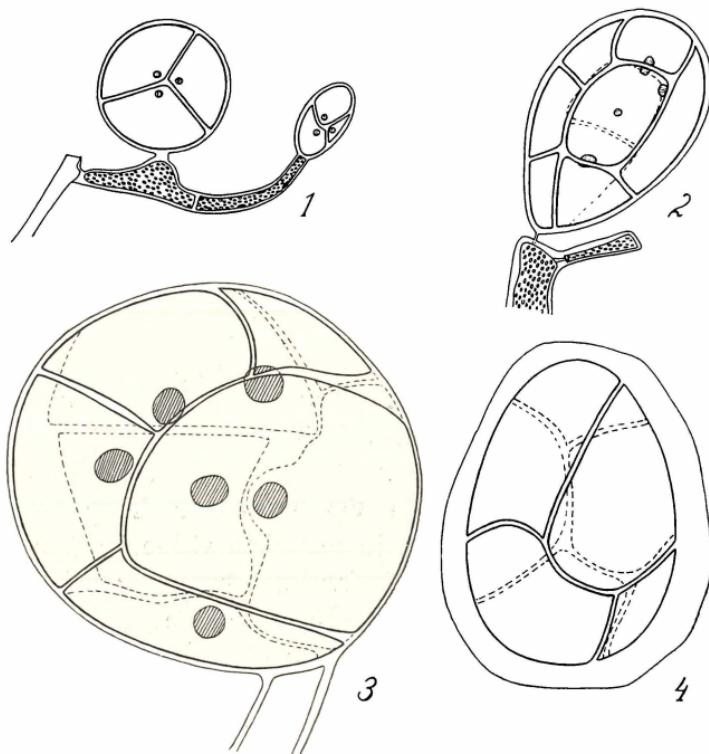


Fig. 2. *Spermothamnion roseolum*. Abnorme Tetrasporangien. 1 Abnorme Stellung zweier vier-sporiger Tetrasporangien. 2—4 Mehrsporige Tetrasporangien.

sich darüber wie folgt: „Wo Tetrasporen und Geschlechtsorgane von der gleichen Pflanze erzeugt werden, handelt es sich vielleicht immer um kreuzweis geteilte Tetrasporangien, die nach KYLIN u. a. den anderen nicht gleichwertig sein sollen. Es wird vermutet, daß hier keine Reduktionsteilung bei der Entwicklung der Sporen einsetzt.“

Das morphologische Moment allein kann diese Frage nicht lösen, denn bei *Spermothamnion roseolum* sind die Tetrasporangien auf der Tetrasporenflanze denjenigen, die auf den Geschlechts-

individuen erzeugt werden, äußerlich ganz gleich. Das spricht wieder zugunsten der OLMANNS'schen Vermutung, daß dann in einer dieser beiden Tetrasporangienarten keine Reduktionsteilung erfolgt. Daß dies möglich ist, hat KYLIN für *Chantransia secundata* plausibel zu machen versucht, denn bei dieser Pflanze kommen wohl Tetrasporangien vor, eine Reduktionsteilung dürfte aber darin nicht stattfinden, weil es sich bei dieser Gattung wahrscheinlich um einen Haplобionten handelt. Zwingender als dieses nicht ganz klare Beispiel jedoch sind die Befunde von SVEDELIUS am *Nitophyllum punctatum*, die wir schon weiter oben anführten. Eine weitere Möglichkeit wäre die gewesen, daß die Reduktionsteilung unmittelbar vor der Bildung der Karpogone, resp. Antheridienstände erfolgte. Wir hätten dann eine Floridee mit starker Betonung der diploiden Generation vor uns gehabt; doch dagegen schien von vornherein das abortive Aussehen der Geschlechtsorgane auf den Tetrasporen-pflanzen zu sprechen. Auch hat das Umschlagen des einen Organes in das andere, wenn dies in der jungen Anlage geschieht, nichts Befremdendes an sich, da doch die Organe der ungeschlechtlichen und der geschlechtlichen Fortpflanzung phylogenetisch auf eine gemeinsame Wurzel zurückgehen. Dagegen ist die Verlegung des Reduktionsteilungsvorganges in ein bestimmtes Organ, speziell im Falle der Rhodophyceen in das Tetrasporangium, ein sekundäres Ereignis gewesen, weshalb die Vorstellung denkbar ist, daß die Koordinierung beider Vorgänge in manchen Gliedern der Rotalgen-verwandtschaft noch einen etwas labilen Charakter zeigt. *Spermothamnion roseolum* scheint im letzten Belange eine gewisse Disposition dazu zu haben, was unter anderen auch aus dem häufigen Vorkommen mehrsporiger Sporangien hervorgeht. Letztere Erscheinung muß unbedingt als atavistisch angesehen werden, da das Tetrasporangium der Rhodophyten von einem mehrsporigen ungeschlechtlichen Sporangium herstammt.

Um nun entscheiden zu können, wo und wann die Reduktionsteilung im Lebenscyclus von *Spermothamnion roseolum* vor sich geht, wurden Mikrotomschnitte von Tetrasporen- und Geschlechtspflanzenmaterial angefertigt. Die mangelhafte Fixierung des Materials bereitete beim Ausdifferenzieren der Schnitte Schwierigkeiten; außerdem zeigte es sich, daß die meisten Tetrasporangien schon nach der Tetradenbildung waren, so daß wenig Hoffnung bestand, einen für die vorliegende Frage eindeutigen Beweis zu führen. Trotzdem konnten wir einige Beobachtungen machen, die für unser Problem ausschlaggebend waren.

Wir möchten zuerst erwähnen, daß das Bild der Teilung des Tetrasporangieninhaltes genau dasselbe war, wie es bei sonstigen Objekten bisher beobachtet wurde. Die halbreifen Tetrasporangien enthalten vier Kerne, die in den Achsen eines Tetraeders liegen. Die Durchschnürung der vier Tetrasporen erfolgt durch Spaltung, welche von der Peripherie zum Kreuzungspunkt der Tetraederachsen fortschreitet. Letzterer Vorgang beginnt schon sehr früh (Fig. 3₂), scheint aber sehr langsam vor sich zu gehen, denn zur Zeit, wo die vier Tetrasporenkerne vollständig ausgebildet sind, hängen die vier Sporen in der Mitte des Sporangiums noch durch ein zentrales, nicht durchgeschnürtes Plasma zusammen (Fig. 3₃). Darin stimmen unsere Beobachtungen mit den Angaben der übrigen Autoren überein und dieser Umstand bekräftigte uns in der Annahme, daß auch die übrigen Vorgänge im Tetrasporangium analog wie bei allen bisher untersuchten Tetrasporen-führenden Rotalgen verlaufen.

Im jungen Tetrasporangium, das etwa birnförmig gestaltet und sehr reichlich mit Chromatophoren versehen ist, finden wir einen verhältnismäßig sehr großen Kern, welcher in der Mitte der Sporangiumanlage liegt. Zum Unterschiede von den vegetativen Zellen, die nur einen peripheren Plasmabelag besitzen, ist die Sporangienanlage ganz mit Cytoplasma ausgefüllt, was am deutlichsten aus Fig. 3₁ hervorgeht, worin ein junges Tetrasporangium im Längsschnitt dargestellt ist. Auch die Chromatophoren dringen tiefer ins Innere der Zelle hinein. Für den Kern des jungen Tetrasporangiums ist, außer seiner Größe, die ein Vielfaches derjenigen der vegetativen Kerne beträgt, das ganz strukturlose Aussehen des Außenkernraumes charakteristisch, seine Substanz ist dicht und färbt sich zwar leicht, aber ganz gleichmäßig. Die Chromatinsubstanz scheint hier im zentralen, runden Binnenkörper lokalisiert zu sein, der sich infolgedessen ganz intensiv färbt. Ringsherum nimmt man einen schmalen, scharf abgegrenzten Hof wahr. In diesem Stadium beträgt der Durchmesser des Binnenkörpers ungefähr ein Viertel des Kerndurchmessers. Später, wenn schon die Spaltung des Plasmas beginnt, nimmt der Binnenkörper an Volumen deutlich zu, doch seine Substanz lockert sich dabei etwas auf. Als weitere Folge davon sieht man kleine Chromatinkörnchen sich vom Binnenkörper loslösen und in den Außenkernraum hineinwandern (Fig. 3₂). Das sind lauter Erscheinungen, die eine weitgehende Ähnlichkeit mit den Vorgängen an den Tetrasporangienkernen anderer Rhodophyceen aufweisen (vgl. JAMANOUCHI, LEWIS, SVEDELIUS u. a.). Allerdings sind gerade diese jüngsten Stadien der Veränderungen im Sporenmutterkern

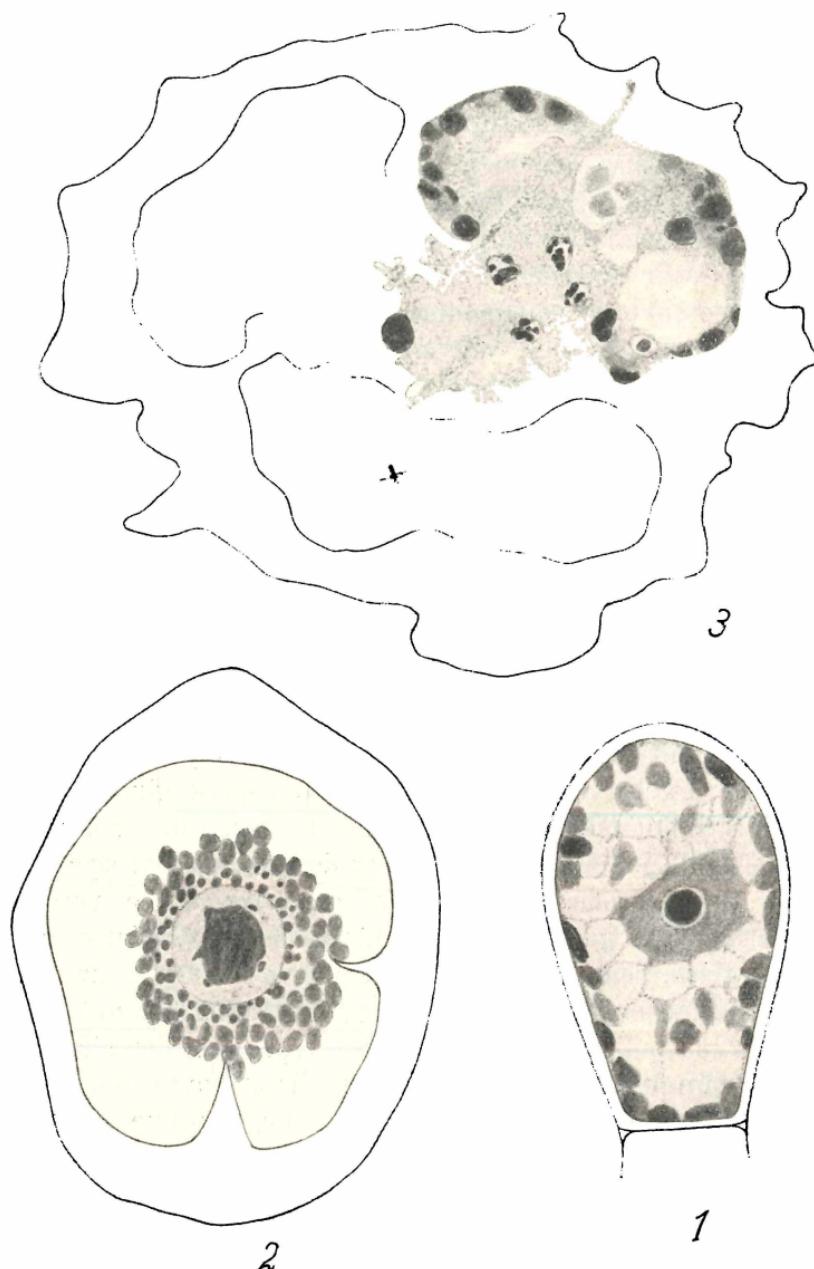


Fig. 3. *Spermothamnion roseolum*. 1 Junge Tetrasporangien-Anlage im Längs-schnitt. 2 Weiteres Entwicklungsstadium eines Tetrasporangiums vor der Tetraden-teilung des Kernes. Das Plasma zeigt schon die tiefen Einschnürungen, welche zur Isolierung der vier Tetrasporen führen. 3 Stadium nach der Tetradenteilung. Der Kern der obersten Tetraspore ist noch nicht rekonstruiert, man sieht vier sehr charakteristische Chromatinbezirke, durch deren Verschmelzung schließlich der Sporenkern gebildet wird.

nicht immer sehr genau verfolgt worden. Die diesbezüglichen Beobachtungen, die ich an *Wrangellia penicillata* gemacht habe und demnächst veröffentlichen werde, überzeugten uns aber, daß die oben angeführten Erscheinungen als vorbereitende Vorgänge für die Reduktionsteilung aufzufassen sind.

In bezug auf mitotische Stadien versagte das Material ganz, so daß wir nicht in der Lage sind, den Vorgang der Reduktionsteilung in seiner Gänze zu beschreiben. Dagegen gelang es ein Stadium festzuhalten, welches auf Fig. 3₈ wiedergegeben ist. Diese Abbildung zeigt eine von den vier Sporen im Durchschnitt und man sieht daran ein vakuolisiertes Plasma und die mehr oder weniger randständigen Chromatophoren. An der Stelle nun, wo sonst in den übrigen Tetradsen der eine Sporenkern zu liegen pflegt, befanden sich vier eigentümliche Bildungen, von dichtem Cytoplasma umgeben. Eine zweite solche Gruppe war in der darunter liegenden Tetraspore bei \times sichtbar, doch war sie nicht so deutlich ausgeprägt wie in der ausgezeichneten Schwesterzelle zu sehen. Darin zeigt sich eine vollkommene Übereinstimmung mit den Befunden in den Tetrasporangien der früher erwähnten *Wrangellia penicillata*. Man sieht nämlich bei dieser Form, daß die Chromatinsubstanz in den sich restituierenden Tetrasporenkernen zunächst auf vier scharf differenzierte Distrikte verteilt ist. Diese vier Bezirke sind ihrerseits zusammengesetzt aus einer Anzahl von Chromatinteilen, die zum Teil isoliert, zum Teil schon miteinander verschmolzen sind. Erst nach und nach vereinigen sich diese Chromatinbezirke zu einem einheitlichen Komplex, der im fertigen Zustand den Binnenkörper des Tetrasporenkernes darstellt. Das in Fig. 3₈ festgehaltene Stadium stimmt also mit den analogen Stadien von *Wrangellia* sehr gut überein und es kann daher kein Zweifel sein, daß wir es auch in diesem Falle mit einem Zustand des Kernes nach der Reduktionsteilung zu tun haben.

Wenn auch, wie oben schon gesagt wurde, die Schnittserien in bezug auf die Stadien der Reduktionsteilung lückenhaft waren, können wir auf Grund der oben beschriebenen Erscheinungen wohl annehmen, daß es das Tetrasporangium der Tetrasporenpflanze von *Spermothamnion roseolum* ist, wo die Reduktionsteilung stattfindet. Damit haben wir den Schlüssel zur Lösung der in dieser Arbeit aufgeworfenen Frage in der Hand.

Bevor wir jedoch mit unseren Ausführungen fortfahren, wollen wir ein paar Worte über die mehrsporigen Sporangien sagen.

Wie schon weiter oben erwähnt wurde, kommen diese nur an

den Tetrasporenpflanzen vor. In den Schnitten bot sich dasselbe Bild wie für die normalen Tetrasporangien und wir glauben daher nicht sehr fehl zu gehen, wenn wir annehmen, daß die Vermehrung der Sporenzahl nach erfolgter Reduktionsteilung einsetzt, daß somit die Sporen solcher abnormer Sporangien ebenfalls haploid sind. Die Vermehrung der Sporenzahl ist eine teratologische Erscheinung, die, wie wir früher schon ausführten, phylogenetisch erklärt werden kann und das Bild des Generationswechselablaufes nicht weiter stört.

4. Die Geschlechtspflanze.

Die Geschlechtsorgane von *Spermothamnion roseolum* sitzen auf den Seitenästen, und zwar die Spermatangienstände immer an den Spitzen derselben, die Procarpien in der Regel seitlich, gegen die Hauptachse zu gelegen. Doch kommen mitunter auch terminale Procarpien vor. Man sieht oft rein männliche Fortpflanzungsorgane tragende Äste und solche mit nur weiblichen Organen; doch meistens tragen die fertilen Äste sowohl männliche als auch weibliche Organe. Die Pflanze ist einhäusig. Wie schon oben erwähnt wurde, kommen auch ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane, Tetrasporangien, auf der Geschlechtspflanze vor, und wir konnten unter allen untersuchten Pflanzen keine einzige reine Geschlechtspflanze finden.

Über den Bau der Spermatangienstände von *Spermothamnion roseolum* wurde durch BORNET und THURET (6, p. 28 ff.), PRINGSHEIM (20, p. 339 ff.) und NAEGELI (18, p. 114) berichtet; allerdings verläuft der Entwicklungsgang des Spermatangienstandes in etwas anderer Weise, als er von den oben genannten Forschern geschildert wurde.

Die Spitzenzelle eines fertilisierten Astes gliedert nacheinander drei Segmentzellen ab, die durch ihre kurze, gedrungene Gestalt sowie durch ihren Plasmareichtum sofort auffallen (Fig. 4₁, 2, 3). Die Abschnürung dieser Zellen erfolgt in ganz analoger Weise, wie sie weiter oben für die vegetativen Astspitzen geschildert wurde. Die Tragzelle dieses dreizelligen Ästchens enthält zahlreiche Kerne und bleibt als Tragzelle des reifen Spermatangienstandes erhalten (Fig. 5₁). Die drei folgenden Zellen der Spermatangienastanlage enthalten je zwei Kerne (Fig. 4₃, 5₁). Charakteristisch für diese Zellen der Spermatangienastanlage sind ihre stark konkaven Grenzflächen (Fig. 4₄, 5₁). Nun setzt eine reichliche Astbildung ein, an der nur die drei fertilen Anlagenzellen sich beteiligen. Da die Trennwände, welche die Spermatangienmutterzellen abgliedern, uhrglasförmig gebogen sind, so resultiert daraus ein sehr eigenartiges Bild, das in der Fig. 4₅, 6 festgehalten ist. Bei dieser Zellvermehrung

werden die Tragzellen der ursprünglichen Spermatangienstandanlage vollständig oder fast ganz aufgebraucht. Nur die unterste kann im reifen Spermatangienstand mehr oder weniger erhalten bleiben (Fig. 4₅, 6, 5₂). Die Folge dieser Zellteilungen ist die Bildung von kurzen, gestauchten Ästchen, die ringsherum um die ursprüngliche Spermatangienstandachse angeordnet erscheinen. Diese fertilen Ästchen, die sich ihrerseits verzweigen, bestehen aus je einer Spermatangienmutterzelle und dem aus ihr hervorgegangenen Spermatangium

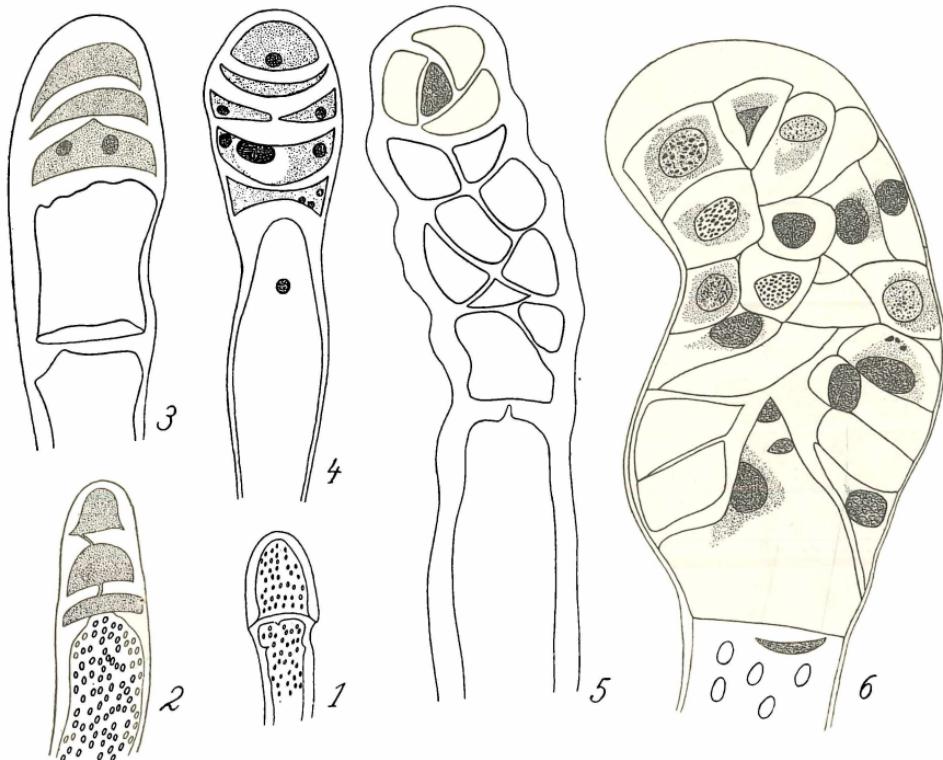


Fig. 4. *Spermothamnion roseolum*. Spermatangienstand-Entwicklung. 1—5 Die jüngsten Entwicklungsstadien der Spermatangienstände. 6 Längsschnitt durch einen halbreifen Spermatangienstand.

(Fig. 5₂). Die Spermatangiummutterzelle trägt noch den Charakter einer normalen Zelle, sie enthält Chromatophoren und einen verhältnismäßig großen Kern (Fig. 5₂). Ihre Gestalt variiert hauptsächlich unter dem Zwange des gedrängten Vorkommens innerhalb des verfügbaren Raumes im heranreifenden Spermatangienstand. Das Spermatangium selbst dagegen ist rundlich oder mehr oder minder länglich, enthält keine Chromatophoren und einen kompakten, peripher gelegenen Kern (Fig. 5₂). Der reife Spermatangienstand

erweist sich somit als ein System von kurzen, allseitig verzweigten, in bezug auf die primäre Achse des Standes wirkelig angeordneten Ästchen (Fig. 5₂). Eine Steigerung der Astbildung an den

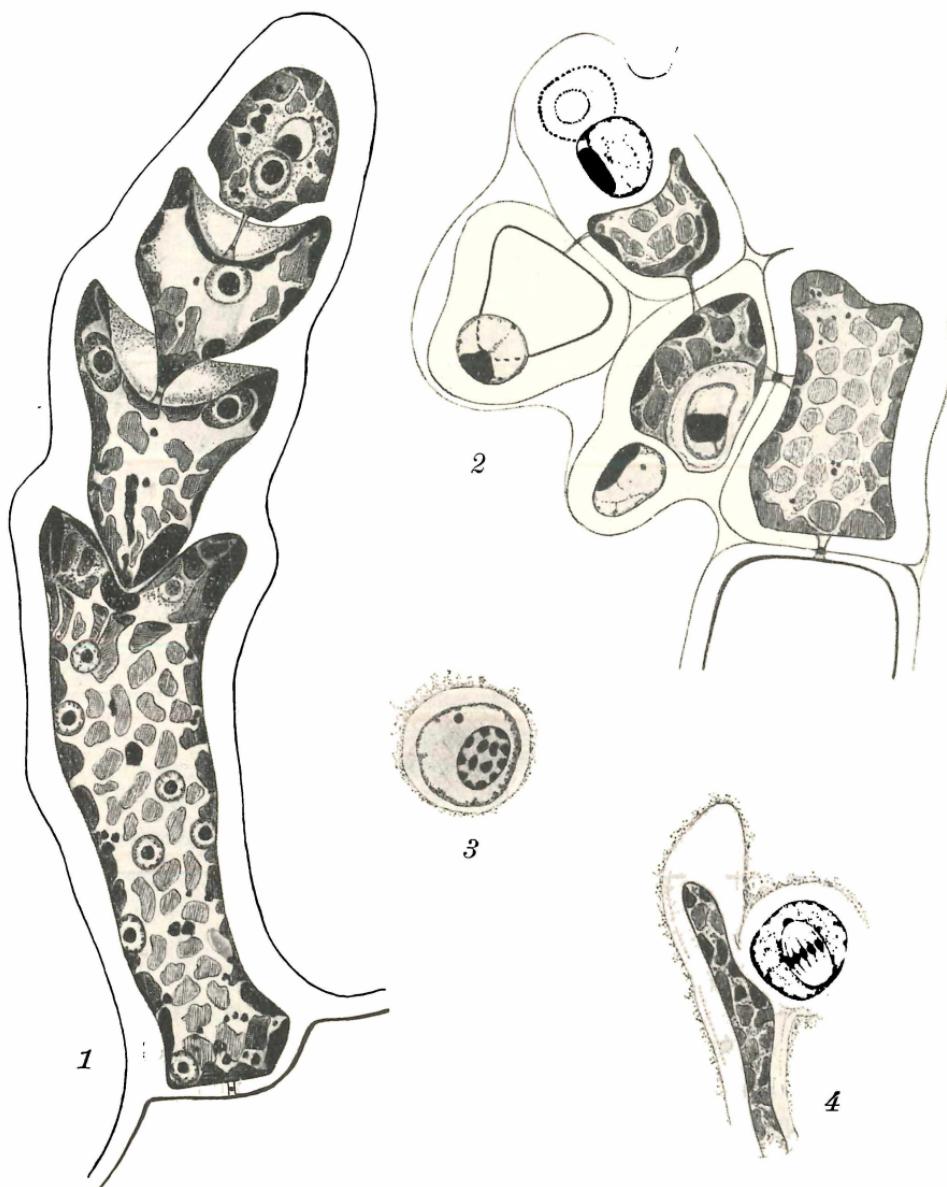


Fig. 5. *Spermothamnion roseolum*. 1 Die erste Anlage eines Spermatangienstandes. 2 Ausschnitt aus dem basalen Teil eines reifen Spermatangienstandes mit Spermatangienmutterzellen und reifen Spermatangiern. 3 Ein reifes Spermatium. 4 Ein Spermatium am Ende des Trichogyns anhaftend. Der Kern befindet sich in Metaphase.

fertilisierten Teilen des Thallus ist im Reiche der Thallophyten eine ganz alltägliche Erscheinung. Hier erscheint diese gesteigerte Verzweigung um so plausibler, da sie mit einer starken Vermehrung der Spermatangien verbunden ist; und eine starke Überproduktion von Spermatangien ist bei den Rhodophyceen, da die Spermatien keine Eigenbewegung besitzen, unumgänglich notwendig zur Sicherung des Sexualaktes.

Unsere Beobachtungen stehen mithin im Widerspruch zu den Angaben PRINGSHEIM's, nach welchen die Spermatien innerhalb eines „Antheridiums“ entstehen sollen. PRINGSHEIM dürfte sich durch das Vorhandensein einer ziemlich mächtigen Gallerthülle, welche die reifen, traubenförmigen Spermatangienstände umgibt, irreführen haben lassen. Der Aufbau des Spermatangienstandes von *Spermothamnion roseolum* entspricht durchaus den zahlreichen Erfahrungen, die man bei vielen anderen Rhodophyceen gesammelt hat. Das Spermatangium sitzt der Spermatangienmutterzelle seitlich an; dieses Verhalten stimmt mit der Insertionsweise der Fortpflanzungsorgane der Thallophyten überhaupt überein und ist uns um so verständlicher, als das Spermatangium einem ganzen, allerdings bis auf eine Einheit herunterreduzierten Antheridium der übrigen Thallophyten entspricht. Die Häufung dieses Spermatangien-tragenden Ästchens bewirkt schließlich das nach außen hin einheitliche Aussehen des reifen Spermatangienstandes. Wir verweisen in diesem Zusammenhange auf die Fig. 29 auf p. 225 in der Arbeit der V. M. GRUBB (9), die sich auf *Callithamnion brachiatum* bezieht und für die hier vertretene Deutung äußerst instruktiv ist. Bei dieser Ceramiaceenart beteiligt sich an der Bildung der Spermatangienstände ein ganzer, mehrzelliger vegetativer Seitenast, der auf seiner morphologischen Oberseite fertile Ästchen entsendet. Diese sind durch äußerst kleine Zellen gekennzeichnet. Auf diesen fertilen Ästchen entstehen die Spermatangien und zwar ebenfalls als seitliche Bildungen.

Die Spermatien, die aus dem Spermatangium ohne Zurücklassung eines Restplasmas heraustreten, sind von rundlicher Gestalt und enthalten einen im Verhältnis großen Kern. Sobald das Spermatium auf eine Trichogynspitze gelangt, ändert sich das kompakte Aussehen des Kernes und seine Chromatinsubstanz lockert sich auf. Diese Auflockerung ist eigentlich eine Aktivierung der Chromosomen und wir konnten für diese mit einiger Sicherheit die Zahl 20 feststellen (Fig. 4₃). In einem Spermatium, welches an der Spitze eines Trichogynes geheftet war, wurde der Kern in Metaphase ge-

funden (Fig. 4₄). In diesen zwei letztgenannten Spermatien war auch ein Centrosom-artiges Gebilde sichtbar. In dem einen (Fig. 4₃) lag das Centrosom in einiger Entfernung vom Kern, nahe an der Peripherie der Zelle. Im zweiten Falle, wo der Kern in Teilung begriffen war, lag das Centrosom an dem einen Pol der ovalen Spindelfigur (Fig. 4₄). Das ist eine sehr wichtige Feststellung, auf die wir weiter unten noch zu sprechen kommen werden.

Von ganz besonderem Interesse sind auch die Erscheinungen, die an den Kernen der Spermatangienmutterzellen in den Schnittpräparaten festgestellt werden konnten und die in der Fig. 6 wieder-

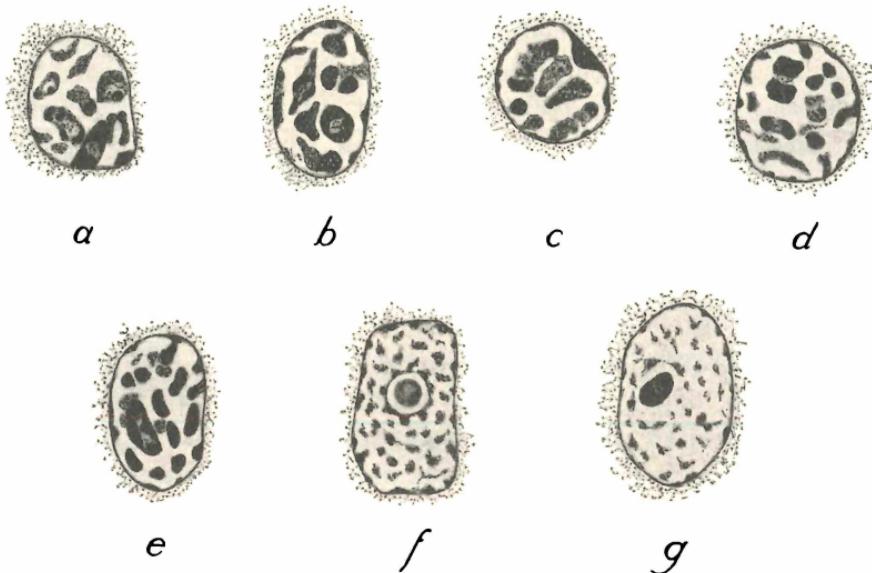


Fig. 6. *Spermothamnion roseolum*. Zellkerne in den Spermatangien-Mutterzellen. Erklärung im Text.

gegeben sind. Es handelt sich um die Veränderungen in der Chromatinsubstanz, die sich vor der Teilung, welche zur Abgliederung der Spermatangien führt, abspielen. Der ruhende Kern (Fig. 6g) hat einen verhältnismäßig kleinen Binnenkörper, der von einem hellen, chromatinfreien Hof umgeben ist. Der Kernraum ist erfüllt von ziemlich großen Chromatinkörnern, welche im allgemeinen eine ungleichmäßige Gestalt zeigen. Solcher Kerne im Ruhestadium gab es verhältnismäßig wenige, die überwiegende Mehrzahl zeigte ein ganz anderes Bild. In der Fig. 6a—d sieht man nämlich sehr deutlich, wie sich das Chromatin zu scharf umschriebenen Bezirken gruppiert, die man vielleicht als Chromocentren bezeichnen könnte. Die Gestalt dieser Chromocentren ist anfangs ganz unregelmäßig,

ihr Gefüge ist locker, so daß man den Eindruck gewinnt, als wenn sie sich aus der in Körnchenform befindlichen Chromatinsubstanz des Ruhekernes allmählich aufbauen würden. Nach und nach nehmen diese Chromatinbezirke regelmäßige Gestalten an, bis sie sich in ganz scharf differenzierte Chromosomen umwandeln. Auch hier konnte ihre Zahl auf rund 20 geschätzt werden. Das Binnenkörnchen bleibt bei allen diesen Umwandlungen erhalten, kann aber oft von den ungefähr gleich großen Chromocentren nicht genau unterschieden werden. Erst wenn die Chromosomen ihre endgültige Gestalt angenommen haben, tritt es deutlich aus der Umgebung hervor (Fig. 6 e). Das Binnenkörperchen ist im Kern der ausgeschlüpften Spermatien, wie aus der Fig. 5₃, ₄ zu ersehen ist, nicht mehr zu finden, und zwar weder im ruhenden noch im Teilungszustand. Dafür findet sich hier im Spermatium ein centrosomartiges Körperchen vor. Ich vermute daher, daß dieses „Centrosom“ nichts anderes ist als das ausgeschiedene Binnenkörperchen, welches noch in den Spermatangienmutterzellen im Kern eingeschlossen war.

Sowohl die Ausbildung der Chromocentren in den Kernen der Spermatangienmutterzellen als auch die Ausdifferenzierung der Chromosomen im Kern des reifen Spermatiums deuten auf die polyenergide Herkunft des Kernes hin. Das ist gerade in diesem Falle sehr suggestiv, nachdem wir ja wissen, daß das Spermatangium einem ganzen Antheridium homolog ist. Unserer Meinung nach steht das Auftreten eines polyenergiden Kernes mit der phylogenetischen Vergangenheit des betreffenden Organs im Zusammenhang. Wenn nun das Spermatangium einem mehrzelligen männlichen Gametangium entspricht, so stellen die Chromocentren resp. die Chromosomen, als Karyoenergiden, die Kerneinheiten des ursprünglichen Gametangiums dar. Berücksichtigt man ferner, daß in mehreren Fällen bei der Karyogamie im Carpogon die Geschlechtskerne ebenfalls eine solche Auflockerung der Chromatinsubstanz in Chromosomenform zeigen, so entspricht dieses Bild einer Copulation zwischen den Energiden eines weiblichen und eines männlichen Gametangiums. Dieser Vorgang entspricht dann dem Schema einer Gametangiencopulation (HARTMANN, 10).

Das Vorkommen eines Centrosoms im Spermatangium ist ebenfalls phylogenetisch von großer Bedeutung. Die Unbeweglichkeit der Spermatien ist durch die Reduktion des Gametangiums (Antheridiums) auf eine einzige, wenn auch komplexe Einheit bedingt. Ursprünglich muß aber das Ausgangsantheridium bewegliche Gameten besessen haben, wie wir das bei den Thallophyten überall finden.

Das Vorkommen eines Centrosoms deutet auf diese Vergangenheit hin und es ist dieses Gebilde als die letzte Erinnerung an die Flagellatennatur der Rhodophyceenvorfahren aufzufassen. Dieser Befund stimmt ganz gut mit der Auffindung von centrosomenartigen Bildungen in den Tetrasporangien von *Wrangellia penicillata* überein (SCHUSSNIG). Auch hier lassen diese Gebilde auf die phylogenetische Herkunft des Tetrasporangiums von einem Zoosporangium schließen.

Nun wenden wir uns der Erörterung der Procarp- und Cystocarpentwicklung zu.

Der Entwicklungsgang des Procarps von *Spermothamnion roseolum* wurde zu wiederholten Malen verfolgt; die letzten Angaben darüber stammen aus dem Jahre 1923 von KYLIN (14) her, der im großen und ganzen den Vorgang richtig darstellt. Unsere Aufgabe wird darin bestehen, einige Korrekturen auf Grund eigener Beobachtungen vorzunehmen.

Die ersten Entwicklungsstadien des Procarps sind auch von den übrigen Autoren (PRINGSHEIM, JANCZEWSKI u. a.) richtig beschrieben worden. Die jüngste Procarpanlage sitzt an der Spitze eines Seitenästchens und besteht zunächst aus drei kurzen, plasma-reichen Zellen, die ihre Entstehung einer zweimaligen Segmentierung der Astspitzenzelle verdanken. Diese so gebildeten drei Zellen, von denen die mittlere die größte bleibt, stellen den Tragast der Procarp- und später der Cystocarpanlage dar. Die oberste und die unterste Zelle des Tragastes bleiben während der ganzen Entwicklung des Pro- und Cystocarps ungeteilt. Nur PRINGSHEIM gibt an, daß die oberste Tragastzelle später sich an der Bildung der Carposporen beteiligen kann. Diese Angabe konnte jedoch kein anderer Untersucher, ebensowenig wie wir, bestätigen.

Den weiteren Verlauf der Procarpentwicklung schildert KYLIN wie folgt: „Die Procarpien entwickeln sich bei *Spermothamnion roseolum* in den Spitzen kurzer Seitentriebe. Diese besitzen unten einige, im allgemeinen zwei bis drei große vegetative und darüber drei kleine Zellen, die mit einem reichen Inhalt gefüllt sind. Die untere und die obere von diesen drei letzteren Zellen teilen sich nicht weiter, die mittlere scheidet dagegen drei Perizentralzellen ab, zuerst eine an der Außenseite und dann nach rechts und links je eine. Die an der Außenseite abgeschiedene Perizentralzelle bleibt ungeteilt; von den beiden anderen spaltet die eine eine kleine Zelle ab, welche eine sterile Zelle darstellt. Diejenige Perizentralzelle, die diese Zelle abscheidet, stellt ihrerseits die Tragzelle dar, d. h. aus ihr entwickelt sich der Carpogonast. Dieser liegt an der Innen-

seite des fertilen Seitentriebes und besteht aus vier Zellen, von denen die oberste sich zu einem Carpogon entwickelt.... Nach der Befruchtung spalten die beiden lateralen Perizentralzellen nach oben je eine Zelle ab. Die dadurch gebildeten Zellen stellen Auxiliarzellen dar und jedes Procarp besitzt demnach zwei solche. Aus dem befruchteten Carpogon entwickeln sich zwei kleine Zellen, die eine nach links, die andere nach rechts, welche die Verbindung zwischen dem Carpogon und den Auxiliarzellen besorgen und die wir mit OLTMANNS (1898, p. 116) als sporogene Zellen bezeichnen können. Nach dem Hinüberwandern je eines diploiden Kernes aus dem Carpogon nach den Auxiliarzellen beginnen sich diese zu teilen. Es entsteht schließlich an der Stelle einer Auxiliarzelle ein Haufen kleiner Zellen, und da sich im allgemeinen beide Auxiliarzellen, die zu einem Procarp gehören, weiter entwickeln, bildet jedes Procarp zwei solche Zellhaufen."

Unsere Beobachtungen decken sich nicht ganz mit der KYLIN'schen Darstellung. Nach der Bildung der drei Tragastzellen schneidet die mittlere Zelle auf ihrer morphologischen Außenseite eine sterile und darauf eine Perizentralzelle ab (Fig. 7_{3, 4}). Die Fig. 7₃ zeigt ein Stadium, in welchem die sterile Zelle schon ganz von der mittleren Tragastzelle losgetrennt ist, die Perizentralzelle dagegen hängt noch am oberen Ende mit dieser zusammen; die vollständige Trennung auch dieser beiden letzten Zellen ist in Fig. 7₅ dargestellt. Dann wird die zweite Perizentralzelle angelegt (Fig. 7₆). Die Lage dieser ersten drei Zellen, die aus der mittleren Tragastzelle hervorgehen, kann man am besten dadurch charakterisieren, daß man die sterile Zelle zur relativen Hauptachse als opponiert, die beiden ersten Perizentralzellen als transversal bezeichnet. Daraus folgt auch die zueinander opponierte Stellung der beiden Perizentralzellen an der Tragastzelle. Allerdings sind diese Stellungen in den Procarpien-anlagen niemals ganz regelmäßig fixiert, weil sich die einzelnen Zellen verschiedentlich verschieben, wie dies auch aus unseren Abbildungen ersichtlich ist. Als letzte (dritte) Perizentralzelle wird die Carpogonastmutterzelle angelegt. Diese liegt an der Innenseite des Tragastes, also in bezug auf die relative Hauptachse, in adosierter Stellung. Durch zwei- bis dreimalige Teilung dieser Mutterzelle entsteht der, in der Regel dreizellige, aber nicht selten auch vierzellige Carpogonast (Fig. 7_{6, 7, 8, 9}). Die Angabe KYLIN's (14), daß der Carpogonast immer aus vier Zellen bestehe, konnten wir somit nicht bestätigt finden. Die dritte, bzw. vierte (oberste) Zelle des Carpogonastes wird zur eigentlichen Carpogonzelle, welche ein

verhältnismäßig dickes und nicht sehr langes Trichogyn entsendet. Die junge so entstandene Carpogonanlage, wie sie sich vor der Befruchtung zeigt, ist in einer festen Gallerthülle eingeschlossen. Nur das Trichogyn, welches ebenfalls, und zwar besonders an der Spitze, eine Gallerthülle besitzt, ragt aus der Gallerte der Procarpanlage heraus (Fig. 7₁₀). Gleichzeitig mit der Entstehung der Carpogonast-mutterzelle wird die Auxiliarzelle an einer von den zwei Perizentral-

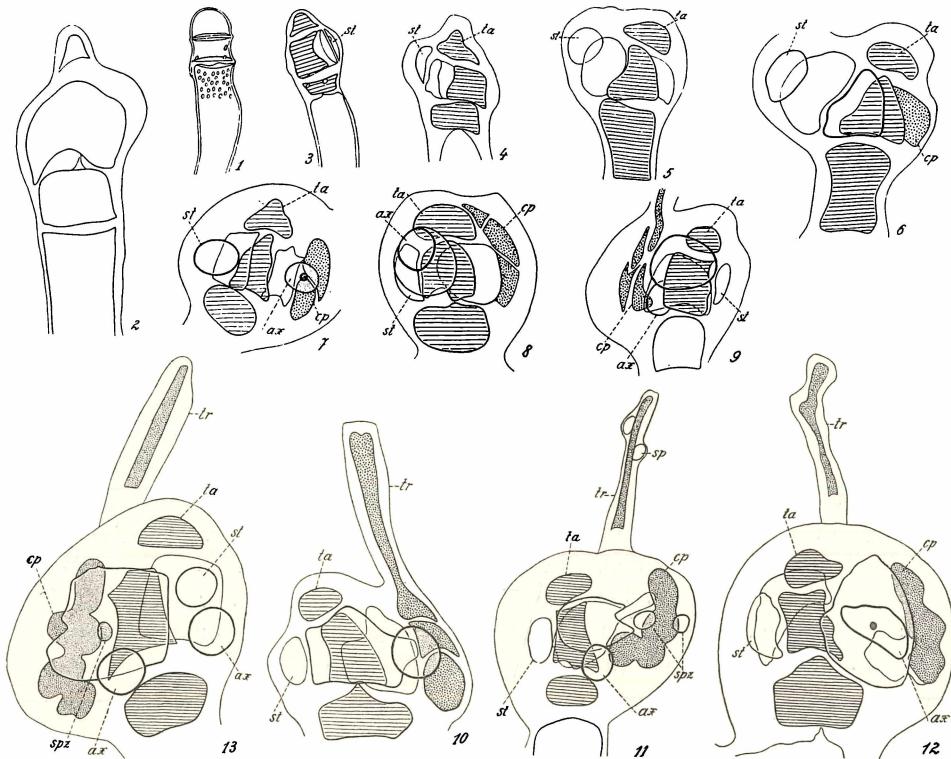


Fig. 7. *Spermothamnion roseolum*. Entwicklung des Procarpiums I. ta Tragast. ep Karpogonast. st Sterile Zelle. ax Auxiliarzelle. spz Sporogene Zellen. tr Trichogyn. sp Spermatium. Erklärung im Text.

zellen angelegt (Fig. 7_{7, 8}). KYLIN (14) spricht von zwei Auxiliarzellen in jedem Procarp; solche Fälle kommen auch vor (Fig. 7₁₃), aber meistens nur dort, wo vierzellige Carpogonäste vorhanden sind.

Das erste sichtbare Zeichen der erfolgten Befruchtung ist die Bildung des Gallertpfropfens an der Basis des Trichogynhalses, wodurch das Trichogyn vom Carpogon abgegliedert wird. Darauf erfolgt die Verschmelzung der befruchteten Carpogonzelle mit den

übrigen, darunter liegenden Zellen des Carpogonastes (Fig. 7₁₁, ₁₃); es entsteht auf diese Weise eine einheitliche Bildung, Plazenta, die an der Stelle der ehemaligen Zellgrenzen Einschnürungen zeigt. Aus dieser Plazenta sprossen sehr bald seitlich zwei kleine Zellen hervor, die OLTMANNS und KYLIN als sporogene Zellen bezeichnen (Fig. 7₁₁).

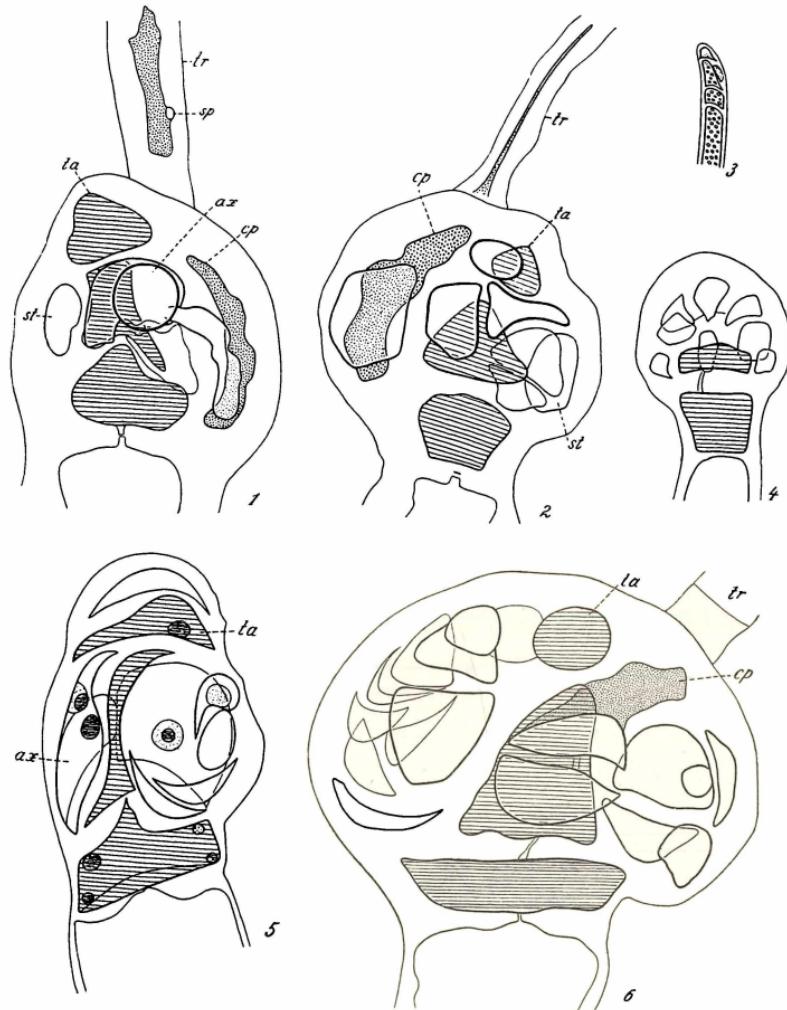


Fig. 8. *Spermothamnion roseolum*. Entwicklung des Procarpiums II. Bezeichnungen wie in Fig. 7. Erklärung im Text.

Inzwischen verlieren auch die Perizentralzellen ihre ursprüngliche Form und senden Ausstülpungen zur Plazenta hin (Fig. 7₁₀, ₁₁). Dann beginnen sich die Perizentralzellen und die Auxilarzelle (bzw. Auxilarzellen) zu teilen, wodurch der Anfang der Cystocarpbildung gegeben ist (Fig. 7₁₂ und 8₁, ₂). Nach den Zeichnungen KYLIN's könnte man

glauben, daß der Carpogonast während dieser Teilungen der Auxiliar- und der Perizentralzellen unverändert bleibt; nach ihm nehmen an dem Aufbau der Gonioblasten nur die Auxiliarzellen teil. Wann aber die Perizentralzellen und der Carpogonast verschwinden und was aus ihnen später wird, darüber kann KYLIN keine weitere Auskunft geben. Leider konnten wir auch nicht den weiteren Verlauf mit Sicherheit feststellen, weil die heranreifenden und reifen Cystocarpien infolge ihrer Dicke sich im Mikroskop sehr schwer auflösen lassen. Doch gewannen wir immerhin den Eindruck, daß außer der Verschmelzung des Carpogonastes auch weitere Verschmelzungen zwischen diesem und der benachbarten Auxiliarzelle (bzw. Auxiliarzellen) und Perizentralzellen erfolgen. Die sporogenen Zellen, die am verschmolzenen Carpogonast in der Zweizahl (siehe oben) vorhanden sind, dürften den zwei Gonioblasteinheiten ihre Entstehung geben, so daß zwei Gonioblastbüschel und dementsprechend zwei Carposporenhaufen entstehen. So ist die Abb. i in Fig. 31 von KYLIN (14, a. a. O. p. 54) zu verstehen. Die reifen Cystocarpien werden mit einer Hülle von Zweigen, die aus den sterilen, das Cystocarp tragenden Astzellen hervorgehen, umhüllt.

Nicht unerwähnt möchten wir jene abnormen Fälle lassen, in welchen hermaphrodite Procarpanlagen gebildet werden. JANCZEWSKI (13) war der erste, der auf derlei Vorkommnisse bei *Spermothamnion roseolum* aufmersam gemacht hat. „Les cas de monstruosité sont assez fréquents dans les organes reproducteurs du Spermothamnion hermaphroditum, mais le plus curieux est celui où la cellule terminale du procarpe est remplacée par une anthéridie d'aspect et de volume ordinaires; cet appendice n'empêche cependant pas le procarpe d'être fécondé et de produire ensuite un cystocarpe.“ Ähnliche Abweichungen im Procarp kommen auch bei anderen Callithamnien vor; so bildet BORNET (4) ein junges Stadium von *Lejolisia mediterranea* ab, das er als Spermatangium, PRINGSHEIM (20) aber als Procarp deutet. In den Figuren 8₃₋₆ haben wir einige solcher abnormen Fortpflanzungsorgane von *Spermothamnion roseolum* wiedergegeben. Die Fig. 8₃ stellt eine Spermatangienanlage dar, die sich wie eine Procarpanlage teilt. Daß dies eine Spermatangienanlage ist, geht aus den verhältnismäßig langen Zellen hervor, die sich dadurch von den primären Zellen des Procarps unterscheiden lassen. Die Fig. 8₄ zeigt ein Procarp, das vollständig durch einen Spermatangienstand ersetzt ist. Von dem Procarp ist nur die unterste Zelle und die runde Form der ganzen Anlage geblieben. Die Fig. 8₅ stellt ein Procarp dar, an dessen Spitze an Stelle der

einen apikalen Zelle des Tragastes zwei vorhanden sind, und überhaupt mit Zellen, die für den Spermatangienstand charakteristisch sind, gefüllt ist. Endlich zeigt die Fig. 8₆ ein reifes Procarp, dessen eine Seite einen Spermatangienstand trägt. Die andere Seite hat alle Stadien eines Procarps vor und nach der Befruchtung durchgemacht. Diese Fälle zeigen deutlich, daß derartige Umschläge in den weiblichen Geschlechtsorganen von *Spermothamnion roseolum* gar nicht selten auftreten können. Der Vorgang spielt sich in der Weise ab, daß eine oder mehrere Perizentralzellen des Procarps in Spermatangienstände oder Spermatangienstandanlagen umgewandelt werden. Tritt der Umschlag früher ein, so kann aus der frühesten Anlage des Procarps eine Spermatangienstandanlage hervorgehen. Dies führt uns zu der Frage nach der Homologisierung der Geschlechtsorgane bei *Spermothamnion roseolum* und, in Zusammenhang damit, bei den Rotalgen überhaupt.

Diese Frage finden wir bei OLMANNS an verschiedenen Stellen seines Algenbuches angeschnitten und SVEDELIUS hat den Versuch gemacht, die Homologien zwischen weiblichen und männlichen Organen nach einem einheitlichen Gesichtspunkte aufzudecken. OLMANNS macht unter anderem auf den Umstand aufmerksam, daß die Zahl der Chromosomen in den Carpogonien und Spermatangien dieselbe (10 oder 20) ist, ohne sich aber über den Entwicklungsgeschichtlichen Formwert des Carpogoniums näher zu äußern. Auch den Homologisierungsversuch von SVEDELIUS scheint er nicht restlos akzeptieren zu wollen. Nach der Ansicht dieses letzteren Forschers wäre die Spermatangienmutterzelle + Spermatangium dem Carpogon + Trichogyn gleichwertig; die Abschnürung des Trichogyns nach erfolgter Befruchtung würde dem Abgliedern des Spermatangiums von seiner Mutterzelle entsprechen. Das scheint eine zu starke Verallgemeinerung der Verhältnisse bei der Gattung *Martensia* zu sein, was auch OLMANNS hervorhebt. Da außerdem *Martensia* eine schon sehr hochorganisierte Form darstellt, so soll an der Hand von *Spermothamnion*, welches, wie oben gezeigt wurde, noch viele primitive Merkmale besitzt, zur Klärung der erwähnten Homologien herangezogen werden.

Wir müssen gleich anfangs besonders hervorheben, daß sowohl das Carpogonium als auch das „Antheridium“ der Ceramiales zusammengesetzte Organe sind. Sie werden von Zellen aufgebaut, die nur zum Teil mit dem eigentlichen Sexualakt direkt in Verbindung stehen, die übrigen erfüllen einen mehr oder weniger akzessorischen Dienst. Dieser ganze Komplex von Zellen erscheint

nach außen hin als weibliches oder männliches Organ und es muß daher die Homologisierung schon bei den ersten Entwicklungsstadien vorgenommen werden. Bei *Spermothamnion roseolum* entsteht zunächst eine dreizellige Achse, die seitlich mehr oder minder gestauchte Äste trägt. Dieser „Tragast“ ist beiden Organen gemeinsam, verschieden ist nur die weitere Entwicklung in den beiden Geschlechtern.

Beim „Procarpium“ legt die mittlere Tragastzelle einen Wirtel von Seitensprossen an, der aus einer steril bleibenden Zelle und drei Perizentralzellen besteht. Diese vier Zellen muß man als Rudimente von vier wirtelig angeordneten Ästchen auffassen. Nur die der sterilen Zelle opponierte Perizentralzelle erzeugt ein solches, aus drei bis vier Zellen bestehendes Ästchen. Es ist das der „Carpogonast“. Die andere „Perizentralzelle“ (eventuell beide) zeigt auch noch die Fähigkeit einer solchen „Ästchenbildung“, indem sie eine Auxiliarzelle abgliedert. Ganz rückgebildet ist die Astbildung bei der sog. „sterilen Zelle“, die normalerweise niemals eine Vermehrung zeigt. Ebenso unverändert bleiben die obere und die unterste (3.) Tragzelle; die Wirtelbildung ist ausschließlich auf die mittlere (2.) Zelle des Procarptragastes beschränkt.

Ganz analog sind die Verhältnisse beim Spermatangienstand. Auch hier wird zuerst eine dreizellige Tragachse angelegt, deren Zellen kleine verzweigte Wirtelästchen erzeugen. Die der Tragachse näher gelegenen Ästchenglieder (Spermatangienmutterzellen) können sich verzweigen, die Endglieder davon sind die Spermatangien. Auf diese Weise entsteht die dichte Anordnung der Spermatangien um die ursprüngliche Tragachse herum, welche, wie wir gesehen haben, schließlich ganz oder fast ganz aufgebraucht wird. Zur Veranschaulichung des hier Gesagten möge das beiliegende Schema dienen (Fig. 9).

Wir können daraus folgende Schlüsse ziehen: Die Astbildung, die beim Procarp stark reduziert erscheint, ist im Spermatangienstand noch sehr üppig. Das ist physiologisch darin begründet, daß das Procarp nur eine funktionierende weibliche Zelle erzeugt, während der Spermatangienstand, zur Sicherung des Sexualaktes, sehr viele fertile männliche Zellen bilden muß. In beiden Fällen jedoch ist der Bauplan des Sexualorganes ganz genau der gleiche, denn die Unterschiede, die wir im fertigen Zustand feststellen, sind eben physiologisch bedingt. Es muß also ein Wirtelästchen des Spermatangienstandes einem solchen des Procarps gleichgestellt werden. Im Procarp kommt es, mit Ausnahme des eigentlichen

Carpogonastes, zu keiner stärkeren Ästchenbildung mehr; die übrigen drei Glieder des Wirtels bleiben einzellig (Perizentralzellen, sterile Zelle) oder sie werden zum Teil zweizellig, wenn die Auxiliarzelle aus einem oder zwei von ihnen hervorgeht. Es ist mithin der Carpogonast homolog einem Wirtelästchen des Spermatangienstandes, oder noch präziser ausgedrückt: der dreizellige Carpogonast ent-

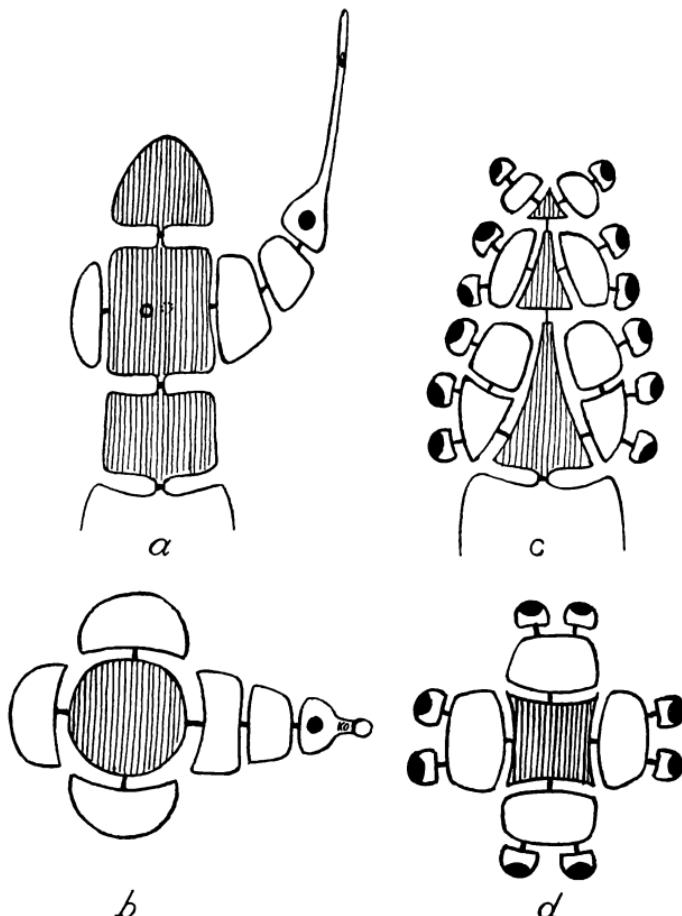


Fig. 9. Schematische Darstellung der weiblichen und männlichen Geschlechtsapparate an *Spermothamnion roseolum*, die den homologen Aufbau beider veranschaulicht.

spricht einem aus Spermatangienmutterzellen + Spermatangium bestehenden Wirtelästchen des Spermatangienstandes (vgl. das Schema Fig. 9).

Diese Homologisierung ergibt sich zunächst nur für den hier näher untersuchten Fall von *Spermothamnion roseolum* und die weiter oben erwähnten abnormalen Vorkommnisse von Spermatangien im

Procarp sind eine von der Natur selbst gelieferte Stütze für diese Anschauung. Ein Blick auf die Entwicklung der Sexualorgane innerhalb der Ceramiales zeigt uns aber auch, daß sie überall mit dem für *Spermothamnion* konstruierten Schema übereinstimmen. Der Ceramiales-Typus muß aber als abgeleitet gedeutet werden, denn bei den Nemalionales liegen die Verhältnisse in primitiverer Form vor. Der primitive Charakter dokumentiert sich vor allem darin, daß der morphologische Unterschied zwischen den vegetativen und fertilen Ästen nicht so stark oder überhaupt nicht ausgeprägt ist. Hier sitzen die fertilen Zweige unmittelbar den vegetativen Tragästen auf, was zum Teil mit der viel üppigeren Verzweigung der vegetativen Achsen bei solchen Typen zusammenhängen mag. Ob der relativ einfachere Bau des Procarps bei den Gigartinalen ebenfalls primär ist, läßt sich zurzeit nicht mit Sicherheit entscheiden. Dagegen scheint der Bauplan der Procarpanlagen bei den Rhodymenialen und Cryptonemialen demjenigen der Ceramialen zu entsprechen. Die starke Astbildung in der Thallusrinde sowie die geschützte Lage dieser Organe bei Formen mit komplizierter aufgebauten Thalli mag wohl nachträglich eine Reduktion einzelner Teile des weiblichen Organs herbeigeführt haben.

Im Zusammenhang mit der hier vorgebrachten morphologischen Homologisierung der weiblichen und männlichen Organe muß auch der Versuch gemacht werden, die physiologische Wertigkeit der einzelnen Teile derselben zu erklären. Dabei müssen zwei Dinge im Auge behalten werden, nämlich, daß primär jede Zelle einer Alge die latente Fähigkeit besitzt, sich in eine Geschlechtszelle (bzw. Fortpflanzungszelle) umzuwandeln und daß ebenso jede Zelle eine bisexuelle Anlage hat, derzufolge entweder das eine oder das andere Geschlechtsorgan zur Ausbildung gelangt. Diese beiden latenten Anlagen kommen natürlich an jenen Stellen, wo bestimmte Teile des Thallus fertilisiert werden, sichtbar zur Auswirkung. Von diesem Standpunkt aus betrachtet zeigen die Spermatangienstände ein primitiveres Verhalten, weil dort die Zahl der fertilen Ästchen und Zellen eine viel größere ist als im Procarp. Im letzteren trat, infolge einseitiger physiologischer Differenzierung, eine Reduktion in der Fertilisierung der Äste ein.

Die Frage lautet nun dahin, wie die einzelnen Teile (Zellen) der Procarpanlage zu deuten sind. Es kann keine Frage mehr sein, daß dieselbe einem reduzierten „Carpogonienstand“ entspricht, denn nur dann ist die Homologisierung mit den Spermatangienständen richtig. Faßt man zunächst den Carpogonast ins Auge und berück-

sichtigt man die cytologischen Befunde, die an mehreren Rhodophyceen gesammelt wurden, so kann man sich des Eindruckes nicht erwehren, daß die einzelnen Zellen dieses fertilen Astes weiblichen Gametangien entsprechen. Das häufige Vorkommen von mehreren Zellkernen in den Carpogonastzellen auch von sonst monoenergiden Rotalgen, kann nur in diesem Sinne gedeutet werden. Rein physiologisch kann diese Mehrkernigkeit nicht erklärt werden, denn man kennt Fälle genug, wo die Auxiliarzelle, die ernährungsphysiologisch eine hervorragende Rolle bei der Sporenbildung spielt, bloß einen Zellkern führt. Es ist daher weit natürlicher anzunehmen, daß der Carpogonast aus drei bis vier Gametangien besteht, von denen nur das endständige fertil wird; die übrigen bleiben steril und bekunden ihre latente Gametangiennatur bloß durch die Mehrkernigkeit. Das Carpogon selbst ist dann ein weibliches Gametangium, welches auf zwei Kerne reduziert wurde. Einer davon funktioniert als Eikern, der zweite wurde zum Trichogynkern. Daß das Trichogyn eine Differenzierung des Carpogons ist, die verhältnismäßig spät erworben wurde, geht am besten aus einer derartigen Betrachtung des Carpogonastes hervor.

Diese Art der Betrachtung stimmt aber auch mit der nun fast allgemein anerkannten Gametangiennatur der Spermatangien überein. Daß das Spermatangium einem auf eine einzige männliche Gametenzelle herabreduzierten männlichen Gametangium (Antheridium) homolog ist, geht aus den oft beobachteten Teilungen oder Teilungsversuchen des Spermatienkernes knapp vor der Befruchtung hervor, wie wir dies auch für *Spermothamnion roseolum* zeigen konnten (Fig. 5₄). Der Unterschied zwischen Carpogon und Spermatangium besteht also darin, daß das erstere zweikernig, das letztere einkernig ist. Das hängt mit den Größenverhältnissen, aber auch mit der verschiedenen physiologischen Orientierung beider Organe zusammen. Der Fall erinnert, im Sinne eines ganz groben Analogievergleiches gewissermaßen an Pollenkorn und Embryosack der Phanerogamen. Daß das Spermatium aber doch noch eine mehrkernige Vergangenheit hinter sich hat, geht aus den vorerwähnten Kernteilungszuständen hervor.

Die Spermatangiennutterzellen und die sterilen Carpogonastzellen sind schon wegen ihrer gleichen Stellung und Entstehungsweise einander gleichwertig. Faßt man diese letzteren als Gametangien auf, so muß das auch für die ersten gelten. Der Abschnürungsvorgang, der sich bei der Abtrennung des Spermatiums von der Spermatangiennutterzelle abspielt und der SVEDELIUS zur

Homologisierung des Spermatiums mit dem Trichogyn verleitete, hat wohl weniger zu bedeuten, da wir doch wissen, daß die Zell-trennung bei den Rhodophyceen mehr oder weniger dem Typus einer Durchschnürung folgt. Das gilt für die vegetativen ebenso wie für die fertilen Zellen. Dadurch wird aber auch der Vergleich zwischen den Spermatien der Rotalgen und denjenigen der Pilze hinfällig, da der Abschnürungsvorgang bei den letzteren eine ganz andere Herkunft besitzt.

Es bleibt nur noch die eine Frage offen, wie man die Auxiliarzellen aufzufassen hat. Die Befunde an *Spermothamnion roseolum* zeigen, daß die Auxiliarzelle bzw. Auxiliarzellen aus einer oder bzw. beiden Perizentralzellen hervorgeht. Da wir aber die Perizentralzellen den Wirtelästchen des Spermatangienstandes homolog gestellt haben, so ergibt sich von selbst, daß die Auxiliarzelle einem rudimentären Carpogonast entspricht. Die Carpogonastzellen faßten wir als funktionslos gewordene weibliche Gametangien auf, so daß man sagen kann, daß die Auxiliarzelle phylogenetisch auf ein weibliches Gametangium zurückzuführen ist, welches, ebenso wie die sterilen Carpogonastzellen, nicht mehr als weibliches Organ funktioniert. Wohl hat sie später eine Nebenfunktion übernommen und sich in den Dienst der Ernährung für die Gonimoblasten gestellt, eine Aufgabe übrigens, die auch die sterilen Carpogonastzellen nach erfolgter Befruchtung erfüllen. Wenn OLMANNS sich gegen eine Homologisierung zwischen Auxiliarzelle und Carpogon so ablehnend verhält, mit dem Hinweis auf die Nemastomaceen, wo „sich fast in jeder Gattung die Auxiliarzelle an einem anderen Ort“ bildet, so glauben wir, daß er darin zu weit geht. Bei genauerem Zuschauen sieht man nämlich, daß überall die Auxiliarzelle genau dieselbe Stellung in den Seitenästen hat wie die Carpogonanlagen. Das gilt sowohl von den Ceramialen wie auch von jenen Typen, bei denen der sporogene Faden mehrere Auxiliarzellen aufsucht (Cryptonemiales). Wir erinnern unter anderem an *Platoma Bairdii*, bei der die Stellung der Auxiliarzellen genau denjungen des fertilen Carpogons entspricht. Ihre interkalare Lage im Verbande eines Rinden-astes ist damit zu erklären, daß beim Carpogon der ganze Ast fertilitisiert wird und daher seine Fortsetzung in das durch die Rinde wachsende Trichogyn findet. Wenn man ferner den Vorgang multipler Gonimoblastbildung auf dem Wege eines sporogenen Fadens als korrelative Anpassung an die verhältnismäßig geringe Wahrscheinlichkeit eines Befruchtungsaktes infolge der Unbeweglichkeit der Spermatien auffaßt, so bekommt man indirekt ein Kriterium

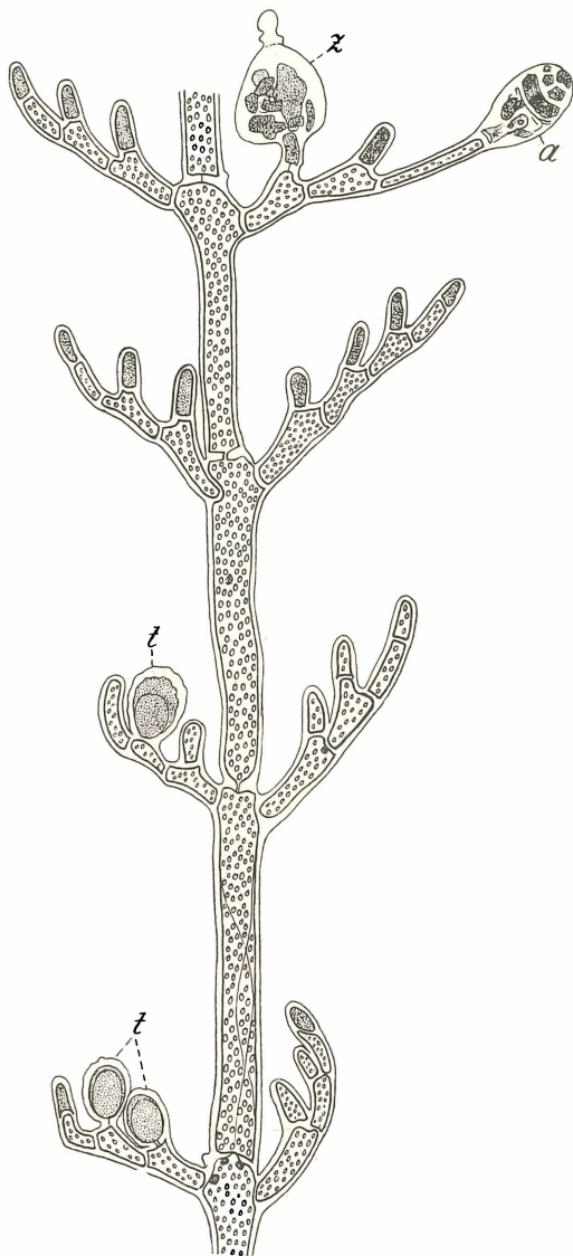
zur Unterstützung der hier vorgebrachten These. Man kann sich nämlich vorstellen, daß irgendwie die Zahl der fertilen Carpogonien herabgesetzt wurde; wenn aber ein solches befruchtet wird, so treten alle anderen, latent gebliebenen Carpogonien in Funktion, allerdings nicht als Geschlechtsorgane direkt, sondern eben als Auxiliarzellen. Damit kann mit einem einzigen Befruchtungsakt eine größere Anzahl von Gonomoblasten entstehen und die dadurch erzielte Sporenzahl gleicht die Spärlichkeit fertiler Carpogonien aus.

Diese Betrachtungen hatten den Zweck, den morphologischen Wert der weiblichen und männlichen Organe bei *Spermothamnion* sowie bei den Ceramiales überhaupt schärfer zu präzisieren. Wenn wir den Schluß daraus ziehen, so ergibt sich die Tatsache, daß das, was man als Procarp resp. Antheridienstand bezeichnet, komplexe Bildungen sind, die sekundär ein nach außen hin einheitlich ausschauendes Gepräge erlangt haben. Sowohl das weibliche als auch das männliche Organ stellt einen Stand vor und wenn man wiederum einen Analogievergleich mit den Verhältnissen bei den höheren Pflanzen machen will, so würde das weibliche Organ der Ceramiales einer auf den Formwert einer einzigen Blüte reduzierten weiblichen Infloreszenz, der Spermatangienstand einem männlichen Kätzchen entsprechen. Es fragt sich nur, ob man auch phylogenetisch diese Auffassung rechtfertigen kann. Ein Vergleich mit den Nemalionales möge dies illustrieren. Daß diese Ordnung als die relativ ursprünglichste unter den Florideen zu gelten hat, ist ganz zweifellos. Dafür spricht in erster Linie das ursprüngliche Verhalten im Phasenwechsel, wie er gerade für die tiefst organisierten Glieder dieser Entwicklungsreihe nachgewiesen wurde. Aber auch im Bau der Geschlechtsorgane finden wir in dieser Ordnung noch sehr primitive Verhältnisse vor. Das Carpogon sitzt entweder direkt einem vegetativen Ästchen auf oder es ist ein Carpogonast ausgebildet, der ebenfalls als Seitenästchen einer vegetativen Achse angelegt wird. In beiden Fällen entstehen sie einzeln auf dem vegetativen Tragast; sie stellen eine Einheit dar. Die Spermatangien werden auf den letzten Auszweigungen von Seitensprossen einzeln oder gehäuft erzeugt und auch bei diesen Organen ist ihre Verteilung (entsprechend ihrer großen Zahl natürlich noch stärker) diffus, ohne daß es zur Bildung einer besonders differenzierten sterilen Achse käme. Damit im Zusammenhang steht die Tatsache, daß es bei den Nemalionales im allgemeinen zu keiner scharfen Organbildung kommt, wie dies bei den Ceramiales der Fall ist. Ausgenommen sind nur jene stärker abgeleiteten Fälle, wo wir die Geschlechtsorgane innerhalb von

konzeptakelähnlichen Einsenkungen des Thallus gehäuft finden (*Galaxaura*, *Chaetangium*). Doch in diesen Fällen ist der Aufbau des Thallus ein anderer geworden, er ist nicht mehr monosiphon verzweigt, sondern die monosiphonen Achsen haben sich zu einem synstischen Thallus vereinigt. Analoge Komplikationen im Aufbau des Thallus finden wir auch in den abgeleiteten Gliedern der Ceramiales vor, doch für die vorliegenden Betrachtungen kommen nur die Anfangsglieder beider Ordnungen in Betracht.

Ein Vergleich zwischen diesen beiden Formentypen zeigt uns, daß bei den ursprünglichen Nemalionen eine zentrale Achse mit starker Wirtelbildung vorkommt. Quantitativ betrachtet tritt diese Hauptachse an Mächtigkeit gegen die Wirtelzweige mehr oder weniger stark zurück. Bei den primitiven monosiphonen Ceramialen nun findet man zunächst eine unregelmäßige Verzweigung, mit verhältnismäßig geringer Differenzierung zwischen Achsen tieferer und höherer Ordnung vor. Die wirtelige Verzweigung des vegetativen Thallus tritt in den Anfangsgliedern stark zurück, ist dafür aber, wie wir gesehen haben, in den Geschlechtsorganen fast überall deutlich ausgebildet. Da nun in der fertilen Region der Thallophyten regelmäßig ancestrale Merkmale zutage treten, ist die Sache nun folgendermaßen zu erklären. Der Typus der ursprünglichen Ceramialen hat sich aus dem primitiveren Typus der tieferstehenden Nemalionen herausgebildet und zwar durch allmählichen Verlust der Wirtelbildung mit gleichzeitiger Erstarkung der Zentralachsen. Der Vorgang ist etwa so zu denken, wie er sich innerhalb der Ceramiales bei der Ausbildung des *Griffithsia*-Typus, allerdings mit einem anderen Ausgangsmaterial, wiederholt hat. Auch bei diesem Typus sehen wir eine mitunter enorme Erstarkung der Hauptachsen und von den ursprünglichen seitlichen Verzweigungen finden wir nur Reste bei der Bildung der Geschlechtsorgane und Tetrasporangien; sie funktionieren dann als Hüll- und Tragäste. Also auch hier tritt die ursprünglich vorhandene, jetzt gänzlich unterdrückte Zweigbildung in der fertilen Sphäre dieser Gattung auf. Dieser Analogievergleich hilft uns den Aufbau der Geschlechtsorgane bei den Ceramiales phylogenetisch zu verstehen. Die ursprünglich beim Nemalioneen-Typus vorhandene wirtelige Verzweigung des Soma ging im Laufe der Zeit verloren. Sie blieb jedoch in den fertilen Achsen erhalten, wo sie dem Bauplan der Procarpien- und Antheridienstände das charakteristische Aussehen aufprägt. Die diffuse Verteilung der Geschlechtsorgane am Thallus der Nemalioneen erscheint bei den Ceramialen auf engbegrenzte Stellen des

vegetativen Körpers konzentriert und bedingt dadurch die scharf ausgeprägte Organbildung in dieser Gruppe. Die Häufung der Carpogone auf bestimmte Stellen im Thallus der Nemalioneen findet bei den Ceramialen ihren analogen Ausdruck in der Bildung von Carpogonienständen, d. h. eine Vereinigung von Carpogonastwirten auf einer Tragachse. Während aber die meisten Carpogonäste eines solchen wirkelig aufgebauten weiblichen Standes bis auf den fertilen Carpogonast reduziert werden, bleiben die Wirtel des normalen Standes alle fertil. Mithin glauben wir die Natur der Sexualorgane der Ceramiales in morphologischem und phylogenetischem Sinne aufgedeckt zu haben und es wird daher notwendig sein, auch in nomenklatorischer Hinsicht die Konsequenzen daraus zu ziehen. Das weibliche Organ wird nach den Ergebnissen dieser Untersuchung als „Carpogonophor“, das männliche als „Spermataangiophor“ bezeichnet werden müssen. Auch die phylogenetische Stellung der Ceramiales erfährt innerhalb des Florideensystems durch die genauere Analyse ihrer Sexualorgane eine schärfere Präzisierung in

Fig. 10. *Spermothamnion roseolum*.

Stück eines Tetrasporen-Individuums mit abortivem Cystocarp (z) und Antheridenstand (a).

dem Sinne, daß sie mit den Nemalionales verglichen als eine höher organisierte Ordnung zu gelten haben.

Zum Schlusse möchten wir noch diejenigen Procarpien- und Spermatangienstände erwähnen, die auf den Tetrasporenpflanzen von *Spermothamnion roseolum* gefunden wurden. Wie wir schon früher zeigten, kommen sie über die ersten Stadien der Entwicklung niemals hinaus und es findet daher auch keine Befruchtung statt (Fig. 10). Das ist auch natürlich, da die Tetrasporenpflanze, wie wir gezeigt haben, diploid ist, mithin die auf dieser Generation abnormerweise auftretenden Sexualorgane ebenfalls die diploide Chromosomenzahl besitzen müssen. Diese Diploidie der Geschlechtsorgane dürfte sowohl auf die Weiterentwicklung als auch auf die Verschmelzung der Geschlechtszellen hemmend wirken. Nach unseren Erfahrungen sind es also die Sexualorgane auf den Sporophyten, welche ein abnormes Aussehen besitzen und abortiv bleiben. KYLIN (15) dagegen gibt an, daß die Tetrasporangien auf den Gametophyten abnorm entwickelt waren, was wir wenigstens für unser Material nicht bestätigen können. Es ist auch dazu keine direkte Veranlassung vorhanden, denn im fertigen Zustande enthalten sowohl die Tetrasporangien des Sporophyten als auch diejenigen des Gametophyten haploide Tetrasporen. Im ersten Falle wird die Haploidie durch die Reduktionsteilung im Sporangium hergestellt, im zweiten ist sie von vornherein gegeben. Es ist daher auch nicht unwahrscheinlich, daß die Tetrasporen der Gametophytenpflanze ganz normal keimungsfähig sind.

Der Generationswechsel spielt sich nach allem ganz normal ab, was auch LEWIS (16) auf Grund von Keimungsversuchen bei *Spermothamnion* bestätigen konnte.

6. Zusammenfassung.

Im Folgenden fassen wir nur kurz die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zusammen:

1. *Spermothamnion roseolum* besitzt weder reine Tetrasporenpflanzen noch reine Geschlechtspflanzen.
2. Die Tetrasporangien der Tetrasporenpflanze sind mit denen auf der Geschlechtspflanze morphologisch identisch. Die Reduktionsteilung geht in den ersten vor sich. Mehrsporige Tetrasporangien befinden sich nur auf dem Sporophyten.
3. Trotz dem gemischten Vorkommen von Tetrasporangien auf der Geschlechtspflanze (Gametophyten) und von Sexualorganen auf

der Tetrasporenflanze (Sporophyten) geht der Generationswechsel normal vor sich.

4. In Bau und Entwicklung sind die weiblichen und männlichen Organe vollständig einander homolog. Sie entsprechen einem „Stand“, der von einer dreizelligen Tragachse getragen wird. Im weiblichen Organ (Carpogonophor) wird nur ein Wirtel mit einem einzigen fertilen Ast (Carpogonast), im männlichen (Spermatangiophor) zahlreiche fertile Astwirtel angelegt.

5. Die Zellen dieser Wirteläste entsprechen weiblichen, bzw. männlichen Gametangien. Erstere sind, bis auf das Carpogon, steril geworden.

Wien, Botanisches Institut der Universität.

Literaturverzeichnis.

- 1) AGARDH, C. A.: *Spec. Alg.* II, 1828.
- 2) AGARDH, JAKOB: *Spec. Alg.* II.
- 3) ARESCHOUQ: *Nova Acta R. Soc. Scient. Upsaliensis* 1847.
- 4) BORNET: *Ann. de sc. nat.* 4^e série T. 11, Tab. 2.
- 5) BORNET, E.: *Les algues de P. K. A. Schousboe recoltées au Maroc et dans la Méditeranée, de 1815 à 1829.* Mém. de la Soc. nation. de Sciences naturelles et mathématiques de Cherbourg 1892.
- 6) BORNET et THURET: *Notes algologiques.* Paris 1876.
- 7) DAVIS: *The origin of the Archegonium.* Ann. of botany XVII, 1903.
- 8) GOEBEL: *Organographie der Pflanzen.* II. Aufl. Jena 1913.
- 9) GRUBB, V. M.: *The Male Organs of the Florideae.* Journ. of the Linnean Society Vol. 47 No. 314 1925.
- 10) HARTMANN, M.: *Die Konstitution der Protistenkerne usw.* Jena 1911.
- 11) HAUCK: *Die Meeresalgen Deutschlands und Österreichs.* Leipzig 1885.
- 12) HOLFERTY: *Bot. Gazette* Vol. 37 1904.
- 13) JANCZEWSKI: *Notes sur le développement du cystocarpe dans les Floridées.* Extrait des Mémoires de la Société nationale de Sciences naturelles de Cherbourg T. 20 1876.
- 14) KYLIN: *Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen.* Kungl. Svenska vetenskaps-akademiens handlingar Bd. 63 Nr. 11 1923. Stockholm.
- 15) —: *Über Spermothamnion roseolum (Ag.) PRINGSH. und Trailliella intricata BATTERS.* Bot. Not. 1916.
- 16) LEWIS: *Alternation of generations in certain Florideae.* Bot. Gaz. Vol. 53 1912. Chicago.
- 17) LYNGBYE: *Hydrophytologia Danica.*
- 18) NÄGELI: *Beitrag zur Morphologie und Systematik der Ceramiaceae.* München 1861.
- 19) OLTMANNS: *Morphologie und Biologie der Algen.* Jena 1922.
- 20) PRINGSHEIM: *Beiträge zur Morphologie der Meeresalgen.* Berlin 1861.

- 21) SCHENK: Über die Phylogenie der Archegoniaten und der Characeen. ENGLER's bot. Jahrb. Bd. 42 1908.
 - 22) SCHMITZ: Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. Berlin 1883.
 - 23) SVEDELIUS: Über die Homologie zwischen den männlichen und weiblichen Fortpflanzungsorganen der Florideen. Deutsche bot. Ges. Bd. 35 H. 3 1917.
 - 24) —: Das Problem des Generationswechsels bei den Florideen. Naturwissensch. Wochenschr. Bd. 15 H. 25 1916.
 - 25) SCHMITZ u. HAUPTFLEISCH: ENGLER u. PRANTL's Pflanzenfamilien. Leipzig 1897, I. Teil, II. Abteilung.
 - 26) SCHUSSNIG: Die Bedeutung der Cytologie für die Systematik der Protophyten. Wien 1923.
 - 27) —: Die systematische Stellung der Conjugaten. „Nuova Notarisia“ Ser. 36 1925.
 - 28) —: Betrachtungen über das System der niederen Pflanzen. Verh. d. Zool.-Bot. Ges. in Wien Bd. 74/75 1924/25.
 - 29) WETTSTEIN: Handbuch der systematischen Botanik. Wien 1923.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: [58_1927](#)

Autor(en)/Author(s): Schüssnig Bruno

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten 220-252](#)