

23. N. Svedelius: Über die Homologie zwischen den männlichen und weiblichen Fortpflanzungs-Organen der Florideen.

(Mit 4 Abb. im Text.)

(Eingegangen am 14. März 1917).

Bekanntlich ist man mehr und mehr zu der Auffassung gekommen, daß die zwei Arten von Geschlechtsorganen, wie verschieden sie, voll ausgebildet, innerhalb gewisser Pflanzengruppen auch erscheinen können, gleichwohl homolog sind, und in ihrem allgemeinen Bauplan lassen sich gewisse gemeinsame Züge verspüren, die ihrem gemeinsamen Ursprunge aus gleichförmig gebauten Gametangien entsprechen. Es ist besonders GOEBEL, der sich zum Anwalt einer derartigen Auffassung gemacht hat, indem er sie zuerst in seiner „Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane“ in SCHENKs bekanntem „Handbuch der Botanik“ (3, 1) vertrat und später in seiner „Organographie der Pflanzen“ (II. Auflage, 1, S. 129 ff.) weiter entwickelte. Eine derartige Homologie zwischen männlichen und weiblichen Organen ist ja sehr auffällig innerhalb der Gruppe der Phaeophyceen, wo ja alle Übergänge von vollkommen gleichen Gametangien zu wohldifferenzierten Oogonien und Antheridien nachgewiesen werden können. Nicht ganz so einfach gestalten sich die Verhältnisse bei Pteridophyten und Bryophyten, daß aber die Homologisierung von Antheridien und Archegonien doch nicht auf unüberwindliche Hindernisse stößt, geht aus GOEBELs Darstellung in der letztangeführten Arbeit (I, S. 130) hervor. Man hat sich ja in letzter Zeit auch an den Versuch herangewagt, Homologien geradezu zwischen den Gametangien der Phaeophyceen und den Antheridien und Archegonien der Archegoniaten aufzustellen.

Dagegen ist meines Wissens bisher nicht der Versuch gemacht worden, die Homologie zwischen dem Florideenspermatangium und dem Florideenkarpogon nachzuweisen. Dies scheint mir deshalb von einem gewissen Interesse sein zu können, weil wir jetzt im allgemeinen die Entwicklung dieser verschiedenen Organe kennen.

Dank SCHMITZ, dessen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Florideen ja in so vielen Hinsichten von größter Bedeutung für unsere Kenntnis dieser Pflanzengruppe gewesen sind,

wissen wir, daß die männlichen Organe der Florideen, die Spermangien, stets als Terminalzellen in speziellen Zellfadensystemen aufzufassen sind. Was die weiblichen Organe, die Karpogone, anbelangt, so war ihre Endzellennatur ja ohne weiteres schon vorher klar. Hiermit war also festgestellt, daß sowohl Spermangien als Karpogone auf homologe Weise angelegt werden. Lassen sich nun aber noch weitere Uebereinstimmungen nachweisen?

Mit der Feststellung, daß die Karpogone¹⁾ wenigstens während einer Phase ihres Lebens zweikernig sind, ist es klar, daß gute Gründe dafür vorliegen, die Trichogyne als eine umgewandelte Zelle aufzufassen, die speziell als Fangorgan für Spermation ausgebildet ist. Tatsächlich kommen z. B. innerhalb der Gattung *Batrachospermum* Trichogynenformen vor, bei denen die Natur der vollausgebildeten Trichogyne als einer besonderen Zelle ja ganz augenfällig ist. Diese

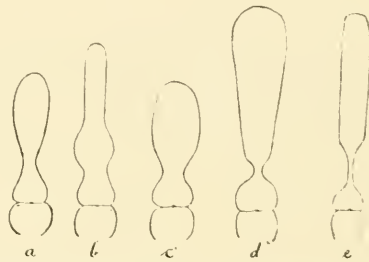


Abb. 1. Trichogynenformen bei *Batrachospermum* (nach KYLIN); a keulenförmig; b urnenförmig; c ellipsoidisch; d umgekehrt kegelförmig; e zylindrisch gestielt.

„keulenförmigen“ (Abb. 1, a), „urnenförmigen“ (b), „ellipsoidischen“ (c), „umgekehrt kegelförmigen“ (d) und „zylindrischen“ (e) *Batrachospermum*-Trichogynen haben ja alle eine dem Aeußeren nach deutliche und augenfällige Zellform.

Genau dasselbe ist der Fall mit jungen Karpogonanlagen anderer Florideen (vgl. Abb. 2), wo die Trichogynenanlage auf dem Zweikernstadium (2 a, b) noch eine deutliche Zellenform zeigt. Erst später nimmt ja die Trichogyne ihre bekannte Haarform an (2 c).

Es hat sein Interesse, in diesem Zusammenhang auch darauf hinzuweisen, daß KYLIN (Stud. üb. d. schwed. Arten d. Gatt. *Batra-*

¹⁾ Die einzige bekannte Ausnahme ist vielleicht *Batrachospermum moniliforme* nach einer ganz neulich von KYLIN im 2. Hefte (S. 155) dieser Berichte publizierten Untersuchung.

chospermum, S. 5) gefunden hat, daß innerhalb der *Batrachospermum*-gruppe *Moniliformia*, die durch ihre keulen- oder urnenförmige Trichogyne ausgezeichnet ist, die Keulenform, die ja der normalen Zellenform näher steht, das regelmäßige Jugendstadium auch für den langgestreckteren, urnenförmigen Typus ist. „Tritt die Befruchtung frühzeitig ein, findet diese Verlängerung nicht statt, je mehr aber die Befruchtung verzögert wird, je länger wird dieser obere zylindrische Teil der Trichogyne.“ Die gestreckte, mehr längliche Trichogynenform, d. h. der Normaltypus, ist also auch hier etwas Sekundäres, und der ganze oben geschilderte Verlauf der Trichogynenentwicklung scheint mir ein gutes Bild davon zu geben, wie

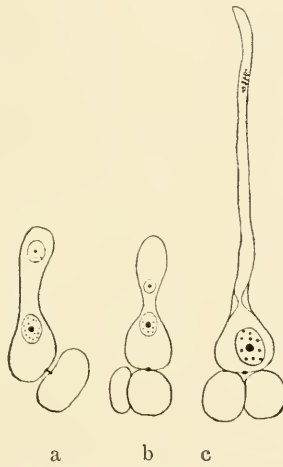


Abb. 2. Trichogynenentwicklung bei den Florideen (nach SVEDELIUS);
a *Delesseria*; b, c *Scinaia*.

man sich den Verlauf der phylogenetischen Entwicklung der Trichogyne der Florideen denken kann, d. h. wie aus einer gewöhnlichen Zelle ein haarähnliches Organ als Anhang zu der darunter sitzenden Zelle ausgebildet worden ist.

Bei den Florideen ist es auch auffallend, daß gerade auf der Grenze zwischen der Trichogyne und dem Basalteil des Karpogons Verdickungen in der Zellwand auf eine Weise auftreten, die an die Art und Weise der Zellwandbildung bei den Florideen erinnert. Die Wandbildung bei diesen Pflanzen geschieht ja im allgemeinen so, daß an der Stelle, wo die neue Zellwand zwischen zwei Zellen gebildet werden soll, gleichsam eine Ausbuchtung oder Anschwellung der alten Wand von allen Seiten her ringförmig geschieht, die mehr und

mehr zunimmt, bis schließlich nur ein fadenfeiner Durchgang offen bleibt, der zu der primären Verbindungspore wird, die ja stets zwischen zwei Florideenzellen, die sich aus einander entwickelt haben, vorhanden ist. Die Absperrung zwischen der Trichogyne und dem Basalteil des Karpogons wird zwar erst vollständig, wenn die Befruchtung geschehen ist, worauf die Trichogyne abfällt, nachdem sie ihre Aufgabe im Leben der Pflanze erfüllt hat. Diese ganze Prozedur ist indessen ungefähr so wie eine Zellbildung vor sich gegangen, wonach die Zelle, die Trichogyne, abgeschnürt worden ist. Dies spricht ja auch für die Zellnatur der Trichogyne.

In diesem Zusammenhang ist jedoch darauf hinzuweisen, daß das hier oben Angeführte, soweit bekannt, nur für die eigentlichen Florideen gilt. Dagegen ist es höchst unsicher, ob die Trichogynbildungen der Bangiaceengruppe als umgewandelte Zellen aufgefaßt werden können. Die Bildungen, die bei den Bangiales funktionell den Trichogynen der eigentlichen Florideen entsprechen, werden auf ziemlich verschiedene Weise ausgebildet. BERTHOLD und besonders JOFFÉ (*Observations sur la fécond. d. Bangiacées*, 1896) haben diese Bildungen studiert und gute Abbildungen davon geliefert (vgl. auch ENGLER und PRANTL, Nachtr. zu I, 2, S. 1921). Sie entstehen in der Weise, daß erst, wenn die eigentliche Karpogonzelle bereits ihre volle Entwicklung erreicht hat, ein kleiner papillenartiger Vorsprung sich ausbildet, der sich später zu dem fadenförmigen Fortsatz entwickelt, welcher zu dem Auffangorgan der Spermastien wird. Die Zytologie ist zwar unbekannt, die Verschiedenheit der Anlegungsweise ist jedoch ganz auffallend, verglichen mit der der eigentlichen Florideen. Bei diesen letzteren wird die Trichogyne sozusagen gleich von Anfang an gleichzeitig mit dem Basalteil des Karpogons angelegt, und sie hat in ihrem frühesten Stadium Zellform, eigenen Kern usw., d. h. ist ganz deutlich gleichwertig mit der Basalzelle. Bei den Bangiales ist die Trichogyne dagegen ein später hinzugekommener papillenartiger Auswuchs. Ob wirklich diese verschiedenen Organe sich morphologisch homologisieren lassen, scheint mir nach den entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten der letzten Jahre über die Florideen ziemlich unsicher. Die Sache ist jedenfalls nicht so klar, wie sie mir schien, als ich vor nahezu zehn Jahren meinen Nachtrag zu den Florideen in ENGLER und PRANTL (Nachtr. I, 2, S. 192) schrieb. Vielleicht sind die Karpogone der Bangiales-Gruppe und der eigentlichen Florideen eher als Analogien denn als Homologien aufzufassen. In diesem Zusammenhang kann ja darauf hingewiesen werden, daß auch bei anderen Algen, die keine Verwandtschaft mit den Florideen besitzen, z. B. *Coleochaete*, Trichogynen an den weib-

lichen Organen vorkommen. Dies spricht ja dafür, daß reine Analogien nicht ganz ausgeschlossen sind, und die Beweisführung, die ich oben für die Auffassung des Karpogons als eines Zweizellenkomplexes zu entwickeln versucht habe, gilt also nur für die eigentlichen Florideen, nicht aber für die Bangiales.

Wo finden sich nun bei den männlichen Organen die Homologien zu der Trichogyne mit dem Trichogynenkern und der Basalzelle des Karpogons mit dem Eikern? Da die Spermatangien einkernig sind, kann es ja zunächst scheinen, als müßte eine solche Homologisierung auf unüberwindliche Hindernisse stoßen. Studiert man aber die verschiedenen Typen der Entwicklungsgeschichte der Spermatangien, so findet man bald, daß ihre Entwicklung oft aufs engste mit der Zelle zusammenhängt, die ich als Spermatangiummutterzelle bezeichnet habe (vgl. Bau u. Entw. *Martensia*, S. 72), d. h. die Zelle, die direkt das Spermatangium absondert (= „la cellule anthéridifère“ nach GUIGNARD). Diese Spermatangiummutterzelle weicht bei den meisten höheren Florideen höchst wesentlich von den anderen umliegenden vegetativen Zellen ab, so daß man nicht umhin kann, zu bemerken, daß sie weit mehr mit der fruktifikativen als mit der rein vegetativen Sphäre zusammenzugehören scheint.

In einer früheren Arbeit (Bau u. Entwickl. d. Florideengatt. *Martensia*, S. 71) habe ich verschiedene Typen unter den Florideen eben bezüglich des Entwicklungsgrades der Spermatangiummutterzelle zu unterscheiden versucht, wobei ich betont habe, daß nur bei den ursprünglichsten Florideen, z. B. *Batrachospermum*, die Spermatangiummutterzelle weder der Form noch dem Inhalt nach von den übrigen vegetativen Zellen abweicht. Dies ist jedoch etwas, was bei dieser Gruppe in gewissem Grade auch als für das Spermatangium und das Karpogon selbst geltend bezeichnet werden kann, da die jungen Anlagen sowohl des einen als des anderen Chromatophoren haben, ganz wie die rein vegetativen Zellen. Man erhält hier den Eindruck, daß vegetative Assimilationszellen in Fortpflanzungsorgane umschlagen. Bei allen anderen höherer Florideen weichen dagegen die Spermatangiummutterzellen sowohl hinsichtlich der Form als des Inhalts von den übrigen vegetativen Zellen ab.

Bei *Martensia* z. B. (a. a. O. Tafel 4, 1—6) bildet jede Spermatangiummutterzelle (*spm*) mit ihrem Spermatangium einen von den übrigen Zellen sehr distinkten Zweizellenkomplex (Abb. 3). Das gleiche ist bei *Delesseria* (vgl. SVEDELIUS, Spermienbildung bei *Delesseria*, S. 247, Fig. 8, 9, 11, und besonders Textfig. 3) der Fall, wo jedoch der Zweizellenkomplex

oft zu einem Dreizellenkomplex wird (Abb. 4, d), indem zwei oder sogar mehrere Spermatangien von derselben Mutterzelle aus gebildet werden. Dies letztere scheint die Regel zu bilden bei *Polysiphonia* und *Rhodomela* u. a. Für den Fall, daß Spermatangium und Mutterzelle einen Zweizellenkomplex bilden (*Martensia*, *Delesseria*), scheint mir nun die Homologie mit dem Karpogon ziemlich klar. Betrachten

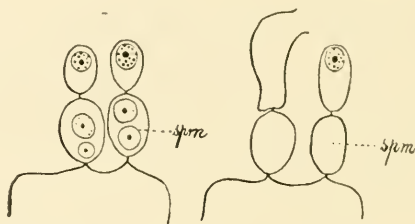


Abb. 3. Spermatangienentwicklung bei *Martensia*; spm, Spermatangiummutterzelle

wir die Entwicklung z. B. bei *Delesseria*. In einem gewissen Entwicklungsstadium dieses Komplexes trifft man stets ein Bild an wie in Abb. 4 a. Eine langgestreckte Oberflächenzelle ist auf dem Wege sich zu teilen, die Kernteilung ist geschehen, die Wandbildung beginnt und tritt als eine Verengung nach der Basis hinab hervor. Im Stadium 4 b, c ist die Teilung vollendet, und das langgestreckte Spermatangium

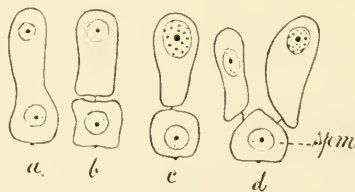


Abb. 4. Spermatangienentwicklung bei *Delesseria*; spm, Spermatangiummutterzelle.

ist vollständig von der basalen Spermatangiummutterzelle abgetrennt. Vergleicht man nun diese Entwicklung mit der des Karpogons, so scheint mir das Zweizellenstadium des Karpogons (Abb. 2a, b) dem Stadium in Abb. 4 a zu entsprechen, bei der Karpogonentwicklung tritt aber keine vollständige Zellteilung ein, d. h. die Trichogyne wird als Zelle erst nach der Befruchtung abgeschnürt. Nach dieser

Auffassung wäre also bei den höheren Florideen das Karpogon mit Trichogyne, mit Spermatangiummutterzelle + Spermatangium zu homologisieren. Die Spermatangiummutterzelle entspricht dem Basalteil des Karpogons mit dem Eikern homolog dem Kern der Spermatangiummutterzelle, und der Spermatiumkern wäre also homolog dem Trichogynenkern. Daß nun in zahlreichen Fällen — oft vielleicht geradezu der Regel nach — die Spermatangiummutterzelle zwei oder mehrere Spermatangien gleichzeitig neben einander absondert, scheint mir die Homologie nicht erschüttern zu brauchen. Dies kann seine Erklärung als etwas später Hinzugekommenes erhalten, was ja mit einer bei den Organismen im allgemeinen gewöhnlichen Tendenz in Verbindung steht, bei eintretender Heterogamie die Anzahl der männlichen Fortpflanzungskörper zu vermehren. Es ist ja ein durchgehender Zug, daß, während die weiblichen Gameten an Größe zu- und an Zahl abnehmen, eher das Gegenteil betreffs der männlichen Gameten der Fall ist.

Als eine andere solche Tendenz zu einer Vermehrung der männlichen Gameten fasse ich auch die Teilung des Spermatiumkernes auf, die bei einigen ursprünglicheren Florideen, wie z. B. *Batrachospermum* und *Nemalion*, beobachtet worden ist. Bei diesen werden im Spermatium, nachdem es auf die Trichogyne gelangt ist, zwei Kerne ausgebildet, von denen jedoch nur der eine zu funktionieren scheint. Ob dies etwas Ursprüngliches oder etwas Reduziertes ist, läßt sich nicht entscheiden. Es ist jedenfalls nur eine Kernteilung, nicht eine Zellteilung und scheint mir seine Erklärung in der erwähnten Tendenz zu erhalten, daß bei Heterogamie die Anzahl der männlichen Gameten vermehrt wird.

Dieses Prinzip kann ja auch auf die Weise realisiert werden, daß, wie bei *Martensia* (Fig. 3), sukzessiv zwei Spermatangien nacheinander abgeschnürt werden. Daß demnach nur eine Trichogyne von der Basalzelle des Karpogons abgeschnürt wird, während oft mehrere Spermatangien auf verschiedene Weise von der Spermatangiummutterzelle abgeschnürt werden, scheint mir nicht notwendig eine Aufhebung der Homologie bedeuten zu müssen. Ich erinnere daran, daß in der Literatur (vgl. z. B. ATKINSON, Lemnaceae, Taf. VIII, Fig. 38, BRANNON, *Grinnellia*, Taf. II, Fig. 17, und KURSSANOW, Beitr. zur Cytologie d. Florideen, Taf. II, Fig. 32) Karpogone mit verzweigten Trichogynen erwähnt worden sind. Diese Fälle — besonders die von BRANNON und KURSSANOW erwähnten — scheinen mir indessen auch als Karpogone mit mehreren Trichogynen aufgefaßt werden zu können. Die Zytologie

ist ja zwar in diesen Fällen nicht bekannt, derartige Bildungen deuten ja aber doch darauf, daß vereinzelt etwas, was der Abschnürung mehrerer Spermatangien seitens der Spermatangiummutterzelle entspricht, auch bei den Karpogonen eintreffen kann. Es scheinen mir also der Homologisierung der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane, jedenfalls bei den höheren Florideen, keine unüberwindlichen Schwierigkeiten entgegenzustehen, wenn man nur daran festhält, das Karpogon als zweizellig aufzufassen, d. h. die Trichogyne als eine besondere Zelle betrachtet und außerdem nicht nur das Spermatangium selbst, sondern auch die Spermatangiummutterzelle berücksichtigt.

Diese Zweizellenkomplexe scheinen mir also homolog. Bei der Entwicklung der weiblichen Organe (Karpogon + Trichogyne) wird der Schwerpunkt in die basale Zelle dieses Komplexes verlegt, deren Kern zum ♀-Gameten wird, bei der Entwicklung der männlichen Organe (Spermatangiummutterzelle + Spermatangium) wird dagegen umgekehrt die obere Zelle die wichtigste, und ihr Kern wird zum ♂-Gametenkern.

Ob nun diese Homologisierung sich konsequent innerhalb aller Florideengruppen durchführen läßt, muß die Zukunft ausweisen, wenn unsere Kenntnis ihrer Entwicklungsgeschichte vollständiger geworden ist. Daß sie sich jedoch bereits jetzt für verschiedene Typen innerhalb der Florideen nachweisen läßt, scheint mir von einem gewissen theoretischen Interesse zu sein, da es sich auf diese Weise zeigt, daß die Florideen in dieser Hinsicht mit den anderen Pflanzengruppen übereinstimmen, und daß demnach die Homologisierung der beiderlei Gametangien allgemeine Gültigkeit innerhalb des Pflanzenreichs zu besitzen scheint.

Botanisches Institut, Upsala (Schweden), März 1917.

Literaturverzeichnis.

- ATKINSON, G. F., Monograph of the Lemnaceae of the United States. — Annals of Botany, Vol. 4, London 1889—91.
- BERTHOLD, Die Bangiaceen des Golfes von Neapel etc. — Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 1882.
- BRANNON, M. A., The Structure and Development of *Grinnellia americana* Harv. — Annals of Botany, Vol. 11, London 1897.
- GOEBEL, K., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. — SCHENKS Handbuch der Botanik, III, 1, Breslau 1884.
- — Organographie der Pflanzen, I., 2. Aufl., Jena 1913.
- JOFFE, R., Observations sur la fécondation des Bangiacées. — Bull. Soc. Bot. France, T. 43, 1896.

- KURSSANOW, L., Beiträge zur Cytologie der Florideen. — Flora od. allgem. bot. Zeitung, Bd. 99, Jena 1909.
- KYLIN, H., Studien über die schwed. Arten der Gattungen *Batrachospermum* Roth und *Sirodotia* nov. gen. — Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsalien-sis, Ser. IV, Vol. 3, Nr. 3, Upsala 1912.
- SCHMITZ, FR., und HAUPTFLEISCH, T., Rhodophyceae. — ENGLER und PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I, 2, Leipzig 1897.
- SVEDELIUS, N., Ueber den Bau und die Entwicklung der Florideengattung *Martensia*. — K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. 43, N. 7, Upsala 1908.
- — Rhodophyceae. — ENGLER und PRANTL Die natürlichen Pflanzenfamilien. Nachträge zum I. Teil, Abt. 2, Leipzig 1911.
- — Ueber die Spermatienbildung bei *Delesseria sanguinea*. — Svensk Bot. Tidskrift, Bd. 6, Stockholm 1912.
- — Ueber die Zystokarpiebildung bei *Delesseria sanguinea*. — Ibidem, Bd. 8, Stockholm 1914.

24. G. Tischler: Über die Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Embryosacks von *Lythrum Salicaria*.

(Mit Tafel IV.)

(Eingegangen am 15. März 1917.)

Die zusammenfassende Arbeit von PALM (1915) hat von neuem die allgemeine Aufmerksamkeit auf die Tatsache gelenkt, daß der 4-kernige Embryosack der Angiospermen in verschiedenen Pflanzenfamilien unabhängig voneinander und auf verschiedene Weise zustande gekommen ist. Man kann mit dem schwedischen Autor folgende Fälle unterscheiden:

1. Die Euphorbiaceen *Codiaeum* und *Ceramanthus* (ARNOLDI 1912). Von den 4 Tetradenabkömmlingen der Embryosack-Mutterzellen entwickelt sich der unterste zum Embryosack. Der primäre Kern teilt sich hier in 2 Teilungsschritten. Die so entstandenen 4 Kerne begeben sich nach dem Mikropylarende und werden dort zu den Kernen des Eiapparates und dem einzigen Polkerne. — Durch *Peditanthus tithymaloides* wird dieser Typus mit dem 8-kernigen „Normaltypus“ verknüpft. Hier ist schließlich auch ein 4-kerniger Embryosack, aber zuvor war der Versuch einer Antipodenbildung doch noch gemacht (p. 144). Bei der Gattung *Glochidion* finden sich selbst alle 8 Kerne vor; aber die 3 Antipodalkerne sterben

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Svedelius Nils

Artikel/Article: [Über die Homologie zwischen den männlichen und weiblichen Fortpflanzungs-Organen der Florideen. 225-233](#)