

# Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

**Dr. K. Goebel**

und

**Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

---

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

---

**Bd. XXX.**

**15. Oktober 1910.**

**№ 20.**

---

Inhalt: Goebel, Ueber sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. — Woltereck, Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden (Verh. deutsche zool. Ges. 1909). — Gaidukov, Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in der Biologie und in der Medizin.

---

## Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen.

(Mit 34 Abbildungen im Text.)

Von K. Goebel.

In früheren Abhandlungen<sup>1)</sup> habe ich die Homologie zwischen der Bildung der männlichen und der weiblichen Sexualorgane nachzuweisen versucht. Arbeiten anderer Autoren<sup>2)</sup> haben die dort gegebenen Ausführungen bestätigt und weiter ausgeführt.

Im Anschluss daran ist es vielleicht nicht ohne Interesse, hier ein weiteres Problem, oder vielmehr eine Gruppe von Problemen zu besprechen, über welches ich in der botanischen Literatur keine zusammenfassende Behandlung habe finden können. Es ist das des sexuellen Dimorphismus, d. h. die Tatsache, dass die sexuelle Differenz sich nicht nur erstreckt auf die Sexualorgane selbst, sondern auch auf die Teile des Organismus, welche die Sexualorgane hervorbringen, eventuell, bei diözischen Pflanzen, auf den ganzen Pflanzenstock.

---

1) Goebel, Vergl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane (Schenk's Handbuch der Botanik, II (1883), p. 413, „Über Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Sexualorgane“, Flora, 90. Bd. (1902), p. 279.

2) Vgl. z. B. Davis, The origin of the Archegonium (Annals of botany 1903); Schenck, Über die Phylogenie der Archegoniaten und der Characeen (Engler's Bot. Jahrb. XLII. 1908).

Dabei sei zweierlei von vornherein bemerkt: Einmal: bei Tieren ist der sexuelle Dimorphismus viel häufiger, weil Zwitter hier (wenigstens bei den höheren Gruppen) verhältnismäßig selten sind. Bei den Pflanzen dagegen ist (namentlich bei den höheren Gruppen) Zwitterbildung vorherrschend, und wo eine Trennung der Geschlechter eingetreten ist, ist sie z. B. bei den Samenpflanzen häufig eine sekundäre und nicht immer konstante. Wir werden also schon aus diesem Grunde einen weniger scharf ausgesprochenen Sexualdimorphismus erwarten dürfen<sup>3)</sup>. Zweitens sei erwähnt, dass wir als sexuell differenziert auch die Blüten der höheren Pflanzen betrachten wollen. Streng genommen gehören sie ja der ungeschlechtlichen (diploiden) Generation an; wo aber Mikrosporen und Makrosporen ausgebildet werden, also schon in der Sporangienbildung ein Dimorphismus hervortritt, sind auch die Organe, welche die Mikro- und Makrosporangien hervorbringen, meist verschieden; es greift also die Sexualdifferenz auch auf die „ungeschlechtliche“ Generation über.

Gerade an den Blüten lassen sich die hier zu erörternden Fragen am leichtesten darlegen. Männliche und weibliche Blüten (und Blütenstände) unterscheiden sich oft durch Zahl, Stellung und Ausstattung. Sind diese Verschiedenheiten verständlich als im Zusammenhang stehend mit der verschiedenen Funktion der beiderlei Blüten (oder Blütenstände)? Vielfach ist diese Frage ja leicht zu beantworten, namentlich dann, wenn die weiblichen Blüten Einrichtungen zum Schutz der heranreifenden oder zur Verbreitung der fertigen Früchte aufweisen. So ist z. B. bei *Eriocaulon nautiliforme*<sup>4)</sup> das hintere Perigonblatt der weiblichen Blüten nautilusförmig aufgeblasen und klebt der Frucht an, für die es einen Schwimmapparat darstellt. Ebenso ist die Verschiedenheit der männlichen und der weiblichen Blütenstände des Hopfens (*Humulus Lupulus*) teleologisch ohne weiteres ausdeutbar. Aber in nicht wenigen Fällen versagt die teleologische Auffassung; namentlich die oft geäußerte Formel, dass nutzlos gewordene Organe verkümmern. Es wird unten zu erwähnen sein, dass z. B. auch männliche Blüten von Kompositen einen „Pappus“ anlegen, obwohl hier ein Flugapparat natürlich nicht von Bedeutung sein kann. Auch die Verschiedenheit in den Zahlenverhältnissen der Blütenhülle männlicher und weiblicher *Begonia*-Blüten u. a. ist nicht als Anpassungsmerkmal zu betrachten.

Ob nun solche Merkmale sich nachweisen lassen oder nicht, jedenfalls knüpft sich an den sexuellen Dimorphismus von Blüten

3) Selbstverständlich fehlen bei den festgewurzelten Pflanzen auch alle Einrichtungen zum Erreichen der (und zum Kampf um die) Weibchen, wie sie bei Tieren in so reicher Mannigfaltigkeit auftreten.

4) Vgl. Lecomte, Journal de botanique Juni 1908.

die weitere Frage: welche Veränderungen sind dem ursprünglichen zwitterigen Zustand gegenüber vor sich gegangen?

Haben sich beide Blütenformen verändert oder nur eine, und, falls ersteres der Fall ist, ging die Veränderung bei männlichen und weiblichen Blüten in gleicher oder verschiedener Richtung vor sich?

Eine dritte Kategorie von Fragen bezieht sich auf die Ursachen der Verschiedenheit. Diese ist naturgemäß am schwierigsten zu beantworten. Man wird sich bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse schon begnügen müssen, wenn man für die beiden ersten Fragen Anhaltspunkte findet, welche dann auch für die Versuche die dritte zu erforschen von Bedeutung sein können. Bei diözischen Pflanzen kann es sich dabei handeln um Verschiedenheiten der ganzen Pflanzen, bei monözischen um solche in der Anordnung und Ausbildung der beiden Geschlechtsformen.

I. Was die Verschiedenheit von Männchen und Weibchen bei diözischen Pflanzen anbelangt, so sei hier nur wenig angeführt, zumal eingehende eigene Untersuchungen darüber mir nicht zu Gebote stehen. Keine Differenz zwischen männlichen und weiblichen Pflanzen besteht z. B. bei den diözischen („heterothallischen“) *Mucorineen* — man kann dem Myzel nicht ansehen, ob es „männlich“ oder „weiblich“ ist, zumal auch die Sexualorgane selbst ganz gleich sind. Nach Blakeslee's Vorschlag spricht man deshalb von  $\pm$  und — Myzelien.

In anderen Verwandtschaftskreisen lässt sich wohl im allgemeinen sagen, dass, wo Verschiedenheiten vorkommen, die weiblichen Pflanzen die kräftigeren und langlebigeren sind<sup>5)</sup>. Indes ist hervorzuheben, dass der Vergleich natürlich nur vor der Befruchtung (also präfloral) und zwischen unter denselben äußeren Bedingungen gewachsenen Pflanzen stattfinden darf, denn nach der Befruchtung (postfloral) entwickeln sich die weiblichen Pflanzen bezw. Blütenstände weiter, während die männlichen zugrunde gehen. Als Beispiel möge *Petasites niveus* dienen (Fig. 1).

Tiefgreifende präflorale Verschiedenheiten zwischen Männchen und Weibchen sind bei Samenpflanzen nur selten anzutreffen. Darwin<sup>6)</sup> erwähnt einen solchen Fall. „Es ist eine gegenwärtig unerklärliche Tatsache, dass bei einigen diözischen Pflanzen, von

5) Marian North sagt, dass auf den Seychellen die männlichen Exemplare der bekannten Palme *Lodoicea Seychellarum* größer seien als die weiblichen. Derartige allgemeine Angaben lassen sich indes nicht verwenden. Es wäre z. B. möglich, dass die weiblichen Exemplare in ihrem Wachstum infolge der Fruchtbildung zurückbleiben. Man müsste also männliche und weibliche, unter denselben Ernährungsverhältnissen gewachsene Exemplare zur Zeit der ersten Blütenbildung vergleichen (M. North, recollections of a happy life II, p. 289).

6) Ch. Darwin, Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art (Übers. von J. V. Carus), 1877, p. 9.

denen die *Restiaceae* von Australien und dem Kap der guten Hoffnung das auffallendste Beispiel darbieten, die Verschiedenartigkeit der Geschlechter die ganze Pflanze in einer solchen Ausdehnung



Fig. 1. *Petasites nireus*. Links männlicher, rechts weiblicher (in Fruchtbildung begriffener) Blütenstand, beide gleichstark verkleinert.

affiziert hat (wie ich von Mr. Thiselton Dyer höre), dass Mr. Bentham und Professor Oliver es häufig unmöglich gefunden haben, die männlichen und weiblichen Exemplare einer und derselben Spezies zusammenzubringen“. Es wäre um so interessanter, über diesen Fall Näheres zu erfahren<sup>7)</sup>, als er offenbar ein ziemlich vereinzelter ist. Denn es ist mir zweifelhaft, ob die für andere diözische Pflanzen angegebenen Verschiedenheiten wirklich allgemein zutreffende sind.

Eines der am öftesten erörterten Beispiele bietet der Hanf, *Cannabis sativa*. Bekannt ist ja, dass man im Mittelalter die männlichen Pflanzen, weil sie oft zarter und kleiner<sup>8)</sup> sind als die weiblichen, für letztere hielt (aus missverständlicher Analogie mit tierischen Verhältnissen), daher die Bezeichnung „femeln“ für

das Ausjäten der männlichen Pflanzen. Diese schließen ihr Wachs-

7) Namentlich darüber, ob sich die Verschiedenheit nur auf die Blütenstände oder die ganzen Pflanzen bezieht. Ersteres erscheint zunächst wahrscheinlicher.

8) Wobei präflorales und postflorales Verhalten nicht unterschieden wurden.



tum oft früher durch Blütenbildung ab als die weiblichen und bleiben demgemäß meist kleiner, haben auch durchschnittlich schmalere und weniger reich gegliederte Blätter als die weiblichen.

Heyer<sup>9)</sup> findet, dass die männlichen Pflanzen schlanker sind als die weiblichen (mit längeren Internodien), dass ihre Blätter im Beginn der Blütezeit eine dunklere Farbe haben als die weiblichen, während es am Ende der Blütezeit umgekehrt sei.

Indes scheint es fraglich, ob es wirklich konstante präflorale Verschiedenheiten zwischen männlichen und weiblichen Hanfpflanzen gibt oder nur quantitative, speziell eine verschiedene Reaktionsfähigkeit den äußeren Wachstumsbedingungen gegenüber. Mir selbst liegen darüber keine eingehenden Beobachtungen vor; ich kann nur sagen, dass einzelne Pflanzen, die ich vor der Blütezeit für weibliche hielt, männlich waren (dass also gut ernährte männliche Pflanzen eine bedeutende Höhe [fast 2 m] erreichen können). Es wäre zu untersuchen, ob derartige Pflanzen vielleicht (wie dies gelegentlich vorkommt) auch weibliche Blüten hervorbringen. Einen stets deutlichen präfloralen Dimorphismus konnte ich also nicht wahrnehmen. Ich gebe aber gerne zu, dass eine genaue Prüfung vielleicht sichere Trennungsmerkmale ergeben wird. Einstweilen scheint mir das Vorhandensein von solchen auch bei diözischen Holzpflanzen noch unsicher.

Wenn z. B. Blakeslee<sup>10)</sup> meint, bei „*Populus pyramidalis*“ sei eine auffallende Sexualdifferenz vorhanden, da die männlichen Exemplare pyramidal, die weiblichen dagegen mit einer flacheren Krone versehen seien, so ist dies ein Irrtum; die Pyramidenpappel ist zweifellos nicht einfach die männliche, sondern eine Mutationsform von *P. nigra*, die meist nur in der männlichen Form vorhanden ist. Es kommen aber auch weibliche Pyramidenpappeln vor, und jedenfalls hat die Wuchsform nichts mit der Geschlechtsdifferenz zu tun. Auch sonst scheinen mir die Angaben über weibliche und männliche Holzpflanzen ziemlich fraglich. Ich habe bis jetzt wenigstens niemand getroffen, der mir bei einem nicht blühenden (resp. fruchtenden) *Taxus*<sup>11)</sup>, *Juniperus*, *Cycas* das Geschlecht angeben konnte. Und wenn angegeben wird, dass bei *Ailanthus glandulosa* der männliche Baum schlanker und reichlicher verzweigt sei als der weibliche, dass er bei *Ginkgo* eine länger gestreckte Krone und weiter abstehende Zweige habe<sup>12)</sup>, während die weib-

9) Heyer, Untersuchungen über das Verhalten der Geschlechter etc. Dissert. Halle 1884.

10) Blakeslee, Differentiation of sex in Thallus, Gametophyte und Sporophyte, Botanical gazette vol. XLII (1906).

11) *Taxus* ist bekanntlich nicht selten auch monözisch, was auch bei *Juniperus* — aber nur ausnahmsweise — vorkommt. Vgl. Renner, Über Zwitterblüten bei *Juniperus communis*. Flora, 93 (1904), p. 297.

12) Heyer a. a. O. Nach Fuji haben die männlichen Exemplare stärker

lichen Pflanzen dichter gedungen und schattiger seien, so wird sich fragen, ob diese Angaben allgemeine Gültigkeit haben.

Bei Bryophyten und Thallophyten sind Fälle von sexuellem Dimorphismus häufiger.

Bekannt sind z. B. die „Zwergmännchen“ mancher Moose. Ich möchte in dieser Beziehung auf früher Gesagtes hinweisen<sup>13)</sup>.

Auch bei den diözischen Characeen wird angegeben<sup>14)</sup>, dass die weiblichen Pflanzen oft größer und stärker entwickelt seien als die männlichen und bei den einjährigen länger am Leben bleiben.

Ganz besonders bezeichnend sind ja die bei manchen Oedogonien vorkommenden „Zwergmännchen“ und ebenso die ungemein stark rückgebildeten männlichen Prothallien der heterosporen Pteridophyten.

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass äußerlich sichtbare<sup>15)</sup> sekundäre Geschlechtsdifferenzen bei diözischen Pflanzen vorhanden sein können, aber nicht vorhanden sein müssen. Sie sprechen sich dann vielfach darin aus, dass die männlichen Pflanzen kleiner, weniger kräftig entwickelt sind als die weiblichen (während der umgekehrte Fall, von zufälligen Erscheinungen abgesehen, nie auftritt), und das um so mehr, in einem je früheren Stadium der Entwicklung die Bildung der Sexualorgane eintritt. Dies ist aber bei den männlichen Pflanzen deshalb möglich, weil die männlichen Sexualorgane an das Vorhandensein von Baustoffen — wie wenigstens in einigen Fällen nachgewiesen ist — geringere Ansprüche stellen als die weiblichen (vgl. unten über Farnprothallien). Dasselbe Prinzip tritt vielfach auch zutage, wenn wir die Beschaffenheit nicht der ganzen Pflanze, sondern der Teile, welche die Sexualorgane hervorbringen, betrachten, namentlich auch bei monözischen Pflanzen.

## II.

Aus der großen Gruppe der Thallophyten möchte ich hier zunächst die Characeen herausgreifen. Sie können als Beispiel dafür dienen, dass männliche und weibliche Organe sich durch ihre Stellung am Vegetationskörper unterscheiden in der Art, dass die weiblichen an den Stellen stehen, welche für die Zufuhr von Baustoffen die günstigsten sind.

Früher folgerte man aus der verschiedenen Stellung der Antheridien und der Oogonien der Characeen sogar eine verschiedene „morphologische Bedeutung“ beider Organe. Man hielt die Anthe-

aufsteigende Zweige als die weiblichen. Zitiert bei Lotsy, Vorträge über botan. Stammesgeschichte, II, p. 779.

13) Goebel, Archegoniatenstudien X (Flora, 96. Bd, 1906, p. 55 ff.).

14) Migula, Die Characeen. Leipzig 1897, p. 51.

15) Inwieferne bei diözischen Pflanzen Verschiedenheiten im Zellkernbau auftreten, ist unbekannt.

ridien für umgebildete Blättchen, die Oogonien für umgebildete Sprosse. Zweifellos sind indes beiderlei Organe auch hier homolog<sup>16)</sup>. In ihrer Stellung unterscheiden sie sich vor allem dadurch, dass die Oogonien stets unmittelbar aus einem Knoten entspringen (so das Oogonium *O* in Fig. 2 an dem Knoten des „Blattes“ *b*), während die Antheridien das Ende am Blättchen einzunehmen pflegen, wenn also die abgebildete *Nitella tenuissima* nicht diözisch wäre, würde ein Antheridium am Ende von *b* stehen können.

Nun sind die Knoten der Characeen die Stellen, an denen die Neubildungen stattfinden (Bildung von „Blättchen“, Seitenzweigen etc.), die Stellen also, wo eine Anhäufung von Baustoffen eintritt. Diese können, da die Oogonien an den Knoten stehen, auf kürzestem Weg in die Eizellen geschafft werden; tatsächlich zeichnen sich ja auch die befruchteten Eizellen der Characeen durch eine sehr starke Anhäufung an Reservestoffen aus.

Obwohl mehrere Beispiele für dasselbe Verhalten — verschiedene Stellung männlicher und weiblicher Organe — bei höheren Pflanzen im Verlaufe der Darstellung noch hervortreten werden, mag doch hier schon auf ihre weite Verbreitung hingewiesen werden<sup>17)</sup>.

Bei *Pinus* stehen die weiblichen Blüten an Stelle der Langtriebe, die männlichen an Stelle der Kurztriebe (dass die Langtriebe die besser ernährten sind, ist unzweifelhaft).

Ähnlich ist es bei *Quercus*, wo die weiblichen Blütenstände im oberen, die männlichen im unteren Teil des Jahrestriebes entspringen, entsprechend der Tatsache, dass die vegetativen Knospen um so kräftiger sind, je näher sie der Spitze des Jahrestriebes liegen. Dementsprechend können an schwächlichen Trieben die männlichen Blütenstände auch allein auftreten. Ganz entsprechend verhält sich auch *Juglans regia*. Die weiblichen Blütenstände treten hier als Abschluss der Jahrestriebe, die männlichen seitlich am vorjährigen Trieb auf. Meehan<sup>18)</sup> gibt für *Juglans nigra* dreierlei

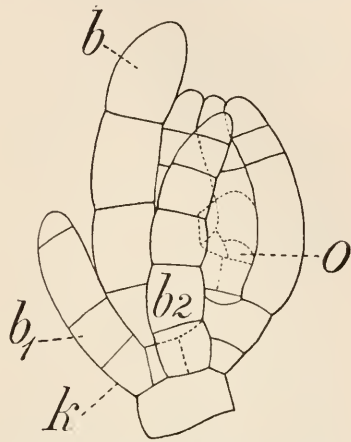


Fig. 2. *Nitella tenuissima*. Blättchen *b*, an dessen Basalknoten ein Oogonium *O* (Wendungszellen punktiert) und die Blättchen *b*<sub>1</sub> und *b*<sub>2</sub> entspringen.

16) Goebel, Vergl. Entwicklungsgeschichte p. 418 und die dort angeführte Literatur.

17) Vgl. Goebel, Organographie, p. 654.

18) Th. Meehan, Law of sex in *Juglans nigra*. Proceed. of the academy of nat. Science, Philadelphia 1873, p. 291.

Knospen an. Die größten liefern die Sprosse, welche zur Fortsetzung des holzigen Gerüsts des Baumes dienen; andere weniger kräftige<sup>19)</sup> schließen mit weiblichen Blütenständen ab, noch schwächere blühen gar nicht oder männlich. Von diesen klar liegenden Fällen aus werden auch andere zu beurteilen sein, nur muss man im Auge behalten, dass es bei der Verschiedenheit in der Stellung männlicher und weiblicher Blüten (oder Blütenstände) nicht bloß auf örtliche Verschiedenheiten, sondern auf Ernährungsdifferenzen ankommt. Nicht immer ist z. B. die Spitze eines Sprosses der in der Nahrungszufuhr begünstigte Teil, wie in den soeben angeführten Beispielen, namentlich bei Sprossen von begrenztem Wachstum können Seitenknospen infolge der Erstarkung der Pflanze unter günstigeren Ernährungsbedingungen als die Endknospen stehen. Solche Fälle werden z. B. für *Funaria*, *Zea Mais* u. a. anzuführen sein.

Auch ist die Stellungsverschiedenheit zwischen männlichen und weiblichen Blüten nicht bei allen Pflanzen eine konstante. Wie Wittrock<sup>20)</sup> gezeigt hat, kommen bei *Acer platanoides* fünf verschiedenartige Inflorescenzen vor: 1. solche, welche nur weibliche Blüten haben, 2. solche, bei denen die zuerst entwickelten Blüten weiblich und die später entwickelten männlich sind (der häufigste Fall), 3. solche, bei denen die zuerst entwickelte Blüte (die Gipfelblüte) männlich ist, die folgenden sind teils männlich, teils weiblich, die zuletzt auftretenden meist männlich, 4. solche, bei welchen die zuerst entwickelten Blüten männlich und die später entwickelten weiblich sind, 5. solche, die nur männliche Blüten zeigen. Da im allgemeinen ein Baum nur einen und denselben Inflorescenztypus zeigt, so wäre es von Interesse zu wissen, wie weit die Verschiedenheiten hier erblich bedingt oder durch äußere Faktoren beeinflusst sind. Im übrigen dürfte aus den obigen Mitteilungen hervorgehen, dass die weiblichen Blüten in geringerer Zahl auftreten als die männlichen, eine Erscheinung, die uns auch bei anderen Pflanzen begegnet.

Moose. Die Verteilung der Sexualorgane ist hier eine sehr verschiedene, teils eine monözische — in verschiedenen Modifikationen —, teils eine diözische. Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden. Es sei nur erwähnt, dass meiner Ansicht nach hier wahrscheinlich die Verteilung die ursprünglichste war, dass Archegonien und Antheridien zusammen an einem Spross auftraten und zwar die Archegonien nach resp. über den Antheridien. Das kommt jetzt noch bei Laub- wie bei Lebermoosen vor, teils normal, teils ausnahmsweise bei solchen, die normal eine andere Verteilung

19) Es ist nicht zu bezweifeln, dass auch der Gehalt an Baustoffen bei diesen verschiedenen Knospen ein verschiedener ist.

20) V. B. Wittrock, Über die Geschlechterverteilung bei *Acer platanoides* und einigen anderen *Acer*-Arten (Botan. Centralblatt III [1885]).



haben. Bei *Funaria* z. B. stehen gewöhnlich die Antheridienstände terminal am ersten Spross, die Archegonienstände am Ende von (seitlichen) Erstarkungssprossen. Gelegentlich traf ich aber auch Antheridienstände, in deren Mitte ein Archegonium zur Ausbildung kam. Normal finden wir diese Verteilung unter den Lebermoosen z. B. bei *Pellia calycina* und *Radula complanata*<sup>21)</sup>, in Fig. 3 ist ein Schema für diese Verteilungsart dargestellt.

Es ist klar, dass den Archegonien eine bessere Ernährung ermöglicht wird, wenn die vegetative Weiterentwicklung des Sprosses entweder zeitweilig oder ganz ausgeschaltet wird; dies wird um so leichter möglich sein, je näher an der Sprossspitze die Archegonien stehen. Dasselbe Prinzip ist es, wenn die Archegonien an (kräftiger ausgebildeten) Hauptspross, die Antheridien an kurzlebigen Seitensprossen stehen, wie dies z. B. bei *Targionia* der Fall ist.

Wir nehmen also an, dass beiderlei Sexualorgane ursprünglich die gleiche Stellung hatten, nur eine verschiedene zeitliche Reihenfolge, und dass die getrennte Verteilung ebenso wie in den Blüten der Phanerogamen durch Ausfall des einen Geschlechtes zustande kam<sup>22)</sup>. Die Moose verhalten sich dann ebenso wie die Prothallien der isosporen Farne, und die immer zahlreicher werdenden Fälle, in denen z. B. bei normal getrenntgeschlechtigen Lebermoosen eine zwittrige Verteilung der Sexualorgane auftritt, erscheinen historisch betrachtet als Rückschläge. Eingehender kann diese Hypothese hier nicht begründet werden, da unsere eigentliche Aufgabe vielmehr die ist,

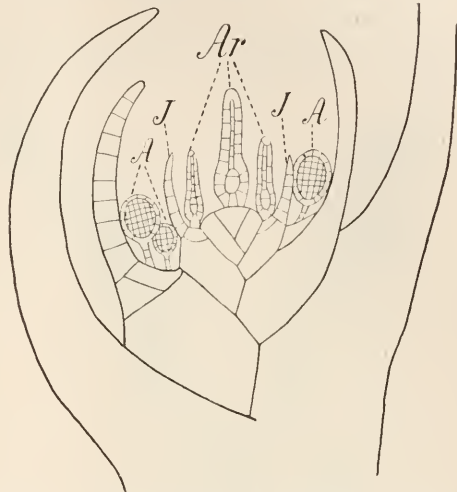


Fig. 3. Schema für die Verteilung der Sexualorgane bei einem monözischen foliosen Lebermoose. Das Stämmchen ist im Längsschnitt gedacht. A Antheridium, Ar Archegonium, J die zunächst in der Entwicklung stark gehemmten, miteinander seitlich verwachsenen Blätter, welche später das Perianth bilden. Scheitelzelle und Segmente sind angedeutet.

21) Dass ein Archegonium hier aus der Sprossspitze selbst hervorgeht, ist ein für unsere jetzige Betrachtung nicht sehr wichtiger Spezialfall.

22) Dass bei den Laubmoosen in den männlichen Blüten der Sprossspitze zur Antheridienentwicklung verwendet wird, wird dann also ebenso eine nachträglich entstandene Eigentümlichkeit sein wie die Tatsache, dass bei den akrogynen Lebermoosen ein Archegonium aus der Sprossspitze entspringt.

die Verschiedenheiten in der Ausbildung der Träger der männlichen und der weiblichen Sexualorgane zu besprechen.

Diese seien an einigen Beispielen hier erörtert.

### 1. Thallose Lebermoose.

Die Übereinstimmung von männlichen und weiblichen Sprossen (wenn wir zur Abkürzung diesen Ausdruck gebrauchen wollen) tritt meist ohne weiteres hervor. Doch finden sich auch in einigen Fällen Verschiedenheiten.

Ein, wie mir scheint, besonders lehrreiches Beispiel habe ich kürzlich erörtert<sup>23)</sup>. Es betrifft die Gattung *Metzgeria*, eine thallose

Form, bei welcher die männlichen und die weiblichen Sprosse als kurze Seitenzweige auf der Unterseite des Thallus entspringen. Sie haben eine verschiedene Gestalt und einen verschiedenen Bau. Die männlichen sind blasenförmig eingerollt, sie tragen auf ihrer Oberseite die Antheridien. Die weiblichen sind meist nur eingefaltet; an derselben Stelle, an der die männlichen Sprosse Antheridien tragen, bringen sie Archegonien hervor. Aber während die männlichen Sprosse eine dünne Mittelrippe und einen verhältnismäßig gro-



Fig. 4. *Symphyogyne leptothele*. Endstück einer männlichen Pflanze. Nahe der Mittelrippe entspringen 2—4 Reihen von Schuppen, unter welchen je ein Antheridium sich befindet (etwa 10fach vergr.)

ßen flügel förmigen Teil des Thallus haben, zeigen die weiblichen eine dicke Rippe und einen weniger entwickelten Flügel, was offenbar auch die verschiedene Gestalt beider Sprosse bedingt. Die starke Entwicklung des Gewebes unterhalb der Archegonien ermöglicht die Aufspeicherung von Reservestoffen für die Embryoentwicklung. Offenbar sind also auch hier die Archegonien an den besser ernährten Sprossen angelegt. Die männlichen stellen ephemere, nach der Entleerung der Antheridien zugrunde gehende Gebilde dar.

Dasselbe Prinzip kann auch ähnlich wie bei den erwähnten Characeen eine andere räumliche Anordnung von Antheridien und Archegonien bedingen. Die merkwürdige Gattung *Riella* z. B. besitzt einen Thallus bestehend aus einer mehrschichtigen, als Lei-

23) Goebel, Archegoniatenstudien XIII. Flora, 101 (1910), p. 66.

tungs- und Speichergewebe dienende Rippe („Stämmchen“) und einem (vertikal stehenden) Flügel, welcher einschichtig ist. An ihm entstehen die Antheridien, die Archegonien dagegen an den Stämmchen — was sich in ganz ähnlicher Weise auch bei den Prothallien vieler Farne wiederholt.

Eine andere Art sexueller Verschiedenheit findet sich bei den Gattungen *Blyttia*, *Symphogygne* u. a.

*Symphogygne leptothele*

(im Orgelgebirge Brasiliens 1910 gesammelt) zeigt eine diözische Verteilung. Fig. 4 zeigt das Ende einer männlichen, Fig. 5 einer weiblichen Pflanze. An den männlichen Pflanzen sehen wir die Antheridien (bedeckt von schuppenförmigen Thalluswucherungen) längs der Mittelrippe in großer Zahl auftreten. Bei den weiblichen (Fig. 5) sitzen die Archegonien in Gruppen, welche von einer einzigen Schuppe bedeckt sind; sie stehen hier auf einer Vorwölbung, die embryonalen Charakter behaltend nach der Befruchtung die sogen. Calyptra bildet (indem sich der Embryo in das weiter wachsende Gewebe einbohrt). Ich habe früher die Ansicht ausgesprochen<sup>24)</sup>, dass die Verschiedenheit in der Anordnung von Antheridien und Archegonien dazu in Beziehung stehe, dass



Fig. 5. *Symphogygne leptothele*. Weibliche Pflanze (etwas über 3mal vergr.). Auf der Mittelrippe über der Gabelung der Nerven eine Schuppe, unter welcher die Archegoniengruppe sich befindet, rechts eine Schuppe vergrößert.

es bei den Antheridien auf die der Altersfolge nach vor sich gehende Entleerung der Spermatozoiden nach außen ankommt, während von den zahlreichen Archegonien nur eines einen Embryo entwickelt. Wenn also eine größere Anzahl von Archegonien verschiedener Entwicklung sich beisammen befinden, wird die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung durch die Spermatozoiden, welche in den

24) Goebel, Organographie der Pflanzen, p. 307.

kapillar in den Hohlraum unter der Schuppe einsogenen Wassertropfen sich befinden, erhöht.

Dagegen ist mir eine weitere a. a. O. versuchte Deutung zweifelhaft geworden, nämlich die Annahme, dass die Anordnung der Antheridien das primitivere Verhalten darstelle, und die Archegonien eigentlich ihnen gegenüber zusammengedrückt seien, eine Annahme, die man auch damit stützen könnte, dass die Schuppe des Archegonienstandes sich öfters als ein zusammengesetztes Gebilde erweise (vgl. Fig. 5 rechts). Wenn man aber damit die Archegonien-



Fig. 6. *Preissia commutata*. Links Stück einer männlichen Pflanze mit Antheridienstand, rechts eine weibliche, am weiblichen Träger sind zwei Sporogonien sichtbar. V Ventralspross.

stände der *Monoclea* und mancher Marchantiaceen vergleicht, bei denen die die Archegoniengruppe deckende Wucherung sicher eine einheitliche ist, so wird es wahrscheinlicher dies auch für *Symphogyne* anzunehmen und den Antheridienstand, welcher bei *Monoclea* noch ein scharf begrenzter ist, als einen auseinandergezogenen zu betrachten, in welchem die Antheridien statt in Gruppen versenkt zu sein, durch einseitige Thalluswucherungen (Schuppen) geschützt sind.

Besonders oft erörtert sind die männlichen und weiblichen Sprosse bei den Marchantiaceen. Sie sind dadurch von Interesse, dass sie auffallend verschieden gestaltet sind, schon dadurch, dass scheinbar die Antheridien auf der Oberseite, die Archegonien auf der Unterseite stehen. Die entwicklungsgeschicht-

liche Untersuchung<sup>25)</sup> hat aber schon längst ergeben, dass in Wirklichkeit auch die Archegonien auf der Oberseite entstehen und auf die Unterseite erst im Verlaufe der Entwicklung verschoben werden, eine Stellung, welche sie nicht nur in eine besonders geschützte, sondern auch in eine für die Befruchtung günstige Lage bringt.

Vor kurzem<sup>26)</sup> habe ich versucht darzulegen, dass die männlichen Sprosse der Marchantiaceen, wenn wir den Zusammenhang der einzelnen Formen dieser Gruppe betrachten, plastischer sind als die weiblichen. Diese erfahren schließlich ganz ähnliche Rück-

25) Vgl. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse (Arb. a. d. bot. Institut Würzburg II, 1880, p. 371 und Leitgeb, Unters. über die Lebermoose, Heft VI).

26) Flora, 101 (1910), p. 85ff.



bildungen wie die männlichen. Darauf kann hier nicht näher eingegangen werden, es sei nur auf Fig. 6 hingewiesen, welche einen männlichen und einen weiblichen „Träger“ von *Preissia commutata* zeigt. Man sieht, dass der männliche kleiner ist als der weibliche und dass sein scheibenförmiger Teil (der oben die Antheridien trägt) keine Gliederung mehr zeigt, während diese bei den weiblichen Ständen (namentlich in den jüngeren Stadien) noch deutlich hervortritt. Auch bei den Jungermanniaceen kommen ähnliche Verhältnisse vor. Bei *Hymenophyllum (Umbraculum) flabellatum* sind die männlichen Sprosse zu kleinen, dem Thallus aufsitzenden Scheiben reduziert, die weiblichen viel weniger<sup>27)</sup>.

Wir können also, wenn wir damit das oben gesagte vergleichen, sagen, dass bei den thallosen Lebermoosen allgemein die Träger der männlichen Sexualorgane stärkere Um- und Rückbildungen aufweisen als die der weiblichen.

#### Foliose Lebermoose und Laubmoose.

Auch bei ihnen sind die Antheridienstände plastischer als die Archegonienstände, das zeigt sich darin, dass

1. bei den foliosen (akrogynen) Lebermoosen die Antheridienstände (entsprechend der Gestaltung des Vegetationskörpers) wohl nur dorsiventral sind, während bei den Archegonienständen radiäre Ausbildung sehr häufig ist,
2. dass sie leicht vegetativ auswachsen (was bei den Archegonienständen aus dem p. 665 erwähnten Grunde nicht möglich ist),
3. dass die ganzen männlichen Pflanzen oft einer stärkeren Reduktion unterliegen als die weiblichen. Es ist dies aber keineswegs immer der Fall, bei *Monoclea* z. B. sind männliche und weibliche Pflanzen oft anscheinend ganz gleich. Die antheridientragenden Zweige der Laubmoose zeigen nicht selten (so bei *Mnium*, *Polytrichum*) ein vollständiges Fehlen der Blattbildung, was bei den archegonientragenden Zweigen nicht vorkommt, ja bei *Sphagnum* ist (nach Leitgeb's Auffassung) der ganze antheridientragende Seitenspross auf ein Antheridium reduziert.

Dies Verhalten stimmt also mit dem für die Antheridienstände der Manthiatiaceen oben angenommenen überein, und ebenso mit dem für die männlichen Pflanzen mancher Laubmoose oben erwähnten. Als Erläuterung dafür sei auf die Abbildung von *Ephemerum* (Fig. 7) verwiesen. Ebenso stimmt damit überein das Verhalten der männlichen Pflanzen mancher diözischen Laubmoose (vgl. S. 662). Ein noch auffallenderes Beispiel dafür bietet die Laubmoosgattung *Buxbaumia*, bei welcher es in den männlichen Pflanzen (welche nur ein Antheridium besitzen) gar nicht mehr zur Ausbildung eines Stämm-

27) Vgl. Goebel, Archegoniatenstudien X. Flora, 96 (1906), p. 175.

chens kommt und nur ein rudimentäres Blatt als Hülle des Antheridiums vorhanden ist, während die weiblichen Pflanzen ein Stämmchen mit mehreren Blättern (und bei *B. aphylla* auch mehrere Archegonien) besitzen. Es treten also überall gemeinsame Züge hervor, die kausal offenbar bedingt sind dadurch, „dass die Entstehung männlicher Geschlechtsorgane erfolgt unter Bedingungen, welche zur Bildung der weiblichen nicht hinreichen“<sup>28)</sup>, biologisch

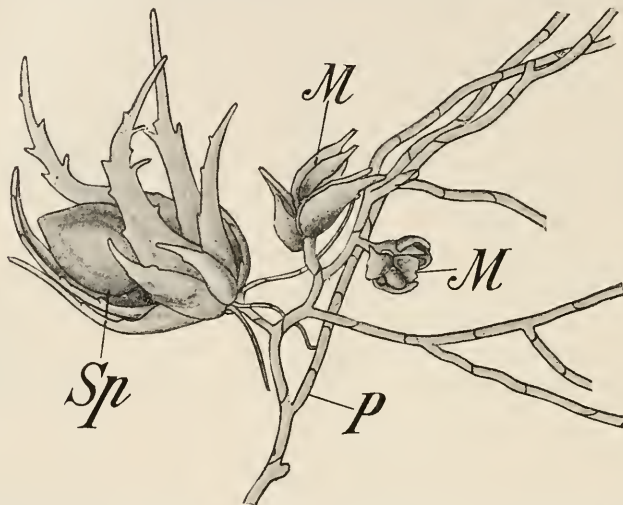


Fig. 7. *Ephemerum serratum*. An dem fadenförmigen Protonema haben sich zwei männliche Pflanzen (*M*, *M*) und eine weibliche gebildet. Letztere (welche ein Sporogon, *Sp*) entwickelt hat, besitzt viel größere Blätter als die männlichen Pflänzchen und hat aus ihrer Basis Rhizoiden getrieben, was bei den männlichen Pflanzen nicht der Fall ist. (Vergr. etwas über 40fach.)

dadurch, „dass die weiblichen Pflanzen, welche später den Embryo auszubilden haben, besser ausgerüstet sein müssen, als die männlichen“<sup>29)</sup>. Letzteres ist ebenso wie die Tatsache, dass die weiblichen Sprosssteile bei beblätterten Moosen in der Nähe der Archegonien vielfach besonders große Blätter hervorbringen, eine Folge der reichlichen Nährstoffzufuhr zu den Bildungsstätten der weiblichen Organe.

### Pteridophyten. A. Geschlechtsgeneration.

Unter den isosporen Pteridophyten sind die Verhältnisse der Geschlechtsverteilung am bekanntesten bei den Farnen. Der gewöhnlichste Fall ist hier der, dass am Prothallium zunächst die Antheridien, und erst dann, wenn die Assimilate in größerer Menge angehäuft sind, die Archegonien auftreten. Der instruktivste Fall

28) Goebel, Organographie der Pflanzen, p. 371.

29) Ebendasselbst.

ist vielleicht der abgebildete: bei *Trichomanes* (Fig. 8) treten die Antheridien an Zellfäden auf, die Archegonien erst dann, wenn sich ein Zellkörper (das Archegoniophor) gebildet hat (was nur unter günstigen Ernährungsverhältnissen möglich ist). Dem entspricht die bekannte Tatsache, dass unter ungünstigen Ernährungsverhältnissen — falls es überhaupt zur Bildung von Sexualorganen kommt — nur Antheridien auftreten<sup>30)</sup>. Es stimmt das, wie schon oben be-

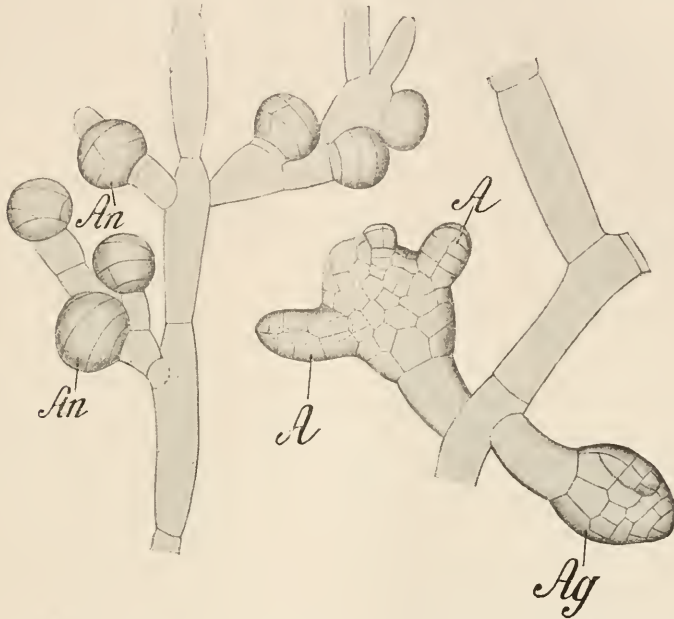


Fig. 8. *Trichomanes rigidum*. Diese Hymenophyllae besitzt Prothallien in Gestalt verzweigter Fäden. Links Stück eines Fadenprothalliums mit Antheridien *An* (unmittelbar an den Fäden), rechts Prothalliumfaden, an welchem „Archegoniophore“ sitzen, d. h. massive Zellkörper, an welchen erst die Archegonien (*A*) entstehen.

merkt, mit zahlreichen Fällen bei andern Pflanzen überein. Dabei kommt es offenbar an auf die Produktion kompliziert gebauter organischer Verbindungen. Denn die Verhinderung der Archegonienbildung erfolgt offenbar sowohl bei mangelhafter C- als N- und P-Assimilation.

Auch bei *Equisetum*, wo normal nur „diözische“ Prothallien auftreten, können, wie die vor Jahren auf meine Veranlassung von Buchtien ausgeführten Untersuchungen gezeigt haben, die weiblichen

30) Bei einzelnen Farnen (z. B. wie schon Prantl fand bei *Ceratopteris*) genügen schon die in der Spore vorhandenen Reservestoffe, um nach der Keimung die Bildung der Antheridien zu ermöglichen. Das aus der Spore entwickelte Prothallium kann deshalb in solchen Fällen sehr klein sein, zuweilen nur aus zwei Zellen bestehen. Dagegen tritt die Entwicklung der Archegonien stets erst nach ausgiebiger Ernährung des Prothalliums ein.

Prothallien<sup>31)</sup> durch schlechte Ernährung in männliche übergeführt werden. Die männlichen Prothallien stellen sich den weiblichen gegenüber deutlich als Hemmungsbildungen dar, und ebenso ist es auch bei den heterosporen Pteridophyten, nur dass die „Hemmung“ hier aus „inneren“ Gründen auftritt und schon bei der Sporenbildung erfolgt, wozu sich Übergänge vielleicht auch schon bei den isosporen Formen finden.

Es wird sich also fragen, ob sich in der ungeschlechtlichen Generation der heterosporen Formen Einrichtungen finden, welche auf eine Verschiedenheit in den Bedingungen für die Bildung von Mikro- und Makrosporangien hinweisen, und welche Sporangienformen der ursprünglichen (isosporen) Sporangienform näher steht.

### B. Ungeschlechtliche Generation.

Wenn wir zunächst die letzte Frage dahin beantworten, dass die Mikrosporangien der ursprünglichen Sporangiumsform noch näher stehen als die Makrosporangien, so soll damit nicht gesagt sein, dass sie gar keine, sondern nur, dass sie weniger starke Veränderungen erfahren haben, als jene. Es spricht sich das ja schon darin aus, dass in den Mikrosporangien normal noch alle Sporenmutterzellen zur Sporenbildung gelangen (wie bei den isosporen Formen), in den Makrosporangien bei den meisten Formen nur eine. Es ist aber kaum zu bezweifeln, dass z. B. bei *Selaginella* die vier Makrosporen eines Makrosporangiums nicht etwa ebensoviel Baumaterial beanspruchen wie die 256 Mikrosporen eines Mikrosporangiums, sondern mehr; das ist freilich zunächst nur eine auf den Augenschein gegründete Vermutung, da weder Gewichtsbestimmungen noch chemische Analysen vorliegen. Dass mit der Verschiedenheit der Sporenbildung auch eine solche in der Gestalt und im Bau der Sporangien verbunden sein kann, wurde früher für *Selaginella*<sup>32)</sup> gezeigt; die Beziehungen dieser Verschiedenheiten zur Verbreitung der Sporen traten dabei deutlich hervor.

Ferner ist die Frage zu erörtern, ob Mikro- oder Makrosporangien in ihrer Stellung verschieden sind, und ob, falls dies der Fall ist, die Verschiedenheit der entspricht, welche für männliche und weibliche Organe oben (p. 663) erörtert wurde.

In der Anordnung der Sporangien lassen sich zwei Fälle unterscheiden: Bei den heterosporen Farnen sind (wenigstens ursprünglich) Makro- und Mikrosporangien in „Sori“ vereinigt und zwar so, dass die Makrosporangien über den Mikrosporangien stehen. Bei

---

31) Wie früher hervorgehoben wurde, ist die Eigentümlichkeit hier die, dass an den weiblichen Prothallien normal die Antheridienbildung, obwohl sie „potentiell“ vorhanden ist, ganz unterbleibt, was auch bei Farnen vorkommt.

32) Goebel, Sporangien, Sporangienverbreitung und Blütenbildung bei *Selaginella*. Flora 88 (1901), p. 207.



den heterosporen Lycopodinen stehen die Sporangien einzeln in den Blattachsen und zwar bei den radiären Sporangienständen (welche wir als die ursprünglicheren betrachten) meist so, dass Makrosporangien an der Basis stehen.

Heterospore Farne. Hier zeigen *Axolla* und die Marsiliaceen meiner Ansicht nach das ursprüngliche, *Salvinia* ein abgeleitetes Verhalten.

Bei den Marsiliaceen befindet sich im Sorus oben eine Reihe von Makrosporangien, unterhalb dieser stehen die Mikrosporangien. Analog ist es bei *Axolla*<sup>33)</sup>, nur verkümmern hier in den Makrosoris die Mikro-, in den Mikrosoris die Makrosporangien, die „zwitterige“ Anlage der Sori tritt aber noch deutlich hervor.

In allen diesen Fällen entstehen die Makrosporangien zuerst; sie sind durch ihre Stellung, durch ihren massigeren Stiel, ihre bedeutendere Größe den Mikrosporangien gegenüber deutlich als die besser ernährten kenntlich.

Damit stimmen auch die experimentellen Untersuchungen von Shattuck überein<sup>34)</sup>.

Es gelang ihm in den Mikrosporangien einzelne Sporen von bedeutend größerem Volumen zu erzielen. Es geschah dies in Kulturen, die sehr gut ernährt waren und denen nur wenige Sporokarpien gelassen worden waren. Andererseits zeigten sich die Makrosporangien im jugendlichen Stadium empfindlicher gegen ungünstige Ernährungsbedingungen als die Mikrosporangien.

*Salvinia* zeigt insofern abweichende Verhältnisse, als Mikro- und Makrosori hier sich ontogenetisch nicht mehr wie bei *Axolla* von einer „zwitterigen“ Anlage ableiten lassen. Indes haben sowohl Mettenius<sup>35)</sup> als Heinricher<sup>36)</sup> gelegentlich Sori mit Mikro- und Makrosporangien gefunden, und man wird letzterem nur bestimmen können, wenn er diese Erscheinung als Atavismus betrachtet. Es werden also in den Makrosoris die Mikro-, in den Mikrosoris die Makrosporangien für gewöhnlich spurlos unterdrückt, wie denn auch in anderen Beziehungen (Entwicklungsfolge der Sporangien im Sorus, Verschiedenheit der Wasser- und Luftblätter, Wurzellosigkeit) *Salvinia* sich *Axolla* gegenüber als der stärker veränderte Typus zeigt.

Für die hier erörterte Frage ist es auch von Interesse, dass bei *Salvinia natans* an schwächlichen Seitenzweigen und am Ende der Vegetationsperiode (diese Art ist bekanntlich „einjährig“) nur

33) Vgl. z. B. die Abbildung in Goebel, Organographie, Fig. 448.

34) Shattuck, The origin of heterospory in Marsilia (The botanical gazette Vol. XLII [1910], p. 19.)

35) Mettenius, Beiträge zur Kenntnis der Rhizocarpeen. Frankfurt 1846.

36) Heinricher, Die näheren Vorgänge der Sporenbildung der *Salvinia natans*. Sitzungsber. d. Kais. Akad. der Wissensch. LXXXV, Wien 1882.

Mikrosori auftreten — ein deutlicher Hinweis darauf, dass diese weniger Ansprüche an die Ernährung machen als die Makrosori.

*Isoëtes*. Die *Isoëtes*-Arten sind Pflanzen mit ausschließlich radiären Sprossen. Die Makrosporangien tragenden Blätter (Makrosporophylle) gehen normal den Mikrosporangientragenden voraus; sie treten in etwas kleinerer Zahl als letztere auf<sup>37)</sup>. Wenn wir bedenken, dass auf die Mikrosporophylle später sterile Blätter folgen, dass bei schwächlichen Exemplaren von *I. tegulensis* die Zahl der Makrosporophylle auf eines reduziert sein kann, ferner dass bei dieser Art (und wohl auch bei anderen) junge Exemplare vorkommen, welche nur Mikrosporophylle tragen<sup>38)</sup>, so ist nicht zu bezweifeln, dass die Bildung der beiderlei Sporangien, resp. Sporophylle von Ernährungsbedingungen abhängig ist, in der Art, dass die Makrosporophylle größere Ansprüche an die Ernährungstätigkeit stellen, als die Mikrosporophylle.

Es wird also bei jungen Exemplaren, in welchen die Ablagerung von Reservestoffen im Stamme noch eine geringere ist, ohne Zweifel möglich sein, experimentell die Bildung von Mikrosporophyllen allein hervorzurufen.

*Selaginella*. Wenn man Abbildungen, wie die oft kopierte Sachs'sche von *S. inaequalifolia*<sup>39)</sup> ansieht, so könnte man glauben, dass bei dieser Gattung Mikro- und Makrosporangien sich in ihrer Stellung innerhalb der „Blüte“ nicht unterscheiden<sup>40)</sup>. Man sieht nämlich an dieser Figur links in den Achseln der Sporophylle Mikro-, rechts Makrosporangien. In Wirklichkeit aber liegt die Sache anders. Die Sachs'sche Abbildung ist vollständig richtig. Aber sie bezieht sich auf eine *Selaginella* mit annähernd horizontal stehenden „Blüten“. In diesen sind (gleichgültig ob die Blüten gleich große Sporophylle haben oder invers dorsiventral sind) normal die Mikrosporangien auf der Ober-, die Makrosporangien auf der Unterseite angeordnet. Die Sachs'sche Abbildung stellt also einen vertikalen Längsschnitt dar. Dies geht z. B. auch aus der früher von mir veröffentlichten Abbildung von *Sel. chrysocaulos* hervor (a. a. O. p. 225 Fig. 14).

Man hat die Anordnungsverhältnisse verschieden in Gruppen zu gliedern versucht. Spring<sup>41)</sup> hatte vier Typen der Verteilung unterschieden:

---

37) A. Braun, Über die *Isoëtes*-Arten der Insel Sardinien. Sitzungsber. d. phys.-math. Klasse der Berliner Akademie, 7. Dez. 1863. p. 563.

38) Analog der Tatsache, dass bei manchen monözischen Pflanzen in der Jugend nur männliche Blüten auftreten.

39) Goebel, Grundzüge der Systematik etc. Fig. 253, p. 326.

40) Dieser Irrtum kehrt noch wieder in der neuesten Arbeit über *Selaginella* (G. Mitchell, contributions towards a knowledge of the anatomy of the genus *Selaginella*, Annals of botany Vol. 24, 1910, p. 22. Die Verf. führen hier als 4. Gruppe die an, welche ein „indiscriminate arrangement of mega- and microsporangia“ haben sollen. Wie das Folgende zeigen wird, ist das nicht der Fall.

41) Monographie des Lycopodiacees.

1. Blüten (épis) mit einem Makrosporangium an der Basis (größer als die Mikrosporangien).
2. 4—6 Makrosporangien, welche kaum größer sind als die Mikrosporangien.
3. Makrosporangien in unbestimmter Zahl gemischt mit den Mikrosporangien.
4. Eingeschlechtige Blüten, die aber nicht konstant bei den betreffenden Arten sind.

Eingehender hat Hieronymus<sup>42)</sup> die Verteilung der Sporangien besprochen. Er unterscheidet drei hauptsächliche Blütentypen: 1. die aufrechten, radiären haben meist an der Basis, bisweilen auch in der ganzen unteren Hälfte, selten darüber hinaus Makrosporangien, dann Mikrosporangien. Ein Spezialfall wird durch die Oligomakrosporangiaten dargestellt, bei denen nur ein sehr großes Makrosporangium sich an der Basis der Blätter befindet. 2. Horizontal liegende Blüten zeigen meist die Makrosporangien auf der dem Boden zugekehrten Seite, die Mikrosporangien auf der Lichtseite. 3. Hängende Blüten oder solche mit nach unten umgekehrten Spitzen zeigen nicht selten an der Spitze Makrosporangien. Hieronymus hält einen Einfluss der Schwerkraft auf die Sporangienverteilung für wahrscheinlich. Indes könnte dieser doch nur ein ganz indirekter sein, denn die Entwicklung der Makrosporangien beginnt zu einer Zeit, in welcher diese wohl kaum „schwerer“ sind als die Mikrosporangien.

Es möge an einigen Beispielen erörtert werden, welche Verschiedenheiten hier auftreten. Selaginellen des dritten Typus zu untersuchen hatte ich keine Gelegenheit, es mögen also nur die zwei ersten Typen erörtert werden.

Für die orthotropen Blüten gelten wohl die für *Isoetes* geltend gemachten Gesichtspunkte. Sie würden zu Versuchen besonders geeignet sein, indes sind gerade diese Arten wohl kaum in den Gewächshäusern vertreten; auch die einheimische hierhergehörige *S. spinulosa* gehört nicht zu den leicht zu kultivierenden Pflanzen.

Eigentümliche Verhältnisse finden sich bei *Selaginella rupestris*<sup>43)</sup>, insofern als scheinbar hier nur Makrosporangien in einer Blüte vorhanden sind. Diese treten in großer Zahl auf, und sind bei der Untersuchung oft — wenigstens bei dem untersuchten Material aus Amerika — allein vorhanden, so dass die Hypothese von Hieronymus, es könne hier parthenogenetische Entwicklung der Eizellen stattfinden, zunächst nicht unwahrscheinlich erscheint. Tatsächlich erhielt ich auch von 1870 in Cambridge gesammelten Makrosporen, welche 1909 ausgesät wurden, zwei Keimpflanzen. Indes konnte es sich hier um die Weiterentwicklung

42) Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.

43) Für freundliche Zusendung lebenden Materials möchte ich Herrn Professor Farlow in Cambridge (Mass.) bestens danken. Bemerkte sei, dass die Bezeichnung „*Selaginella rupestris*“ teils für eine Sammelart, teils für eine einzige Art benutzt wird. Hier ist die letztere, im Sinne von Hieronymus gemeint.



schon befruchteter Eizellen handeln. Dies ist um so wahrscheinlicher, als die Mehrzahl der Makrosporen steril blieb, und da nach den Angaben von Lyon<sup>44)</sup> die Blüten von *Selaginella rupestris* im Frühjahr weiter wachsen und Mikrosporangien hervorbringen, so liegt in den Blüten von *Selaginella rupestris* eigentlich dieselbe Verteilung von Makro- und Mikrosporangien vor, wie bei anderen Selaginellen mit orthotropen Blüten, nur dass die Entwicklung hier eine Unterbrechung erfährt. Auffallend ist aber das Zahlenverhältnis zwischen Makro- und Mikrosporangien: letztere sind hier bedeutend in der Minderzahl, während sonst das Umgekehrte der Fall ist. Die Überzahl der Makrosporangien mag damit zusammenhängen, dass diese Art an sonnigen Standorten wächst, welche zur Anhäufung von Assimilaten besonders geeignet sind.

*Selaginella rupestris* ist auch sonst, wie Miss Lyon gezeigt hat, merkwürdig. Indes scheint mir die Angabe „that *Selaginella rupestris* normally at the present day produces seed-like sporangia<sup>45)</sup> with well developed embryos“ doch keine zutreffende zu sein, denn die Ähnlichkeit der Sporangien mit einem Samen ist eine sehr kleine.

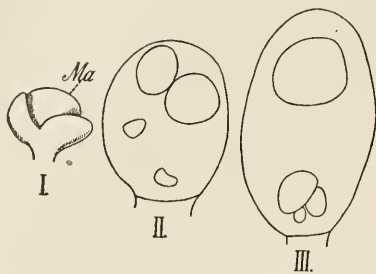


Fig. 9. *Selaginella rupestris*. I Geöffnetes Makrosporangium mit Makrospore (Ma) II und III (stärker vergrößert als I). Schnitte durch unreife Makrosporangien mit Makrosporen verschiedener Größe.

Man kann sie in zwei Punkten finden.

1. Während sonst in den *Selaginella*-Makrosporangien vier (selten acht) Makrosporen sich finden, ist die Zahl der Makrosporen bei *Selaginella rupestris* meist eine kleinere — ich fand zwar einmal deren fünf, meist aber sind nur eine oder zwei voll entwickelt, die anderen als kleinere Zellen sichtbar<sup>46)</sup>. Wo sie gar nicht mehr nachweisbar sind, liegt wohl eine frühzeitige Verkümmern vor.

2. Die Sporen werden nicht ausgeschleudert. Man findet die Makrosporangien in trockenen Makrosporangienständen durch

einen Längsriß (welcher ebenso lang ist als bei den Makrosporangien anderer Selaginellen) geöffnet, und unter der Öffnung eine oder zwei Makrosporen liegen (Fig. 9). Gelegentlich fallen die Makrosporen auch heraus, da sie ziemlich lose im Makrosporangium liegen. Der sonst so vortrefflich arbeitende Schleudermechanismus der Sporangienwand<sup>47)</sup> versagt hier also — wenigstens in den beobachteten Fällen<sup>48)</sup>.

44) F. A. Lyon, A study on the Sporangia and Gametophytes of *Selaginella apus* and *Selaginella rupestris*. Bot. gazette XXXII, 1901. — Bemerkt sei, dass, während bei anderen Selaginellen die Makro- und Mikrosporangien schon mit bloßem Auge unterscheidbar zu sein pflegen (die Mikrosporangien durch ihre Rotfärbung), dies bei *Selaginella rupestris* nicht zutrifft, hier sind auch manche junge Makrosporangien rot. — In meinen Kulturen konnte ich in den Blüten während des Sommers nur Makrosporangien finden. Ende August aber traten in einigen auch Mikrosporangien auf, aber nur in geringerer Zahl (etwa 3), auf diese folgten dann weitere Makrosporangien.

45) Sperrung von mir. G.

46) Es wäre nicht ausgeschlossen, dass diese kleineren Sporen als Mikrosporen keimen würden. Doch habe ich dafür keine Anhaltspunkte finden können.

47) Vgl. Goebel, a. a. O.

48) Das kann beruhen entweder auf einem abweichenden Bau der Sporangienwand oder darauf, dass infolge der Verminderung der Sporenzahl das Heraus-, „schnipsen“ der Sporen nicht eintritt. Soweit eine nicht sehr eingehende Unter-



Bei Zutritt von Wasser können die Makrosporen, auch wenn sie im Sporangium liegen geblieben sind, keimen, und wenn zufällig Mikrosporen herein gelangen, auch Embryonen erzeugen. Aber in einem mit breitem Riss geöffneten Sporangium, in welchem ohne Zusammenhang mit der Sporangienwand eine (oder zwei) Makrosporen liegen, kann ich nichts Samenähnliches sehen, sondern nur eine kümmerliche Form eines normalen *Selaginella*-Sporangiums. Das spricht sich auch in der Reduktion der Sporen aus und darin, dass, wie auch Miss Lyon beschrieben und abgebildet hat, öfters noch zwei Sporen zusammenhängen.

Es ist offenbar bei dieser Pflanze die geschlechtliche Fortpflanzung von geringer Bedeutung als die leicht eintretende ungeschlechtliche Vermehrung durch Selbständigwerden einzelner Zweige<sup>49)</sup>. Die erstere ist zwar nicht ausgeschlossen, aber die ganze Einrichtung sieht viel mehr wie eine senile Degeneration als wie ein Fortschreiten zur Samenbildung aus! Einmal nämlich werden viele Makrosporen unbefruchtet bleiben, und auch wenn die Embryonen sich entwickeln, werden die Keimpflanzen nur dann Aussicht auf Weiterentwicklung haben, wenn sie irgendwie in die Erde gelangen. Auch könnte man von „samenähnlichen Sporangien“ doch wohl nur dann sprechen, wenn der Embryo innerhalb der in den Makrosporangien eingeschlossen bleibenden Makrosporen eine Ruheperiode durchmachen würde. Denn mit Ausnahme der seltenen Fälle „viviparer“ Pflanzen ist dies bei allen Samen der Fall. Bei *Selaginella rupestris* liegen die Makrosporen aber, wie wir sahen, in den geöffneten Sporangien, aus denen sie oft auch herausfallen, und sie können gewiss ebensogut auch außerhalb der Sporangien keimen, da sie nach ihrer Ausbildung vom Sporangium ganz unabhängig sind. Der Embryo aber macht keine Ruheperiode durch. Wenn also Miss Lyon in einer späteren Abhandlung<sup>50)</sup> sagt „The female gametophytes and the young sporophytes are retained in the old strobilus until the latter have roots, stems and leaves; the tissue of the sporangium and megasporophyll decay, thus liberating the bodies that lack only integuments to become seeds“<sup>51)</sup> — so möchte ich dagegen sagen, dass zur Samenbildung noch sehr viel anderes fehlt als ein Integument. Es liegt eine kleine regressive Modifikation eines *Selaginella*-Stadiums vor, nichts Samenähnliches.

Was die Zahl der Makrosporen anbelangt, so hatte schon Spring angegeben, dass bei einigen Arten eine kleinere Zahl als 4 auftritt, seine *S. monospora* hat ihren Namen daher, dass er nur eine Makrospore in den Sporangien antraf. Ich fand die Verhältnisse in zwei untersuchten Blüten dieser Art ziemlich wechselnd, doch stets mehr als eine Spore im Makrosporangium. Z. B. eine große Spore, drei bedeutend kleinere; eine große, zwei mittlere, eine kleine; drei ziemlich gleich große, eine kleine. Immerhin ist eine Übereinstimmung mit dem Verhalten von *S. rupestris* unverkennbar. Wir sehen also, dass die Makrosporenausbildung bei verschiedenen *Selaginella*-Arten von der Norm abweichen kann und dass bei *S. rupestris* der Entleerungsmechanismus des Sporangiums versagt: eine

suchung der Sporangien ein Urteil gestattet, scheint mir der Bau der Sporangienwand weniger scharf differenziert zu sein als bei anderen Selaginellen.

49) Das wird ermöglicht durch den Besitz von Wurzelträgern. *Selaginella rupestris* unterscheidet sich dadurch scharf von *Selaginella spinulosa*, bei welcher ich eine Bewurzelung abgetrennter Sprossstücke nie zu erreichen vermochte. Diese Art ist ausschließlich auf die geschlechtliche Fortpflanzung angewiesen.

50) F. A. Lyon, The spore coats of *Selaginella*. Botanical gazette s. 48 (1905), p. 285.

51) Sperrung von mir. G.

an sich unzweckmäßige Eigentümlichkeit, welche aber die Verbreitung der Art deshalb nicht verhindert, weil diese auch auf vegetativem Wege erfolgen kann.

Die plagiotropen Blüten haben, wie Hieronymus zuerst hervorhob, die Makrosporangien auf der Unterseite.

Die Unterseite, auf welcher die Sporangien stehen, ist diejenige, welche am vegetativen Spross die geförderte ist, was sich schon dadurch ausspricht, dass hier die größeren Blätter stehen (vgl. die analogen unten für *Pocris* zu schildernden Verhältnisse). Wenn bei den invers dorsiventralen Blüten hier die kleinen Blätter auftreten, so könnte man vermuten, dass hier eine Korrelation zur Bildung der Makrosporangien vorliege, d. h. dass das Auftreten der ernährungsphysiologisch anspruchsvollen Makrosporangien ein Kleinerwerden, das der anspruchslosen Mikrosporangien umgekehrt ein Größerwerden der zugehörigen Blätter bedinge. Diese Annahme wird, wie mir scheint, dadurch gestützt, dass — wie ich a. a. O. nachgewiesen habe —, die Umkehrung der Anisophyllie sofort verschwindet, wenn man die Blüten nötigt, unter Aufgabe der Sporangienbildung vegetativ weiter zu wachsen. Es wäre demnach die gewöhnliche Anisophyllie auch bei den Blüten latent vorhanden, nur verdeckt durch Korrelationsverhältnisse.

Indes möchte ich nicht verschweigen, dass ich bei *S. rubricaulis* und *minima*<sup>52)</sup>, welche invers dorsiventrale Blüten haben, auch in den Achseln der oberen (größeren) Sporophylle Makrosporangien fand, ein Fall, auf welchen die soeben vorgetragene Hypothese nicht passt. Indes mag sie trotzdem nicht unerwähnt bleiben denn es können ja noch andere Faktoren mitwirken, welche das Resultat ändern.

Im übrigen sind die Verhältnisse recht mannigfaltig. Einige Beispiele mögen angeführt werden.

Bei *S. Pouzoliana* var. *obtusifolia* fanden sich bei einer ziemlich kümmerlich wachsenden Pflanze nur Mikrosporangien in den Blüten (sowohl auf der Ober- als der Unterseite), ohne dass sich darunter — wie dies sonst nicht selten vorkommt — verkümmerte Sporangien gefunden hätten, so z. B. bei einer gleichfalls kränklichen *S. reticulosa*, welche in ihren Blüten neben vielen verkümmerten nur Mikrosporangien besaß, nur eine Blüte hatte ein einziges Makrosporangium. Bei *S. erythropus* fanden sich an der Spitze der Blüten nur Mikrosporangien, im unteren Teil der Blüte auf der Unterseite bei

1. 2 Mikrospor. 3 Makrospor. (dann Mikrospor.)

2. 1           "           2           "           "           "

52) Ob die von Sadebeck als *S. minima* bestimmte Pflanze des Münchener Herbars (gesammelt von Dinkluge in Gabun, Westafrika) mit *S. minima* Spr. übereinstimmt, kann ich wegen Mangel an Vergleichsmaterial nicht feststellen.

3.	2	Mikrospor.	1	Makrospor.	(dann Mikrospor.)
4.			4	"	"
5.			2	"	"

Analoge Verhältnisse wären von anderen Selaginellen zu berichten. Indes würden die Zahlen kein weiteres Interesse haben. Sie zeigen jedenfalls, dass die Verteilungsverhältnisse bei manchen Arten nicht konstant sind, dass zwar die Makrosporangien sich fast ausschließlich auf der Unterseite ausbilden, ihre Zahl aber offenbar von Ernährungsverhältnissen abhängig ist und dass die Makrosporangienbildung durch ungünstige Ernährungsverhältnisse leichter unterdrückt werden kann als die Mikrosporangienbildung.

(Fortsetzung folgt.)

## Woltereck, R.: Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden.

(Verh. deutsche zool. Ges. 1909.)

Die Wiederentdeckung der Mendel'schen Gesetze, die Arbeiten der Forscher in Svalöf, dann vor allem Johannsen's Untersuchungen über die Erbllichkeit in Populationen und reinen Linien und nicht zum letzten die Mutationstheorie von Hugo de Vries haben uns auf dem Gebiet der Variation und Vererbung in neue Vorstellungsbahnen gedrängt und einen schweren Konflikt mit dem bisher uns geläufigen Vorstellungskreis heraufbeschworen. Diesem Konflikt verdankt auch die vorliegende Untersuchung, die auf einem überaus umfangreichen Beobachtungsmaterial und auf ausgedehnten, in Lunz und Leipzig ausgeführten Experimenten ruht, ihre Entstehung. Ihr Hauptzweck ist kritische Untersuchung zweier Thesen Johannsen's, die etwa so formuliert werden können: 1. die erblichen Anlagen sind feste Größen, die weder bei Geschwistern (bezw. im Keimplasma der Eltern derselben) fluktuierende Variabilität zeigen, noch im Lauf der Generationen kontinuierlich sich ändern können. Die einzig mögliche Aenderung dieser Anlagen besteht in den Mutationen. 2. Die Richtung dieser Mutationen steht in keinem ursächlichen Verhältnis zu den Milieubedingungen. — Hierdurch wird nicht nur der Lamarckismus negiert, sondern auch die Selektionstheorie in ihrer alten Bedeutung aufgehoben. Der große Erfolg, der dieser neuen Lehre ohne Zweifel beschieden war, hatte seinen Hauptgrund wohl in dem Umstand, dass analytische Experimente eingeführt wurden. „In der Erblchkeitslehre“, sagte Johannsen, „gibt es immer noch zu viel loses Herumgerede“. Indem er seinen Gegnern Zahlenreihen und Kurven entgegenhielt, vermochte er der „exakten Erblchkeitslehre“ von vornherein ein Uebergewicht zu sichern. Es war daher das erste Postulat für Woltereck's kritische Untersuchungen, sich „der Waffen der

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: [Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. 657-679](#)