

Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von
K. Goebel.

11. Ueber Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane.

Mit 9 Abbildungen im Text.

Nachdem zuerst Thuret der epochemachende Nachweis gelungen war, dass *Fucus* eine sexuelle Fortpflanzung besitzt, folgte rasch die Entdeckung weiterer Beispiele dieses Vorgangs bei anderen Thalophyten. Von besonderer Bedeutung war die Auffindung der Schwärm-sporenpaarung durch Pringsheim¹⁾, als einfachster Form der geschlechtlichen Fortpflanzung. Seither ist es einer der elementaren Lehrensätze bei Besprechung der geschlechtlichen Fortpflanzung geworden, dass wir bei den „Algen“ in mehreren Gruppen die Sexualzellen in eine Reihe anordnen können, welche beginnt mit der Copulation gleichgestalteter Gameten, und zwar von Planogameten, und endigt in „oogamer“ Befruchtung, wobei die eine Schwärm-spore grösser als die andere und unbeweglich geworden ist.²⁾ Auf die Zwischenstufen zwischen den Endgliedern der Reihe braucht hier-nicht hingewiesen zu werden, ebensowenig darauf, dass die Archegoniaten sich derselben unmittelbar anschliessen. Die Frage, die hier erörtert werden soll, ist vielmehr die, wie weit die Organe, in denen die Sexualzellen gebildet werden, in Entwicklung und innerem Bau unter einander übereinstimmen, auch in den Fällen, in welchen die Sexualzellen verschieden sind. Ein Antheridium einer Characee ist ein von den Oogonien äusserlich ausserordentlich verschiedenes Gebilde. Dasselbe gilt von den Antheridien und Archegonien der Archegoniaten. Trotzdem ist die Annahme, dass diese Organe, ähnlich etwa wie die Mikro- und Makrosporangien der Pteridophyten, sich von einer ursprünglich

1) Pringsheim, Ueber Paarung von Schwärm-sporen, die morphologische Grundform der Zeugung im Pflanzenreich. Monatsber. der Berliner Akademie 1869, Gesammelte Abhandlungen pag. 85 ff.

2) Dass auch die männliche Sexualzelle dem undifferenzierten Ausgangsstadium gegenüber Veränderungen erfahren hat, ist bekannt. Vgl. z. B. betr. *Volvox* die Bemerkung in Goebel, Organographie pag. 24.

gleichen Grundform aus weiter entwickelt haben, eine naheliegende. Sie gewinnt eine Stütze namentlich auch dadurch, dass die Homologie zwischen männlichen und weiblichen Sexualorganen um so klarer hervortritt, je tiefer wir in der Stufenleiter des Systems hinabsteigen.

Ich habe diese Frage schon vor einer Reihe von Jahren erörtert.¹⁾ „Es lässt sich bezüglich der Entwicklung der Antheridien und Oogonien der besprochenen Algen eine Homologie der Entwicklung unschwer constatiren, die aber meist dadurch verdeckt wird, dass in den Antheridien Theilungen stattfinden, die in den Oogonien unterbleiben.“ Es wurde dies am Beispiel von *Oedogonium* und *Cutleria* ausgeführt und nachgewiesen, dass ganz Analoges auch für *Fucus* gilt, obwohl hier Antheridien und Oogonien sehr beträchtlich von einander abweichen. Es zeigte sich nämlich — was auch spätere Autoren bestätigt haben —, dass in den Antheridien die Spermatozoen ebenso durch eine wiederholte Zweitheilung des Kernes entstehen, wie die Eizellen im Oogonium. Es darf wohl als ein Beleg für die Richtigkeit der damals vertretenen Anschauungen betrachtet werden, dass ein Fall, der nach den seinerzeit vorliegenden Angaben ihnen zu widersprechen schien, bei genauerer Untersuchung sich vielmehr als Stütze derselben erwies. Die Angaben von Pringsheim über den Ursprung der Antheridien von *Coleochaete pulvinata* wiesen denselben eine andere Entstehung zu, als den Oogonien. Während die letzteren aus den Endzellen der den Thallus zusammensetzenden Fäden entspringen, erschienen die Antheridien als seitliche Aussprossungen. In der Besprechung dieser Angaben wurde hervorgehoben (a. a. O. pag. 417), dass auch bei den Antheridien die Möglichkeit vorliegen würde, sie als umgebildete Endzellen von Thallusästen zu betrachten, wenn ihre Entstehung eine andere wäre als die von Pringsheim angenommene. Die Untersuchungen von Oltmanns²⁾ haben gezeigt, dass dem in der That so ist, dass also die damals als möglich hingestellte Homologie wirklich vorhanden ist. Es ist wohl anzunehmen, dass auch bei *Coleochaete scutata* die Antheridien nicht aus alten Thalluszellen entstehen (wie Pringsheim annahm), sondern aus Endzellen von Zellreihen, die von anderen umwachsen dann als innere Zellen erscheinen.

1) Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane 1883. In Schenk, Handbuch der Botanik pag. 413 ff.

2) Oltmanns, Die Entwicklung der Sexualorgane bei *Coleochaete pulvinata*. Flora 83. Bd. (1898) pag. 8.

Dass übrigens die Stellung der männlichen Organe bei Thallophyten eine etwas andere ist, als die der weiblichen, ist ein nicht seltener Fall. Ein einfaches Beispiel bietet *Batrachospermum*. Die Carpogonien sind hier terminal an den Seitenästen der Pflanze, ebenso die „Spermatangien“¹⁾, nur schliessen letztere Aeste höherer Ordnung ab. Es sieht wegen ihrer zuweilen rasch hinter einander auftretenden Bildung auch hier nicht selten so aus, als ob sie an Trägerzellen seitlich hervorsprossen würden, indes stellen sie offenbar überall die Enden von (oft ganz reducirten) Aesten dar und stimmen also — von der Sprossordnung abgesehen — mit den Carpogonien überein. Ebenso ist es bei *Fucus*, wo die Oogonien terminal, die Antheridien seitlich an den aus der Innenseite der Conceptakeln entspringenden Zellfäden entstehen, mutatis mutandis auch bei *Chara*. Mir scheint, dass für manche dieser Fälle biologisch derselbe Gesichtspunkt in Betracht kommt, den ich für die verschiedene Vertheilung von männlichen und weiblichen Blüten bei manchen diklinen Holzpflanzen geltend zu machen gesucht habe. (Organographie der Pflanzen pag. 654.) Es wurde dort hervorgehoben, dass, wo männliche und weibliche Blüten verschiedene Stellung haben (z. B. die weiblichen Blüten von *Pinus* normal an Stelle der Langtriebe, die männlichen an Stelle der Kurztriebe), dies teleologisch dadurch verständlich sei, dass die weiblichen Blüten in der Sprossregion auftreten, welche auch sonst die geförderte, d. h. die besser ernährte ist. Indem ich betreffs anderer Holzpflanzen auf die a. a. O. angeführten Beispiele verweise, sei nur auf das ganz analoge Verhalten der Antheridien und Archegonien an Farnprothallien hingewiesen. Die Antheridien können bei den Polypodiaceen z. B. so ziemlich überall auftreten, die Archegonien sind auf das Gewebepolster beschränkt, das sich auf der Prothalliumunterseite findet. Die Zweckmässigkeit dieser Erscheinung leuchtet ohne Weiteres ein, die causale Verknüpfung werden wir zunächst nur ganz allgemein darin erblicken können, dass für die Hervorbringung der weiblichen Sexualorgane in diesen Fällen „bessere Ernährung“ nothwendig ist (oder ihrer Anlegung eine längere Reihe

1) Dieser Ausdruck wird neuerdings für die Bildungsstätten der Spermarien gebraucht, die früher theilweise als Antheridien bezeichnet wurden (so z. B. von Solms-Laubach, Ueber die Fruchtentwicklung von *Batrachospermum*, Bot. Ztg. 1867 pag. 161 ff); als Antheridien werden dann Gruppen von Spermatangien benannt. Ich muss gestehen, dass ich die alte Bezeichnung für die zweckmässigere halte und vorziehen würde, von Antheridien und Antheridienständen zu reden. Indes ist dies Sache der Algologen.

von Umsetzungen vorhergehen muss), als für die der männlichen, eine Bezeichnung, der man vorwerfen kann, sie sei eine vage, die aber doch nicht ohne Bedeutung ist. Dass teleologisch auch noch andere Beziehungen für die verschiedene Stellung der beiden Sexualorgane in Betracht kommen können, ist übrigens zweifellos. Bei *Chara* und *Nitella* z. B. finden wir die Oogonien so angebracht, dass sie zwischen dem Blatt und der Sprossachse in geschützter Stellung ihre Sporen heranreifen können. Im Uebrigen sollen die verschiedenen Stellungsverhältnisse der Sexualorgane im Folgenden nicht oder nur beiläufig berührt werden; nur die Uebereinstimmung im Aufbau der Organe selbst sei näher untersucht. Der Nachweis einer solchen Uebereinstimmung wird, wie schon oben erwähnt, um so schwieriger, je höher wir im System hinaufgehen. Dass die Frage, wie weit die Homologie geht, aber auch hier keine unfruchtbare ist, möchte ich in den folgenden Ausführungen nachweisen. Sie sollen zeigen, dass zu dem schon früher hervorgehobenen Vorgang (Unterbleiben von Theilungen in den weiblichen Organen, welche in den männlichen auftreten) bei manchen Pflanzen noch zwei weitere kommen: Sterilwerden bestimmter Zellen in den weiblichen Organen, die sich in den männlichen weiter entwickeln, und in Verbindung damit eine Verschiebung der Zellenanordnung, welche die ursprüngliche Uebereinstimmung verdeckt.

1. Characeen.

Bei der Beurtheilung der Verwandtschaftsverhältnisse der Characeen lassen sich zwei Strömungen unterscheiden: die eine sucht sie nach oben — zu den Archegoniaten hin — zu ziehen, die andere nach unten zu den Algen. Die Litteratur hierüber anzuführen ist kaum nothwendig, es genüge, daran zu erinnern, dass Hofmeister¹⁾ die Eiknospen der Charen direct als „Archegonien“ bezeichnete; betreffs der Antheridien sagt er (a. a. O. pag. 8 Anm. 1): „Eine bemerkenswerthe Analogie mit den Charen zeigt das in Bezug auf seine Vegetationsorgane niederste Moos (*Anthoceros*) darin, dass seine Antheridien, denen der Charen gleich, durch Auswachsen der Wandzellen eines Intercellularraums angelegt werden (die bekannten rothen Kugeln der Charen sind selbstverständlich als Antheridienstände zu betrachten. Im Mittelpunkt der bis dahin gleichwerthigen, kugeligen Zellmasse bildet sich ein Hohlraum, in den hinein die Antheridien sich ent-

1) Ueber die Stellung der Moose im System. Flora 1852 pag. 1 ff.

wickeln).“ Die Charen erscheinen nach dieser Auffassung als eine Fortsetzung der Bryophytenreihe nach unten hin.

Die Hofmeister'sche Auffassung hat durch spätere Untersuchungen keine Stütze gefunden. Erst in neuerer Zeit versuchte Götz¹⁾ durch Verfolgung der Entwicklungsgeschichte „eine auffallende Aehnlichkeit in mancher Hinsicht zwischen der Entwicklung der Oogonien der Charen und derjenigen der Laubmoosarchegonien“ (z. B. *Andreaea*) nachzuweisen. Die bekannten, unten näher zu besprechenden „Wendungszellen“ im Oogonium (Fig. 1) fasst er auf als die reducirte Wandung eines Archegoniums. Leider hat der Autor aber nicht, wie man erwarten konnte, den Vergleich wirklich durchgeführt. Soll eine Aehnlichkeit vorhanden sein, so darf sie sich nicht gründen auf einen äusserlich ähnlichen Eindruck, es fragt sich vielmehr, wie weit die im Archegonium vorhandenen gesetzmässigen Theilungsfolgen auch im Characeen-Oogonium sich nachweisen lassen. Gehen wir zunächst von dem von Götz gegebenen Schema (Fig. 2, I) aus. Die aus der „Knotenzelle“ (*Kn*) der Eiknospe entspringenden Hülschläuche (*H*) kommen für uns weiter

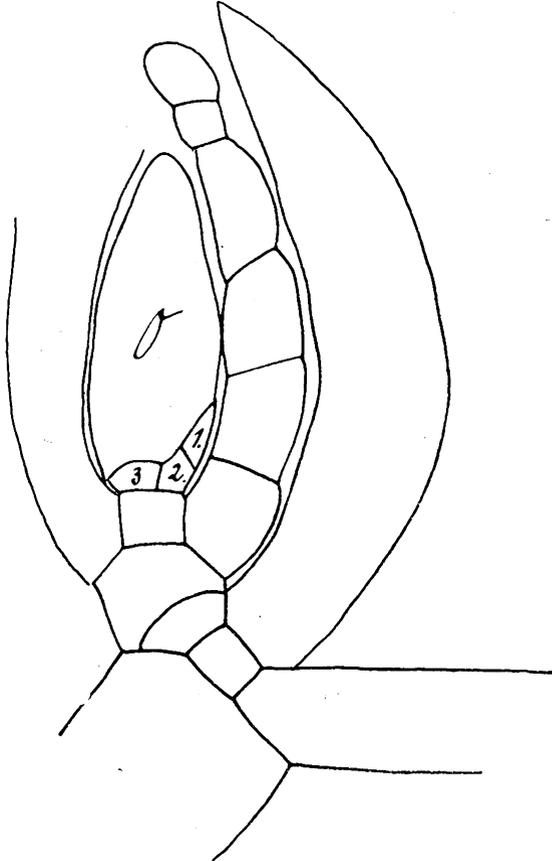


Fig. 1. *Nitella subtilissima*. Eiknospe und Umgebung im optischen Längsschnitt. 1, 2, 3 die drei sterilen „Wendungszellen“, O die fertile (zur Eibildung benützte) (stark vergr.). Die Hülschläuche liegen unten dem Oogon eigentlich dicht an.

1) Götz, Ueber die Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen. Bot. Ztg. 1899 pag. 1.

nicht in Betracht. Vielmehr handelt es sich um die Theilungen in der Endzelle, die zum Oogonium wird. Nach Götzt geht ihre Entwicklung folgermaassen vor sich.

„Die erst freie, späterhin jedoch von einer Hülle umschlossene centrale Scheitelzelle, A. Braun's primäre Kernzelle, gliedert zunächst an ihrer Spitze, wie Fig. 1¹⁾ zeigt, eine flache, halblinsenförmige, kleinere Zelle ab (W_1), die jedoch durch das Wachsthum der unteren Zelle bald auf die Seite gerückt wird [Fig. 2 u. 3]²⁾. Die untere Zelle, von A. Braun secundäre Kernzelle genannt, schneidet durch eine zweite, verticale, nach hinten liegende Wand eine zweite Zelle ab (W_2) und wird zur tertiären Kernzelle. Letztere theilt sich dann nochmals durch eine wie im ersten Falle horizontale Wand,

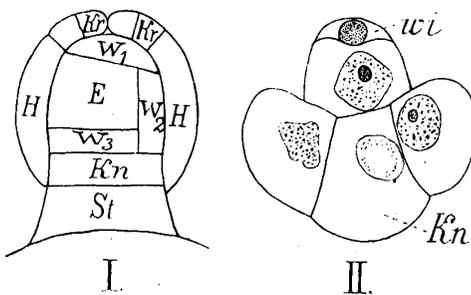


Fig. 2. (Nach Götzt.) I. Angebliches Schema für die Theilungen im jungen Oogonium. *H* Hüllschläuche, *Kn* Knotenzelle, W_1 , W_2 , W_3 sterile („Wendungs“-) Zellen, *Kr* Krönchen. II. Junges Oogon schief von unten. *wi* (statt W_1) erste Wendungszelle.

wodurch an der Basis die dritte Zelle (W_3) entsteht. Die so entstandene quaternäre Kernzelle wird zur eigentlichen Eizelle (*e*), die drei abgeschnittenen Zellen sind die Wendungszellen A. Braun's.“ Weiterhin hebt Götzt hervor, die erste bei der Theilung der Endzelle der Eiknospe auftretende Wand habe eine horizontale, die zweite eine vertikale, die dritte wiederum eine horizontale Lage.

Setzen wir zunächst voraus, diese Angaben seien thatsächlich richtig, und fragen wir uns, ob die Theilungsfolgen und -Richtungen mit den in der Archegoniumanlage der Moose auftretenden übereinstimmen, so ergibt sich sofort, dass die von Götzt angenommene „auffallende Aehnlichkeit“ nicht vorhanden ist. Die Mutterzelle eines Moosarchegoniums theilt sich nicht durch eine a) horizontale, b) verticale, c) horizontale Theilungswand; es treten vielmehr hinter einander drei verticale Theilungswände auf, die eine centrale von drei peripherischen Zellen trennen; erst in der inneren Zelle bildet sich eine

1) In unserer Fig. 2, II kopirt.

2) Der Tafel I a. u. O.

horizontale Wand.¹⁾ Die Angaben von Götzt über die Entstehung der Wendungszellen (welche sich übrigens, wie unten gezeigt werden soll, ganz an die von A. Braun anschliessen) rechtfertigen also den von ihm gezogenen Schluss in keiner Weise²⁾, zudem entsprechen aber auch seine thatsächlichen Angaben nicht meinen Befunden.

Vor Allem sei aber darauf hingewiesen, dass der — dem Wunsche phylogenetische Anknüpfungspunkte zu finden entsprungenen — Neigung, die Organbildung von Pflanzen, die verschiedenen Gruppen angehören, in Parallele zu setzen, stets mit grosser Vorsicht wird begegnet werden müssen. Zunächst handelt es sich doch immer darum, innerhalb einer Gruppe die Organbildung zu vergleichen. Auch die Characeen wurden von diesem Gesichtspunkt aus a. a. O.³⁾ besprochen. Nach den damals vorliegenden Angaben schien es, dass die Einzelentwicklung der Antheridien und der Oogonien hier eine durchaus verschiedene sei; die Darstellung beschränkte sich deshalb darauf, hervorzuheben, dass die Stellungsverhältnisse von Oogonien und Antheridien nicht (wie dies geschehen war) dazu berechtigen, ihnen einen verschiedenen „morphologischen Werth“ zuzuschreiben. Im 88. Bande dieser Zeitschrift hat nun Ernst eine interessante Abhandlung veröffentlicht, welche darauf hinweist, dass die Homologie zwischen Antheridium und Oogonium doch vielleicht weiter geht, als man früher annahm. Er fand merkwürdige Mittelbildungen zwischen Antheridien und Eiknospen und verfolgte auch die Entwicklung der letzteren. Da seine Befunde aber von denen von Götzt abweichen und Ernst auf diese Abweichungen (welche für die Deutung der Oogonien von ausschlaggebender Bedeutung sind) nicht näher eingeht, so schien es mir erwünscht, die Entwicklung der Oogonien nachzuprüfen und der Frage nach der Homologie zwischen Oogonien- und Antheridienentwicklung nach 20jähriger Pause wieder näher zu treten. Als Material wurde eine der kleinsten Nitellen, die in Westaustralien von mir gesammelte *Nitella subtilissima*, benützt.

Ehe ich indes auf meine eigenen Befunde eingehe, möchte ich die Angaben desjenigen Forschers anführen, von welchem der Namen

1) Vgl. das Schema Fig. 9, III.

2) Es gilt vielmehr auch für diesen Versuch das, was de Bary (Bot. Ztg. 1881 pag. 11) früher gesagt hatte: „Was man in dieser Beziehung für ihren Anschluss an die Bryophyten vorgebracht hat, ist doch im Grunde Alles bei den Haaren herbeigezogen und verfehlt. Die einzige wirkliche Uebereinstimmung mit den Moosen liegt in Gestalt und Bau der fertig entwickelten Samenfäden.“

3) Vgl. Entwicklungsgeschichte pag. 418.

„Wendungszellen“ stammt, zumal es wohl meist in Vergessenheit gerathen ist, wie diese sonderbare Bezeichnung entstanden ist. A. Braun führt in seiner bekannten Abhandlung „Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen“¹⁾ an, dass C. Müller zuerst an der Basis des Oogoniums eine Zelle (die in Fig. 1 mit 3 bezeichnete) bemerkte, und dass Naegeli 1848 A. Braun auf das Vorhandensein zweier weiterer, im Innern der Sporenhülle befindlicher Zellen aufmerksam gemacht habe. Die Entstehung dieser Zellen schildert er folgendermaassen: „Noch ehe die drei Hüllblätter (der Sporenknospe) ihre Gliederung erhalten und über dem Kern des Sporenknöspchens sich zusammenschliessen, geht in der ursprünglich einfachen, fast kugelförmigen Zelle desselben folgender eigenthümliche Theilungsprozess vor sich. Die genannte Zelle (ich will sie um die Vorgänge bestimmter bezeichnen zu können die primäre Kernzelle nennen) theilt sich durch eine fast horizontale, sehr bald aber durch das ungleiche Wachstum der beiden Seiten des Kerns schief nach hinten geneigte Wand in zwei sehr ungleiche Zellen, von welchen die obere ein sehr flaches, halblinsenförmiges Kugelsegment vorstellt, ... sie hat kaum ein Wachstum, weshalb sie später der heranwachsenden Hauptzelle des Kerns gegenüber verschwindend klein erscheint. Sie ist somit eine Zelle, die nur angelegt zu werden scheint, um das Wachstum nach dieser Seite hin definitiv abzuschliessen und, wie die folgende Theilung zeigt, einer anderen Seite zuzuwenden. Ich will sie daher die erste Wendungszelle nennen. Die primäre Kernzelle wird nach Ablegung dieses ersten Segmentes zur secundären Kernzelle, welche nun nach einer anderen Seite hin, nämlich der hinteren, denselben Process wiederholt, indem sie sich in zwei sehr ungleiche Zellen theilt, die tertiäre Kernzelle und die zweite Wendungszelle, welche als sehr flaches Kugelsegment von der Hinterseite der grossen Kernzelle gleichsam abgeschnitten wird. Da sie nach oben an die ersten Wendezelle, nach unten an die Knotenzelle des Hüllquirls stösst, so erscheint sie als eine Halblinse mit nach oben und unten abgestutztem Rand. . . . Die Bildungsfähigkeit des Kerns wendet sich nun, im Kreise fortschreitend, wieder um einen Quadranten weiter, indem sich die tertiäre Kernzelle von Neuem theilt in eine quaternäre Kernzelle und eine dritte Wendungszelle, welche von der Basis der tertiären Kernzelle abgeschnitten wird. Sie stellt daher eine wagrechte, dünne, kreisförmige Scheibe dar, welche auf

1) II. Theil, Monatsber. der Berliner Akademie 1853 pag. 77.

der Seite, mit welcher sie an die zweite (senkrechte) Wendezelle stösst, abgekürzt ist. . . .“

Die „Wendungenzellen“ sind später von Sachs zuerst bei *Nitella* richtig abgebildet worden. Götz gibt der Braun'schen Darstellung gegenüber nichts Neues an, er hat den Verlauf der Wände nicht genauer verfolgt, glaubt aber Braun's Angabe, dass zunächst eine horizontale Wand entstehe, durch Mikrotomschnitte stützen zu können. Seine Fig. 1 auf Tafel I, welche ich in Fig. 2, II reproducire, ist aber meiner Ansicht nach nicht (wie der Autor offenbar annimmt) ein Längsschnitt durch eine junge Eiknospe. Wäre dies der Fall, so müsste die Zelle, die ich in Götz' Figur (s. oben Fig. 2, II) mit K_n bezeichnet habe, eine „Knotenzelle“ sein. Dass sie das nicht ist, geht schon aus ihrer bedeutenden Grösse und ihrer starken Wölbung nach unten hervor. Sie ist vielmehr nichts als ein schief durchschnittener Hüllschlauch, wie die beiden anderen Zellen. Die „primäre Kernzelle“ ist demgemäss gleichfalls nicht längs, sondern schief quer getroffen.

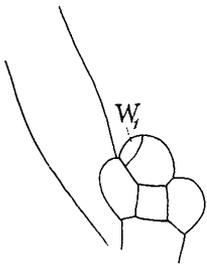


Fig. 3. *Nitella subtilissima*. Junges Oogon im optischen Längsschnitt. W_1 die erste Wendezelle.

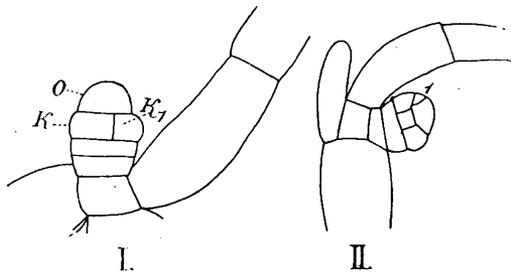


Fig. 4. *Nitella subtilissima*. I. Junge Eiknospe im Längsschnitt. O Mutterzelle des Oogons im opt. Längsschnitt, aus der Knotenzelle K entwickelt sich der erste Hüllschlauch auf der dem Endblättchen zugekehrten Seite K_1 . II. Schema für den Ansatz der ersten Wendungenzelle (1).

Die erste Wand habe ich, im Widerspruch zu den Angaben von A. Braun und Götz nie als eine Querwand angetroffen, sondern stets als eine Längswand (Fig. 3 W_1), allerdings als eine schief zur Längsachse der primären Kernzelle verlaufende. Dies hängt damit zusammen, dass wir eine Theilung in sehr ungleiche Hälften vor uns haben. Die Antheridiummutterzelle dagegen theilt sich durch eine Längswand in zwei gleiche Zellen, die annähernd halbkugelig sind, dieser folgt eine zweite, auf ihre rechtwinklige, darauf eine Querwand. Wir wollen die erste Längswand die Halbirungs-, die zweite die Quadranten-, die

ditte die Octantenwand nennen. Im Oogonium haben wir eine ungleiche Theilung. Die Halbirungswand, welche die erste Wendungszelle abschneidet, setzt sich meist uhrglasförmig scheinbar an die Aussen- seite der primären Kernzelle an (Fig. 3), erreicht also die Basalwand derselben scheinbar gewöhnlich nicht; gelegentlich ist es der Fall. In Wirklichkeit aber setzt sich die erste Wand der Basalwand der Oogoniumzelle fast stets an (vgl. das Schema Fig. 4, II). Dass es anders aussieht, rührt daher, dass diese, die ursprünglich flach ist (Fig. 4, I), nach Auftreten der zur Bildung der Hülschläuche führenden Theilungen in der Knotenzelle eine Brechung erfährt (Fig. 4, II),

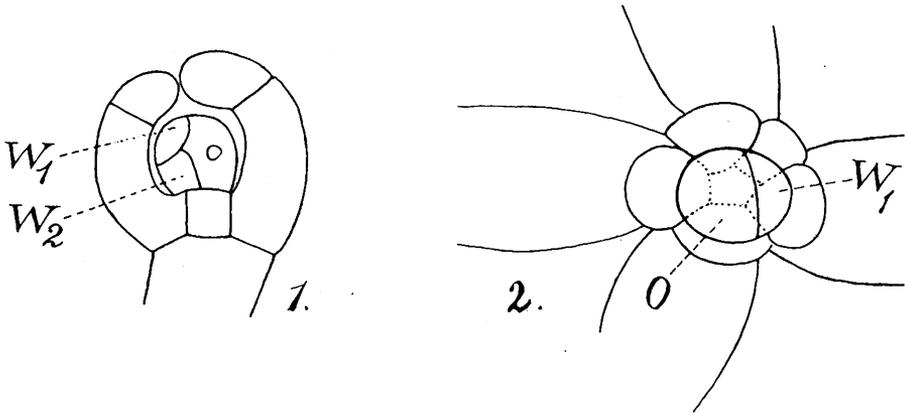


Fig. 5. *Nitella subtilissima*. 1. Junge Eiknospe im optischen Längsschnitt. 2. Eine andere von oben gesehen. W_1 , W_2 sterile Zellen, O fertiles Octant.

so dass nur noch der mittlere Theil der ursprünglichen Basalwand als Querwand erscheint, die Seitentheile scheinen der Längswand anzugehören. Daher rührt es auch, dass die Hülschläuche unten mit dem Oogonium „congenital“ zusammenhängen, was auf einigen der hier reproducirten Figuren (z. B. Fig. 1, Fig. 5, I) absichtlich ausser Acht gelassen wurde. Von den Götz'schen Figuren (Tafel I) zeigen dies (abgesehen von der sicher irrthümlich gedeuteten Fig. 1) auch alle ausser Fig. 2.¹⁾ Es unterliegt für mich keinem Zweifel, dass die erste „Wendungszelle“ (W_1 Fig. 3) einer frühzeitig in der Entwicklung zurückbleibenden Längshälfte des Anthe-

1) Ernst (a. a. O. pag. 5) sagt nur: „Zunächst wird an der Spitze der Scheitelzelle . . . eine kleine, flache Zelle abgegliedert, deren Wand gegen die Sprossseite hin geneigt ist.“

ridiums entspricht, welche von vornherein kleiner angelegt wird als die andere.

Wie schon Braun fand, entwickelt sich von den beiden ungleichen Hälften nur die grössere weiter. Was bedeutet nun die Wand, welche die zweite Wendungszelle abschneidet? Ihr Verlauf ist nicht leicht zu verfolgen, weil auch sie von vornherein „verschoben“ ist. Sie setzt sich einerseits der Wand der ersten Wendungszelle, andererseits der Basalwand der primären Kernzelle an. Aber wie? Nach der Ansicht von A. Braun und Götz müsste ein Querschnitt durch den unteren Theil der Knospenzelle, welcher die beiden Wendezellen trifft, etwa die in Fig. 6, II angegebene Form haben: Die Wand $a a_1$, welche die Wendungszelle 2 abschneidet, würde unten an zwei Stellen die Aussenwand der primären Kernzelle so schneiden, dass ihr Ansatz an die Basalwand dem Ansatz der ersten Wendungszelle gleichsinnig

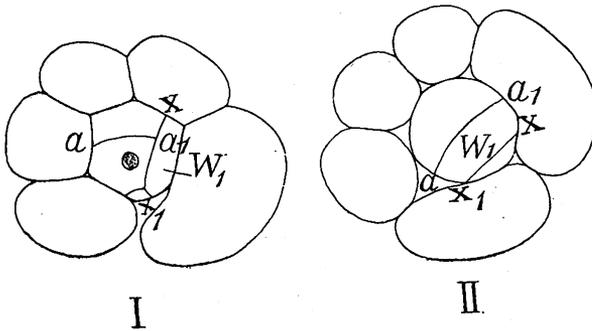


Fig. 6. I. *Nitella gracilis*. Querschnitt durch den basalen Theil einer Eiknospe. Aussen die fünf quergetroffenen Hülschläuche, $X X_1$ die Wand, welche die erste sterile Zelle (W_1) abschneidet, $a a_1$ die zweite Wand, diese ist oben quer abgeschnitten, man sieht sie von oben — ihr Ansatz bei a deutlich. II. Schema für den Ansatz von $a a_1$, wie er nach A. Braun (und Götz) sein müsste.

gerichtet ist. Nach meinen Wahrnehmungen ist dies aber nicht der Fall. Es ist vielleicht am einfachsten, von Fig. 7 auszugehen. Diese zeigt in schematischer und etwas übertriebener Weise, dass die Wand 2 seitlich schief zur Längsachse des Oogons verläuft, nicht in der durch Punktirung angedeuteten der Fig. 6, II entsprechenden Lage. Sie schneidet die Wand 1 annähernd rechtwinklig, aber nur auf einer kurzen Strecke. Sie hat also nicht die von A. Braun und Götz angenommene Form, verläuft auch nicht, wie Ernst annimmt, vertical, sondern setzt sich rechtwinklig an einerseits der Innenwand der ersten Wendungszelle, andererseits der Basal- und Aussenwand. Es war mir von Werth, die an

durchsichtig gemachten Oogonien gemachten Beobachtungen, welche ohne Rollung der Oogonien doch kein ganz sicheres Bild geben, an einem Mikrotomquerschnitt durch die Basis eines Oogons kontrolliren zu können. Herr Prof. Giesenhagen hatte die Freundlichkeit, seine zahlreichen Mikrotomschnitte von Characeen auf die in Rede stehende Frage hin zu durchmustern; es fanden sich in der That Präparate von *Nitella gracilis*, welche meine Annahme bestätigen. In Fig. 6, I ist ein solcher Schnitt (nach einer Zeichnung von Giesenhagen) abgebildet. Man sieht die Wand $a a_1$ von oben. Sie setzt sich annähernd rechtwinklig der Wand $X X_1$ an, welche die Wendungszelle 1 abschnitt, und trifft die Aussenwand nur an einer Stelle.¹⁾ Es fragt sich nun, welcher der Theilungswände im jungen Antheridium diese zweite Theilung im Oogon gleichgesetzt werden kann. Die meiste Uebereinstimmung ergibt sich, wenn man sie als „Quadrantenwand“ betrachtet, welche in der Antheridiummutterzelle rechtwinklig auf der

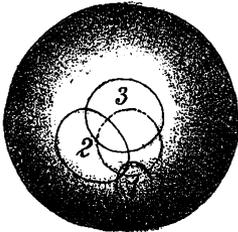


Fig. 7. Schematische Darstellung der Anordnung der Wendungszellen in einem *Nitella*-Oogonium. Die Hüllschläuche sind weggelassen, das Oogonium ist von unten gesehen gedacht.

ersten Längswand die beiden Halbkugeln in Quadranten theilt. Hier im Oogonium theilt sich nur die eine Hälfte und diese sehr ungleich. Dementsprechend hat auch hier die Lage der Theilungswand eine Verschiebung erfahren: sie setzt sich der ersten Längswand nur auf einem kurzen Stück an und bleibt in der Basis des Oogons, statt dessen Scheitel zu erreichen.²⁾ Die dritte Wendungszelle ist am leichtesten zu deuten. Nehmen wir an, dass die zweite Theilung eine Quadrantentheilung war, so ist die dritte Wand eine zweifellose Querwand, die die grössere Quadrantenzelle in zwei (sehr ungleiche) Oktanten theilt, also die Oktantenwand. So können wir also jetzt sagen: Die

1) Da diese Wand schräg geneigt ist, ist sie auf dem Schnitte zweimal getroffen, daher der kleine Zwickel bei X_1 .

2) Zugleich erklärt auch der oben geschilderte Verlauf dieser Wand, warum man sie bei gewisser Lage des Oogoniums so sieht, als ob sie an dessen basale Wand sich nur in einer Ecke ansetzen würde (vgl. Fig. 8, III und die Sachs'sche Figur [Fig. 40 D in Goebel, Grundzüge] von *Nitella flexilis*). Nach der Braun-Götz'schen Auffassung müsste diese Zeichnung unrichtig sein, sie ist es aber nicht. Wohl aber ist die in der genannten Abbildung in Fig. B gezeichnete Wendungszelle nicht, wie Sachs annahm, die erste, sondern die (bei dieser Lage allein sichtbare) dritte. In Fig. C sind nur die zweite und dritte, nicht die erste sichtbar.

Wendungszellen entsprechen den Theilungen im Antheridium, nur dass dabei stets eine Hälfte verkümmert. Wir haben zunächst zwei Längsheilungen, die rechtwinklig auf einander stehen, dann eine Querheilung; die Eizelle entspricht einem Oktanten, und zwar dem vorderen oberen, des Antheridiums.

Zugleich geht aus dem Gesagten hervor, dass nach jeder oben vertretenen Auffassung weder die von A. Braun angenommene „Wendung“ des

Wachstums vorkommt (thatsächlich spricht sich schon bei der Anlegung der Wände die ungleichmässige Wachstumsvertheilung aus), noch eine „im Kreise fortschreitende“ Bildungsthätigkeit. Der Namen „Wendungszellen“ ist einer nicht haltbaren Vorstellung entsprungen und würde besser durch „sterile Zellen“ ersetzt. Die Wendungszellen sind übrigens bei *Nitella subtilissima* auch am reifen Oogonium noch deutlich wahrnehmbar, während sie bei *N. syncarpa* nach Ernst durch die Vergrößerung der Eizelle zusammengepresst werden und verschwinden.

Gegen die soeben gegebene Deutung lassen sich verschiedene Einwände erheben. Vor Allem fragt es sich, ob die Wand, welche die zweite Wendungszelle abschneidet, stets den angegebenen Verlauf hat. Schwankungen kommen zweifellos vor, was ja bei rückgebildeten

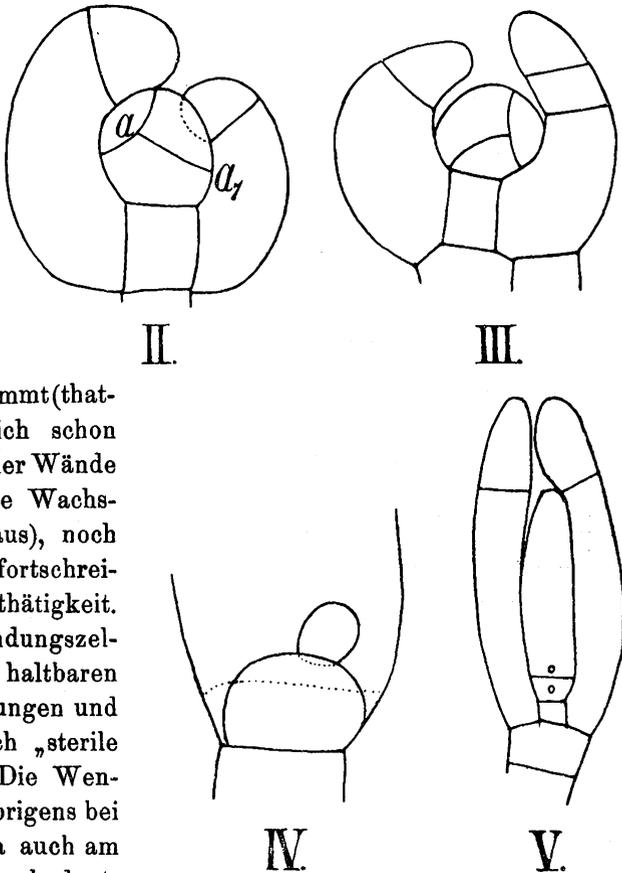


Fig. 8. *Nitella subtilissima*. II. Oogon, in welchem die zweite Wendungszelle (durch die Wand a_1 abgegrenzt) in abnormer Grösse und Lage gebildet ist. III. Normales Oogon in anderer Lage. IV. Basis eines Oogons, die zwei ersten Wendungszellen von der Fläche gesehen. V. *Chara australis*. Junges Oogon im opt. Längsschnitt.

Organen nicht selten ist. So ist in Fig. 8, II ein Fall abgebildet, in welchem die Wand a_{a_1} schief-quer zur Oogoniumlängsachse gerichtet ist. In diesem Falle kann sie nicht als Oktantenwand bezeichnet werden, sondern entspricht einer Quadrantenwand. Auch im Antheridium würde eine ausgedehntere Beobachtungsreihe wohl zeigen, dass die Reihenfolge der ersten drei Wände keine ganz constante ist. Man könnte auch bei dem gewöhnlichen Verlauf der Theilung die zweite Theilung als eine schief nach unten verschobene Quertheilung betrachten. Der Grundgedanke meiner Auffassung würde dadurch nicht wesentlich geändert, nur würde die Uebereinstimmung mit den Antheridiumwänden eine weniger grosse sein.

Was die von Ernst beschriebenen Missbildungen anbelangt, so würden diese mehr zu der Auffassung der zweiten Wendungszelle als einer durch Quertheilung entstandenen passen. Die erste Wand ist hier stets deutlich eine Längswand, und zwar eine, die thatsächlich meist als Halbirungswand auftritt, wobei auch die normal verkümmerte Antheridienhälfte eine Weiterentwicklung zeigt. Es treten aber auch hier Schwankungen auf (vgl. z. B. Ernst's Figur Taf. II, 19), welche zeigen, dass hier wirklich etwas Anderes als das „Normale“ eintritt; es ist keine quantitative, sondern eine qualitative Veränderung. Ich kann deshalb Ernst's Deutung bestimmter Zellen als Wendungszellen nicht überall für sichergestellt halten.

Eine weitgehende Uebereinstimmung in der Entwicklung von Antheridium und Oogonium in der normalen Entwicklung wird man schon deshalb nicht erwarten können, weil das Antheridium durch seinen complicirten Bau zeigt, dass es dem primitiven Verhalten gegenüber ein stark verändertes Gebilde ist. Da wir indes keinerlei Formen kennen, die wir als primitivere Vorläufer der Charen betrachten könnten, so würden phylogenetische Speculationen auf äusserst unsicherer Basis ruhen, aber die Annahme von Ernst (a. a. O. pag. 32), „dass die Wendezellen eben die Reste von vier oder acht Zellen sind; die in ihrer Entstehung und Anordnung mit den Octanten eines jungen Antheridiums übereinstimmen“, scheint mir eine wohl begründete. Sie führt zu der weiteren Folgerung, dass ursprünglich im Characeen-Oogonium mehr als eine Eizelle erzeugt wurde. Ganz ähnliche Erscheinungen kennen wir ja auch bei anderen Thallophyten. Es sei erinnert an das von Oltmanns untersuchte Verhalten der Oogonien der Fucaceen. Während bei *Fucus* selbst der Oogoniuminhalt sich in acht Theile theilt, die sämmtlich zu Eizellen werden, sind deren bei *Ascophyllum nodosum* z. B. nur vier vorhanden. Die Entwickelungs-

geschichte zeigt aber, dass auch hier durch wiederholte Zweitheilung acht Kerne entstehen, die Centra von acht „potentiellen“ Eizellen. Es gehen aber vier Zellkerne zu Grunde, ohne dass es zur Abgrenzung von sterilen Zellen im Oogonium käme. Bei anderen Gattungen geht die Reduction noch weiter.¹⁾ Uebrigens könnte man bei *Nitella* die von Götze angegebene (aber weiterer Aufklärung bedürftige) „Ausscheidung von Kernsubstanz“ aus dem Kern der fertilen Zelle vielleicht als Andeutung einer weiteren Theilung des Octanten betrachten. Da es sich aber um einen nur ganz unvollständig bekannten Vorgang handelt, möchte ich darauf weiter kein Gewicht legen.

Die oben vorgenommene „Deutung“ der sterilen („Wendungs“-) Zellen ist zunächst eine formale. Es ist mir aber²⁾ sehr wahrscheinlich, dass diesen Zellen, die sich von der fertilen auch durch Chlorophyllmangel unterscheiden, eine functionelle Bedeutung zukommt. Es ist ja bekannt, welche grosse Mengen von Reservestoffen im Oogonium angehäuft werden. Wir dürfen mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass diese nur zum geringsten Theile das Produkt der eigenen Assimilationsthätigkeit des Oogoniums sein werden. Der grössere Theil wird von der übrigen Pflanze herkommen, die ja bei einer Anzahl von Characeen nach der Sporenbildung abstirbt. Die zugeführten Baustoffe werden aber (soweit sie nicht etwa durch die Hüllschläuche direct zugeleitet werden) die „Wendungszellen“ zu passiren haben, die an der Basis des Oogoniums, zwischen diesem und der Knotenzelle sich befinden. Vielleicht gelingt es, die Rolle, welche diese Zellen dabei spielen, später festzustellen, sei es nun, dass es sich um Ausscheidung von Enzymen oder andere Vorgänge handelt. Wir würden die „Wendungszellen“ dann physiologisch etwa vergleichen können den „Deckzellen“, welche die grossen Eizellen der Gymnospermen umgeben und sicher bei deren Ernährung betheiligt sind. Und es wäre dann auch biologisch verständlich, dass bei *Chara* nur eine basale „Wendungszelle“ sich vorfindet (vgl. Fig. 8, V), denn diese ist nach der oben ausgesprochenen Vermuthung eben die, welche functionell hauptsächlich in Betracht kommt. Dass die sie abtrennende Wand eine Quer-

1) Auch bei Samenpflanzen finden sich analoge Verhältnisse. So bei der Pollenbildung der Cyperaceen; bei *Carex* z. B. wird von den vier Kernen, in welche sich der Kern der Pollenmutterzelle getheilt hat, nur einer zur Pollenbildung verwendet, die drei anderen bleiben in einer Ecke der Pollenmutterzelle liegen und gehen zu Grunde. (Vgl. Juel in Jahrb. f. wiss. Botanik XXXV pag. 646 ff.; daselbst weitere Litteratur.)

2) Im Gegensatz zu der von Ernst geäusserten Ansicht, dass die Wendezellen ohne Zweifel nutzlos seien (a. a. O. pag. 29).

wand ist, hat auch in morphologischer Beziehung nichts Verwunderliches. Chara zeigt betreffs der sterilen Zellen ein weniger primitives Verhalten als Nitella, insofern als nur Eine „Wendungszelle“ zur Ausbildung gelangt. Dass diese durch eine Querwand abgetrennt wird, hängt mit Folgendem zusammen. Die jungen Oogonien zeigen denen von Nitella gegenüber schon früher eine Längsstreckung (der eine Quertheilung entspricht), ferner ist es verständlich, dass von den Theilungen nur die eintritt, die zur Bildung einer functionirenden Zelle führt, zumal es morphologisch gleichgiltig ist, ob zuerst eine Quadranten- oder eine Octantenwand auftritt. Die Ansicht von Götze aber: „Die Characeen sind als Phycobrya zu bezeichnen, weil die Wendungszellen vermuthlich reducirte Archegonienwandungen sind, und weil das auch am besten die Form der Spermatozoiden- und der Vorkeimbildung erklärt“, bleibt eine unhaltbare, selbst wenn man die oben vertretene Auffassung der Wendungszellen ablehnen sollte.¹⁾ Mir scheint diese, so lange nicht die obigen Angaben über den Verlauf der Theilungswände als irrig erwiesen sind, wohl begründet. Ein allgemeineres Interesse dürfte sie beanspruchen, auch abgesehen von der Homologiefrage, dadurch dass sich zeigt, wie in Verbindung mit den geänderten Verhältnissen in der „Constitution“ der Oogoniummutterzelle auch die Entwicklungsgeschichte — hier speciell die Richtungen der Theilungswände und die sonst die Regel bildende Volumgleichheit der Tochterzellen — abgeändert werden. Wenn bei der Theilung eine Hälfte von vornherein als die weit überwiegende erscheint, so ist das ein ähnlicher Vorgang wie der, wenn ein Seitenglied bei einer Ausgliederung am Vegetationspunkt, wenn es stark entwickelt ist, sich von vornherein terminal stellt.²⁾ Dass die Ungleichheit in der Grösse der beiden Tochterzellen, die bei einer Theilung entstehen, bedingt ist durch deren verschiedenes physiologisches Verhalten, zeigt

1) Ebenso wenig ist natürlich Cohn's Auffassung haltbar. Sie wäre möglich nur bei der durch de Bary widerlegten Annahme, dass die Befruchtung vor Auftreten der „Wendungszellen“ erfolgt. Cohn nahm an, die letzteren seien verkümmerte Schwesterzellen der Makrospore. (Grundzüge einer neuen natürlichen Anordnung der kryptogamischen Pflanzen. Jahresber. der Schles. Ges. 1871 pag 88.)

2) Wenn man andererseits die Stellung der Wände vergleicht, in der Scheitelzelle einer Alge je nachdem eine Theilung in physiologisch gleichwerthige oder ungleichwerthige Tochterzellen eintritt, so erhält man ganz ähnliche Fälle wie bei den Charen. Wenn in der Scheitelzelle eine Dichotomie eintritt, d. h. die beiden Theilstücke, die zu Aesten auswachsen, physiologisch gleichwerthig sind, tritt eine Halbierung ein, ähnlich wie beim Antheridium von Chara. Wenn dagegen der Seitenast gegenüber der fortwachsenden Hauptachse andere Eigenschaften zeigt (was Stärke und Richtung anbetrifft), so ist auch die erste Theilung, welche zu

sich ja übrigens — in anderer Weise als bei der Oogonienentwicklung — auch bei der Keimung der Oosporen der Charen. Die vom apikalen Ende abgetrennte „active“ (d. h. sich weiter entwickelnde) Zelle ist beträchtlich kleiner als die Speicherzelle, die den Rest der Oospore einnimmt. Ähnliches trifft auch für die Keimung der Makrosporen der Pteridophyten, die Embryobildung vieler Gymnospermen u. s. w. zu; wir können also wohl sagen: Die Regel, dass bei der Zelltheilung Halbiring eintritt, gilt, wenn die beiden Tochterzellen physiologisch gleichwertig sind, andernfalls tritt meist Theilung in ungleich grosse Tochterzellen ein. Dass das erstgenannte Verhalten durch Anpassungserscheinungen (wie z. B. bei der Sprossung der Hefezellen) modificirt werden kann, braucht kaum hervorgehoben zu werden, für das zweite scheint mir die Oogonienentwicklung von *Nitella*, wenn wir sie mit der Antheridienentwicklung vergleichen, ein besonders lehrreiches Beispiel zu liefern.

2. Archegoniaten.

Die für die Characeen gewonnenen Anschauungen gaben Veranlassung, auch die Frage nach der Homologie zwischen Antheridien und Archegonien der Archegoniaten noch einmal zu prüfen.

A. Bryophyten.

Frühere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, namentlich die des um die Kenntniss der Bryophyten so hochverdienten Forschers *Leitgeb*, hatten zu dem Resultate geführt, dass den Antheridien und den Archegonien eine verschiedene „morphologische Dignität“ zukomme, weil sie ihrer Stellung nach verschieden seien. *Leitgeb* sprach z. B. den Satz aus: „Die Antheridien von *Radula* sind also nicht wie etwa bei *Sphagnum* und theilweise auch bei *Fontinalis* metamorphosirte Sprosse, sondern Trichomgebilde.“¹⁾ Es ist dieser rein formale Standpunkt — welcher die Homologie von Antheridium und Archegonium von vornherein in Abrede stellt, und zwar auf Grund ihres verschie-

seiner Entstehung führt, eine andere; die Theilungswand erscheint — gegenüber der bei einer Dichotomie auftretenden — stark seitlich „verschoben“, ganz ähnlich, wie dies bei der ersten Theilungswand im Characeen-Oogon der Fall ist. Man vergleiche die öfters erörterten Verzweigungsverhältnisse der Sphacelariaceen, z. B. die schematische Figur 30 in *Vergl. Entwicklungsgesch.* pag. 189. Dass übrigens auch ursprünglich „physiologisch gleichwerthige“ Zellen später different sich ausbilden können und umgekehrt, braucht nicht weiter betont zu werden.

1) *Leitgeb*, Wachsthumsgeschichte von *Radula complanata*. LXIII. Bd der Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien 1. Abth. Januar 1871.

denen Ursprungs — jetzt wohl allgemein aufgegeben. Die Gründe, welche ich gegen denselben in der „Vergl. Entwicklungsgeschichte“ und anderwärts anführte, brauchen deshalb nicht wiederholt zu werden. Vielmehr fragt es sich hier nur, ob in der Entwicklung der Antheridien und Archegonien sich noch eine Uebereinstimmung nachweisen lässt oder nicht. Ich kam bei der Discussion dieser Frage in der „Organographie“¹⁾ zu einem negativen Resultat. „Bei den Moosen sind diese Differenzen (im Zellenaufbau von Antheridien und Archegonien) von Anfang an vorhanden, was nicht hindert, dass bei Missbildungen gelegentlich Gebilde, die halb Archegonien, halb Antheridien sind, vorkommen.“ Weitere Ueberlegung führte aber zu einem anderen Resultat. Zunächst seien die Lebermoose besprochen.

Hier ist schon die Vergleichung der Antheridienentwicklung bei den verschiedenen Formen eine lehrreiche. Erinnern wir uns zunächst des Aufbaues der Antheridien. Es lassen sich hier zwei Typen unterscheiden:²⁾ „1. Der Aufbau durch Querscheibenbildung, welcher charakteristisch ist für die keulenförmigen Antheridien der Riccien, Marchantien und diejenigen von Monoclea, und 2. das zur Bildung von mehr kugeligen Antheridien führende ‚Allseitwachsthum‘, wie es sich bei den Jungermannieen und Anthocerotheen³⁾ findet.“

Die Antheridien der ersten Gruppe zeichnen sich auch durch ihre bedeutendere Grösse gegenüber denjenigen der zweiten aus; bekannt sind ja die verhältnissmässig riesigen Antheridien der Marchantieen. Diese Antheridien wurden a. a. O. als die primitiveren bezeichnet, weil es bei ihnen später als bei dem zweiten Typus zur Sonderung zwischen Wandzellen und „Urmutterzellen“ der Spermatozoen kommt. Diese Sonderung findet nämlich in den einzelnen Querscheiben erst statt, nachdem jede derselben zwei Längstheilungen erfahren hat, also in vier Quadranten zerlegt ist, innerhalb deren dann durch je eine Perikline die Wandschicht abgetrennt wird (vgl. Fig. 9, I).

In den Jungermanniaceen-Antheridien sehen wir zunächst in der Mutterzelle diese Quertheilungen unterbleiben; im Vergleich mit den

1) pag. 243.

2) Vgl. Organographie pag. 240. Man könnte auch sagen, das Jungermanniaceen-Antheridium entspreche einem Marchantieen-Antheridium, bei welchem nur die terminale Querscheibe (Zelle) fertil ist, während die anderen zur Stielbildung verwendet werden.

3) Letztere nehmen ebenso wie die von Sphaerocarpus und Riella eine gewisse Mittelstellung zwischen beiden Typen ein.

Marchantien ist nur eine Querscheibe, die Endzelle, vorhanden. Es setzt in dieser sofort eine Längstheilung durch eine Halbirungswand ein. Dieser folgt nun aber eine sehr eigenartige Theilung, die mir, obwohl von einem so vortrefflichen Beobachter wie Leitgeb festgestellt, doch immer sehr sonderbar erschien. Es treten nämlich in jeder Längshälfte des Antheridiums zwei Längswände auf (2, Fig. 9, II), welche sich jeweils der ersten Wand unter einem Winkel von etwa 45° und der Aussenwand ansetzen. Dadurch wird je eine kleinere zur Wand werdende Zelle (*w* Fig. 9, II) und eine grössere abgeschnitten, die sich durch eine zweite, weniger weit nach oben reichende Längswand (3 Fig. 9, II) theilt in eine innere fertile und eine äussere sterile. Nun hat schon Leitgeb angedeutet, wie diese Anordnung mit der erstgenannten in Beziehung zu bringen sei;¹⁾ er nahm nämlich an, dass auch bei den

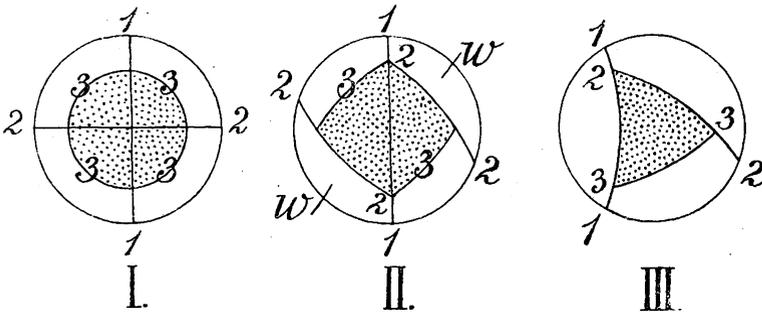


Fig. 9. Schematisirte Querschnitte I. durch ein Marchantiaceen-, II. durch ein Jungermanniaceen-Antheridium, III. durch ein Lebermoosarchegonium. Alle drei in den ersten Entwicklungsstadien. Die Wände sind der Reihenfolge nach beziffert, die „fertilen“ Zellen durch Punktirung hervorgehoben. *w* in Fig. II die sterilen (zur Wandbildung benutzten) Quadranten. Diese Figur gilt auch für die Laubmoosantheridien.

Jungermannieen eigentlich eine Quadrantentheilung vorliege. Darin möchte ich ihm nun vollständig zustimmen. Es tritt eine Quadrantentheilung ein, aber einer der Quadranten in jeder Antheridienhälfte bleibt steril und ist infolge davon von vornherein kleiner als der andere. Mit anderen Worten, jede Antheridienhälfte theilt sich zunächst in zwei physiologisch ungleiche Zellen, und damit hängt ebenso wie bei den Wendungszellen im Oogon von *Nitella* auch die „congenitale“ Verschiebung der Wand zusammen. Der sterile Quadrant ist von vornherein nur Wandzelle. Darnach kann es dann nicht verwundern, dass, wie es Leitgeb schien, bei *Scapania* zuweilen die

1) Untersuchungen über die Lebermoose II pag. 44.

„normale“ Quadrantentheilung des ersten Falles eintrat und in Verbindung damit gleichmässige Weiterentwicklung der beiden Quadranten. Man könnte geneigt sein (falls man das Sterilwerden je zweier Quadranten im phylogenetischen Sinne fasst) es dazu in Beziehung zu bringen, dass — soweit dies ohne Messungen und Zählungen angenommen werden darf — in den Antheridien der Jungermannieen bedeutend weniger Spermatozoen gebildet werden, als in denen der Marchantieen. Da indes bei den Antheridien der Laubmoose ein ganz ähnlicher Vorgang sich findet und diese meist sehr zahlreiche Spermatozoen bilden, so muss die angedeutete Beziehung eine zweifelhafte bleiben. Auch ohne phylogenetische Hypothesen hat es aber einen Sinn, wenn wir annehmen, dass die erstgebildeten Wandzellen des Antheridiums einem „sterilen“ Quadranten entsprechen. Nehmen wir an, die Eigenschaften, welche eine Wandzelle bezeichnen, seien durch x , die einer Spermatozoidmutterzelle durch y ausgedrückt, so würde jede Quadrantenzelle x und y zunächst noch undifferenziert enthalten. Der „sterile Quadrant“ enthielte unserer Auffassung nach von y nur noch sehr wenig (latent), in Fällen wie der von *Scapania* angeführte dagegen mehr. Ob nun die Verminderung von y eine phylogenetische ist oder nicht, lässt sich derzeit nicht entscheiden und eine Discussion darüber hätte deshalb keinen Zweck. Ueberhaupt werden unsere phylogenetischen Vorstellungen mehr als bisher mit latenten Merkmalen zu rechnen haben oder, was auf dasselbe hinauskommt, mit „Entwicklungsmöglichkeiten“. Wenn eine solche bei einer Pflanze latent bleibt, bei einer anderen in die Erscheinung tritt, so ist damit noch nicht bewiesen, dass der erste Fall durch Reduction aus dem zweiten entstanden ist. Wenn ich also sage, der „sterile Quadrant“ entspricht im Jungermanniaceen-Antheridium einem Quadranten des Marchantiaceen-Antheridiums, so bedeutet das zunächst Folgendes: 1. Der ersten Theilung in beiden Fällen folgt eine zweite (eine „fertile“ Zelle abgrenzende), die aber bei den Marchantiaceen in beiden, bei den Jungermanniaceen nur in einer der Tochterzellen eintritt; 2. auch die erstgebildete sterile Hälfte hat aber (nach *Leitgeb's* Beobachtung) bei *Scapania* noch latent die Fähigkeit, sich ebenso wie die zweite zu entwickeln; 3. mit der Thatsache, dass beim Jungermanniaceen-Antheridium in jeder Hälfte eine Theilung in physiologisch ungleiche Zellen eintritt, hängt offenbar die eigenthümliche „Verschiebung“ der Quadrantenwand zusammen. Es ergibt sich aus dem Gesagten ferner, dass die Zahl der Theilungen, die in beiden Fällen zur Abscheidung der Spermatozoidmutterzellen erforderlich ist, dieselbe ist, nämlich

drei (Halbirungswand, Quadrantenwand, Perikline, welche die Wandzelle abtrennt).

An den zweitgenannten Typus (den der Jungermanniaceen) der Antheridienentwicklung knüpft nun die Archegonienentwicklung direct an. Ich glaube zeigen zu können, dass ein Archegonium eines Lebermooses einem halben Antheridium entspricht, oder mit anderen Worten einem solchen, bei dem eine Längshälfte steril geworden ist.

Die Entwicklungsgeschichte der Archegonien ist durch Janczewski's¹⁾ ausgezeichnete Untersuchungen klargestellt worden, welche zeigten, dass bei den Lebermoosen im Wesentlichen der Entwicklungsvorgang überall derselbe ist, wie Leitgeb ihn für *Radula complanata* angegeben hatte. Wir wissen, dass im Archegonium drei Längswände auftreten, die eine mittlere Zelle von drei äusseren sondern; die mittlere zerfällt in eine Deckelzelle und eine Innenzelle, die wir auch hier als fertil bezeichnen wollen, obwohl unter ihren Tochterzellen bekanntlich nur eine zur Eizelle wird.

Vergleichen wir nun die Anordnung der Wände im jungen Archegon (Fig. 9, III) mit der im jungen Antheridium, so scheint mir zweifellos, dass die erste Längswand im jungen Archegonium nichts anderes ist als die Halbirungswand im Antheridium, die Wand 1 in Fig. 9, II. Von den beiden Hälften bleibt aber die eine steril, sie wird zum Aufbau der Archegonienwand verwendet. Nur die zweite Hälfte erfährt eine Weiterentwicklung, und zwar eine, die mit geringen Abweichungen der der Antheridienhälfte entspricht, d. h. es wird durch zwei Längswände eine mittlere von zwei Wandzellen abgegrenzt; ganz wie beim Antheridium schneidet die mittlere Zelle dann nach oben hin eine Deckelzelle ab und liefert dann Halskanalzellen, Eizelle und Bauchkanalzelle. Auch hier sehen wir wieder, dass bei der ersten Theilung eine Verschiebung der Wandstellung in Verbindung mit der Thatsache eintritt, dass die Theilung in zwei physiologisch ungleiche Hälften erfolgt. Wir sehen wieder wie beim Antheridium, dass die kleinere, sterile Zelle zum Aufbau der Wand verwendet wird, und können sagen: In der Entwicklung des Archegoniums wird ein Vorgang, der bei der Antheridienentwicklung schon nachweisbar war, weitergeführt;²⁾

1) Janczewski, E. v., Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniums. Bot. Ztg. 1872 pag. 379 ff.

2) Uebrigens wird meines Erachtens die oben betonte Homologie zwischen Antheridium und Oogonium auch bestehen bleiben, wenn man die Deutung der sterilen Quadranten im Antheridium ablehnen sollte.

wie dort in jedem Quadranten eine Zelle „sterilisirt“ und zum Wandaufbau verwendet wird, so im Archegonium schon die ganze eine (aber eben deshalb kleinere) Hälfte; wir sehen also einen offenbaren Zusammenhang vor uns. Vergleichen wir also ein junges Antheridium in dem Zustand, welchen Fig. 9, II darstellt, mit einem jungen Archegonium, so besteht das erstere aus zwei Innenzellen und vier Aussenzellen, von denen zwei sterilen Quadranten entsprechen, das letztere aus einer Innenzelle und drei Aussenzellen. Von diesen entspricht eine einer sterilen Antheridienhälfte, eine einem sterilen Antheridienquadranten. Besonders klar aber tritt hervor, dass die Innenzellen einander homolog sind. Sie bilden, wie erwähnt, im Antheridium wie im Archegonium eine Kappenzelle nach oben, die zur Wand gehört, und eine Innenzelle, die im Antheridium Spermatozoidmutterzellen, im Archegonium Halskanalzellen + Eizelle (mit Bauchkanalzelle) liefert. Im Archegonium hat also, wie oben schon erwähnt, noch eine weitere Sterilisierung stattgefunden,¹⁾ der ganze Innenkomplex entspricht aber dem Innencomplex einer Antheridienhälfte.

Diese Beziehungen sind meiner Ansicht nach so klar, dass ich mich nur wundere, dass ich sie nicht schon früher bemerkte; es war erst die durch Nitella gegebene Schulung nothwendig. Uebrigens kommt es auch bei den Antheridien, wie es scheint, gelegentlich vor, dass sie sich ganz nach Art der Archegonien entwickeln, d. h. also nur halb. Wenigstens sagt Leitgeb in seiner Abhandlung über *Radula*²⁾ von den Antheridien: „Der eben besprochene Theilungsvorgang ist zweifellos der häufigste. Doch scheint es, dass insoferne Abweichungen eintreten können, als die Bildung der ersten Halbirungswand ganz unterbleibt und gewissermaassen nur eine Hälfte ausgebildet wird. Ich schliesse dies daraus, dass man öfters Quersansichten junger Antheridien erhält, wo die centrale Zelle dreieckig erscheint und von keiner Wand durchsetzt wird.“ Meiner Ansicht nach tritt aber auch hier die erste Halbirungswand auf, nur eben so wie beim Archegonium, d. h. dass die eine, kleinere Hälfte nur als Wandzelle ausgebildet wird. Dass ein Antheridium, wie Leitgeb es schildert, ganz dem in Fig. 9, III von einem jungen Archegonium gegebenen Querschnittsbilde gleicht, ist wohl nicht zu bezweifeln, leider hat Leitgeb keine Abbildung gegeben.

1) Und zwar in zwei Schritten, denn erst theilt sich die Innenzelle in eine sterile (Halskanalmutterzelle) und eine fertile Zelle, letztere wieder in eine sterile (Bauchkanalzelle) und die definitiv fertile Eizelle.

2) pag. 31 d. S.-A.

Betreffs der Laubmoose kann ich mich kurz fassen. Wir kennen hier nur einen Typus der Antheridienentwicklung, den des Aufbaues mit „zweischneidiger Scheitelzelle“. Dieser lässt sich als eine Modification des Querscheibenaufbaues der Marchantien betrachten, wobei von vornherein eine Zweitheilung der Scheiben erreicht wird. Bei *Riccia* fand D. Campbell¹⁾ gelegentlich denselben Vorgang als Variante der „normalen“ Entwicklung. Wir können also sagen, ein Laubmoos-antheridium unterscheidet sich in seinem Zellenaufbau von einem Marchantien-Antheridium dadurch, dass die Halbirungswand der Querscheibe gleich von vornherein da ist. Die Theilung der Halbscheiben selbst aber (Fig. 9, II) stimmt mit der im Jungermanniaceen-Antheridium überein, ebenso die Archegonienentwicklung (abgesehen von dem eigenartigen wiederholten Etagenaufbau) mit der der Lebermoose. Es kann also betreffs der Homologie von Antheridien- und Archegonienentwicklung auf das bei diesen Gesagte verwiesen werden. Man wird, wie oben erwähnt, bei der Antheridienentwicklung der Laubmoose von einer Reduction der Spermatozoidenzahl zunächst nicht sprechen können. Aber da uns die Vergleichspunkte hier fehlen, so kann darauf nicht näher eingegangen werden; es würde aber auch nichts Verwunderliches haben, wenn ein nach dem Typus der Jungermanniaceen „vereinfachtes“ Antheridium sich seinerseits körperlich stark weiter entwickelte, indem der fertile Quadrant sich um so ergiebiger entwickelt.²⁾

Bei den Lebermoosen sind Zwitterorgane, die einen Uebergang von Archegonien zu Antheridien bilden würden, soweit mir bekannt, bis jetzt nicht zur Beobachtung gelangt. Bei einem Laubmoose dagegen glaubt Lindberg³⁾ einen Uebergang zwischen Antheridium und Archegonium beobachtet zu haben. Er fand nämlich bei einem diöcischen, pleurocarpen Laubmoos *Hypnum* (*Brachytherium*) *erythrorrhizum* auf sterilen weiblichen Pflanzen, welche einen von männlichen Pflanzen ganz reinen Ballen bildeten, abnorme weibliche „Blüthen“. Die Pflanzen producirt Antheridien, die in ihrem äusseren Aussehen mehr oder minder an Archegonien erinnerten, namentlich auch

1) *Mosses and ferns* (1895) pag. 33.

2) Etwa wie bei den Cucurbitaceen, wo nur eine Antherenhälfte ausgebildet ist, diese bei manchen Formen (z. B. *Cucurbita*) eine ungemein starke Entwicklung zeigt.

3) S. O. Lindberg, Öfvergang af honorgan till hanorgan hos en blad-mossa. (Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar 1879 Nr. 5.) — Herr Dr. Neger hatte die Güte, den schwedischen Text für mich zu übersetzen, wofür ich ihm auch hier bestens danken möchte.

durch halsähnliche Verengung des oberen Theiles. Leider aber sind Lindberg's Angaben und Abbildungen zu wenig eingehend, um entscheiden zu können, ob er (was zunächst am wahrscheinlichsten scheint) nur Pflanzen vor sich hatte, die etwas abnorm gestaltete, äusserlich Archegonien ähnliche Antheridien trugen, oder ob wirklich Uebergangsformen vorhanden waren. Diese würden nach den oben entwickelten Anschauungen zu stande kommen können dadurch, dass sowohl die Centralzelle (Bauchkanalzelle + Eizelle) sich zu Spermatozoidmutterzellen gestalten, als auch die Halskanalzellen, die ja nach der hier entwickelten Anschauung steril gewordenen Eizellen resp. Spermatozoidmutterzellen entsprechen; ev. wäre auch ein Fertilverden der steril gewordenen einen Hälfte denkbar. Jedenfalls würde es sich lohnen, auf derartige Uebergangsformen zu achten, deren Vorkommen um so weniger unwahrscheinlich ist, als auch in Samenanlagen von Angiospermen das Archespor Mikrosporen statt Makrosporen erzeugen kann. Pollenbildung in Samenanlagen habe ich früher ¹⁾ für *Begonia* geschildert; Molliard ²⁾ hat später einen ganz analogen Fall bei *Petunia* gefunden. In beiden Fällen handelte es sich um gefüllte Blüten, bei denen, wie wir wissen, tiefgreifende Störungen vorkommen. Solche werden auch anzunehmen sein, wenn eine eigentlich zur Archegonienbildung bestimmte Moospflanze Antheridien erzeugt. In beiden Fällen aber wird sich meiner Ansicht nach die Störung in einer Functionsänderung der homologen Zellen ausprechen. Dies sind bei Pollensäcken und Samenanlagen die Archesporzellen, bei Moos-Antheridien und Archegonien die oben bezeichneten.

Eine wirkliche Zwitterbildung hat Janczewski ³⁾ für *Atrichum* (*Catharinea*) erwähnt. Er fand hier Organe, „welche in der unteren Hälfte ein normal ausgebildetes Antheridium vorstellten, aber oben in

1) Beiträge zur Kenntniss gefüllter Blüten. Jahrb. f. wissensch. Botanik XVII, pag. 246.

2) Molliard L., Sur la formation du pollen dans les ovules du *Petunia hybrida*. Revue générale de botanique T. VIII pag. 49 (1896) Homologie du massif pollinique et de l'ovule ibid. pag. 293. Es lässt sich aus den bisherigen Angaben nicht mit Sicherheit entnehmen, ob die Tapetenzellen in den pollenführenden Samenanlagen etwa die Stelle der Epithelzellen normaler Samenanlagen einnehmen. Aus „vergleichenden Gründen“ wäre anzunehmen, dass das nicht der Fall ist, aber wie sich die Sache wirklich verhält, bedarf der Aufklärung.

3) a. a. O. pag. 412. Leider hatte ich die Angabe Janczewski's bei Bearbeitung der „Organographie“ nicht mehr in Erinnerung, weshalb sie dort nicht angeführt ist.

ypischen Archegonienhals mit seinem centralen Kanalzellstrang ausbezogen sind“. Eine Abbildung dieses merkwürdigen Falles hat sein Entdecker leider nicht gegeben. Er fasst ihn so auf, dass der anthe-diale Theil des Zwitter hervorgegangen sei aus dem „Fuss“ des Archegoniums. Dieser baut sich durch ähnliche Theilungen auf, wie sie bei der Entwicklung des Antheridiums auftreten (Abbildung für *Mnium undulatum* s. Organographie pag. 244 Fig.). Die „anthe-dienähnlichen“ Theilungen bei der Entstehung des Archegonienfusses enden sich aber nicht bei allen Moosen¹⁾, und es wird sich fragen, ob der „Stiel“ (dessen biologische Bedeutung in der „Organographie“ ausgesprochen ist) nicht vielmehr eine bei manchen Moosen nachträglich eingetretene Neubildung ist. Wenn man ihn aber auch als „steril-irten“ unteren Theil des Archegons betrachten will, so möchte ich hier doch das Hauptgewicht auf die innere Differenzirung des Archegoniums und deren Uebereinstimmung mit der im Antheridium legen. Eine sichere Deutung der „Mittel“ resp. Zwitterbildungen scheint mir nur möglich, wenn ein günstiger Zufall erlaubt, mit einiger Sicherheit zu sagen, wie sie entstanden sind.

B. Pteridophyten.

Hier kann ich im Wesentlichen auf früher Gesagtes verweisen. Zunächst wurde hervorgehoben, dass die Entwicklung der Sexualorgane bei den Pteridophyten, von der der Bryophyten abweicht, so deutlich auch die Homologie im fertigen Zustand hervortritt. Es ist dies für die Beurtheilung des Zusammenhanges der beiden Reihen von Interesse. Hier handelt es sich aber darum, wie weit innerhalb der Pteridophytenreihe Antheridien und Archegonien in ihrer Entwicklung übereinstimmen. Diese Frage habe ich früher²⁾ dahin zu beantworten gesucht, dass

1. die scheinbar sehr verschiedenen Fälle der Antheridienentwicklung sich in eine zusammenhängende Reihe anordnen lassen, welcher vor Allem gemeinsam ist, dass die Spermatozoidmutterzellen aus einer Zelle ihren Ursprung nehmen, von welcher nach aussen die Wandschicht (im engeren a. a. O. bezeichnetem Sinne) abgetrennt wird;

1) Nach Gayet sollen sie fehlen z. B. bei *Andreaea*, *Sphagnum*, *Phascaceen*, *Diphyscium* (Gayet, *Recherches sur le developpement de l'Archéogone chez les Muscineés*, Ann. des scienc. nat. 8. Serie T. III [1894]).

2) Vergl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane pag. 425 und 426, ausführlicher in „Organographic“ (Jena 1900), pag. 388—400.

2. dass die Archegonienentwicklung damit übereinstimmt, indem der Halskanal und Centralzelle zusammen der Spermatozoidenmutterzelle, die Halszellen der Antherienwand s. str. entsprechen.

Da ich dem früher Ausgeführten nichts Wesentliches hinzuzufügen weiss, so sei hier einfach darauf verwiesen.

Dasselbe kann geschehen betreffs der sexuell differenzirten Sporangien, bei welchen die Homologieen in der Entwicklung von Mikro- und Makrosporen jetzt ja klar zu Tage liegen.

Ich glaube also, dass die oben über die Sexualorgane der Moose gegebenen Ausführungen auch bei diesen Zusammenhänge aufweisen, wo sie bisher vermisst wurden, wengleich allen auf Vergleichung beruhenden Ausführungen stets eine gewisse Unsicherheit anhaftet, weil die „persönliche Gleichung“ dabei stark mitwirkt. Wir haben aber, um einen Einblick in die Verkettung der Gestaltungsverhältnisse zu gewinnen, nur zwei Methoden: den Vergleich (auch die Entwicklungsgeschichte gehört dazu, indem sie die einzelnen Entwicklungsstadien mit einander vergleicht) und das Experiment. Das letztere versagt bei unseren heutigen Hilfsmitteln nur allzu häufig und wir werden uns einstweilen vielfach damit begnügen müssen, wenn der Vergleich uns gestattet, die Einzelthatsachen in zusammenhängende Gruppen anzuordnen. Das wurde auch in der vorstehenden Mittheilung versucht.

Ueberblick über die Ergebnisse.

1. Männliche und weibliche Geschlechtsorgane stimmen in Bau und Entwicklung ursprünglich mit einander überein. Die bedeutenden Verschiedenheiten, welche sie bei im System höherstehenden Pflanzen zeigen, sind bedingt:

- a) durch Unterbleiben von Zelltheilungen im weiblichen Organe, verglichen mit dem männlichen;
- b) durch Sterilwerden von Zellen im weiblichen Organe, welche im männlichen noch zur Spermatozoidbildung herangezogen werden;
- c) dadurch, dass bei „physiologisch-ungleichwerthiger“ Theilung einer Zelle auch die Grössenverhältnisse der Tochterzellen und die Lage der Theilungswand sich ändern.

2. Die sterilen Zellen im Oogonium der Charen (welche bei Nitella in Dreizahl, bei Chara und Tolypella in Einzahl auftreten), können nicht mit Götz als rudimentäre Wandschicht eines Archegoniums aufgefasst werden, sie entsprechen vielmehr Theilungen, die im jungen Antheridium auftreten; nur eine der Theilzellen entwickelt

sich zur Eizelle. Eine „Wendung“ des Wachstums, wie A. Braun sie annahm, findet nicht statt; die sterilen Zellen haben wahrscheinlich eine ernährungs-physiologische Bedeutung.

3. Bei den Lebermoosen lässt sich zwischen den zwei Typen der Antheridienentwicklung dadurch eine Verbindung herstellen, dass angenommen wird, bei der Entwicklung des Jungermanniaceen-Antheridiums trete in jeder Hälfte ein steriler Quadrant auf. An diesen Typus schliesst sich die Archegonienentwicklung unmittelbar an. Das Archegonium entspricht einem halben Antheridium, die Innenzelle des jungen Archegoniums einem halben Spermatozoidmutterzellenkomplex; sie wird ganz entsprechend den im Antheridium stattfindenden Vorgängen angelegt.

4. Bei den Pteridophyten stimmt die Entwicklung der Archegonien und der Antheridien in ihren Grundzügen gleichfalls überein, wobei auf die vom Verf. in „Organographie der Pflanzen“ (Jena 1898 bis 1901) gegebenen Ausführungen verwiesen wird.

Zur Biologie der Laubmoose.

Von

Friedrich Stolz aus Innsbruck.

(Nach dem Tode des Verfassers veröffentlicht von K. Giesenhagen, München.)

Im Beginn des Wintersemesters 1898/99 zeichnete sich Friedrich Stolz aus Innsbruck als Praktikant in das Album des kgl. pflanzenphysiologischen Instituts in München ein. Der junge Mann hatte bisher in seiner Vaterstadt Naturwissenschaften studirt, und war nach München übergesiedelt um sich nunmehr ausschliesslich botanischen Studien zu widmen und unter Goebel's Leitung seine Ausbildung in diesem Fach zu fördern. Er brachte ausser tüchtigen allgemeinen Kenntnissen eine gute Vorbildung für sein Specialfach mit und war besonders auf dem Gebiete der Mooskunde wohl beschlagen, da er seit Jahren als eifriger Sammler die Moosflora seiner Heimath durchforscht hatte.

Da ich im Winter 1898/99 in Vertretung des auf einer Forschungsreise in Australien und Neuseeland abwesenden Professors Goebel

sich zur Eizelle. Eine „Wendung“ des Wachstums, wie A. Braun sie annahm, findet nicht statt; die sterilen Zellen haben wahrscheinlich eine ernährungs-physiologische Bedeutung.

3. Bei den Lebermoosen lässt sich zwischen den zwei Typen der Antheridienentwicklung dadurch eine Verbindung herstellen, dass angenommen wird, bei der Entwicklung des Jungermanniaceen-Antheridiums trete in jeder Hälfte ein steriler Quadrant auf. An diesen Typus schliesst sich die Archegonienentwicklung unmittelbar an. Das Archegonium entspricht einem halben Antheridium, die Innenzelle des jungen Archegoniums einem halben Spermatozoidmutterzellenkomplex; sie wird ganz entsprechend den im Antheridium stattfindenden Vorgängen angelegt.

4. Bei den Pteridophyten stimmt die Entwicklung der Archegonien und der Antheridien in ihren Grundzügen gleichfalls überein, wobei auf die vom Verf. in „Organographie der Pflanzen“ (Jena 1898 bis 1901) gegebenen Ausführungen verwiesen wird.

Zur Biologie der Laubmoose.

Von

Friedrich Stolz aus Innsbruck.

(Nach dem Tode des Verfassers veröffentlicht von K. Giesenhagen, München.)

Im Beginn des Wintersemesters 1898/99 zeichnete sich Friedrich Stolz aus Innsbruck als Praktikant in das Album des kgl. pflanzenphysiologischen Instituts in München ein. Der junge Mann hatte bisher in seiner Vaterstadt Naturwissenschaften studirt, und war nach München übergesiedelt um sich nunmehr ausschliesslich botanischen Studien zu widmen und unter Goebel's Leitung seine Ausbildung in diesem Fach zu fördern. Er brachte ausser tüchtigen allgemeinen Kenntnissen eine gute Vorbildung für sein Specialfach mit und war besonders auf dem Gebiete der Mooskunde wohl beschlagen, da er seit Jahren als eifriger Sammler die Moosflora seiner Heimath durchforscht hatte.

Da ich im Winter 1898/99 in Vertretung des auf einer Forschungsreise in Australien und Neuseeland abwesenden Professors Goebel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [90](#)

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl

Artikel/Article: [Morphologische und biologische Bemerkungen. 11. Ueber Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. 279-305](#)