

## 29. N. Svedelius: Einige Bemerkungen über Generationswechsel und Reduktionsteilung.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Eingegangen am 10. März 1921. Vorgetragen in der Märzszung.)

Die Generationswechselfragen sind durch die Untersuchungen der letzten Zeit in eine neue Lage gekommen. Die Entdeckung, daß innerhalb einer systematisch einheitlichen Pflanzengruppe wie den Florideen die Reduktionsteilung an verschiedenen Punkten des Entwicklungszyklus stattfinden kann, d. h. unmittelbar nach der Befruchtung, wie bei den haplobiontischen Florideen, z. B. *Scinaia*, *Nemalion* und *Batrachospermum*, oder auch bei der besonderen Individuen übertragenen Tetrasporenbildung bei den diplobiontischen Florideen, wie *Polysiphonia*, *Griffithsia*, *Delesseria*, *Nitophyllum*, *Rhodomela* u. a., hat zu der Annahme geführt, daß der Platz der Reduktionsteilung im Entwicklungszyklus der Pflanze nicht absolut fix ist, sondern verschoben werden kann. Dieser Umstand wiederum nebst dem, daß die Reduktionsteilung innerhalb verschiedener Pflanzengruppen bald nach der Befruchtung, bald vor derselben auftritt, hat zu der von verschiedenen Seiten aufgestellten Behauptung geführt, daß die Stelle der Reduktionsteilung in der pflanzlichen Entwicklung etwas Untergeordnetes und Gleichgültiges wäre. So sagt z. B. GOEBEL in seiner „Organographie“ (2. Aufl. I., S. 418) nach einem Bericht über die verschiedenen Stellen in der Entwicklung, an welchen die Reduktionsteilung bei den Thallophyten auftritt: „Es ist also kein einheitliches Bild, welches sich aus den angeführten Beispielen ergibt. Wir sehen — bildlich gesprochen — daß es der Pflanze sozusagen darauf ankommt, den Vorgang der Reduktion irgendwo und irgendwie abzumachen, es scheint ihr aber nicht viel daran zu liegen, an welcher Stelle der Entwicklung dies erfolgt.“ Derselben Ansicht schließt sich OLTMANN'S an, der in dem Referat meiner *Scinaia*-Arbeit (Zeitschr. f. Bot., 8. Jahrg. 1916, S. 208) bemerkt: „Ist die Chromosomenzahl durch den Sexualakt verdoppelt, so muß sie auf das normale Maß zurückgeführt werden, wo aber die Reduktionsteilung in den Entwicklungsgang eingeschaltet wird, ist gleichgültig.“ Insbesondere ist auch von vielen Seiten eben auf Grund hiervon mit Schärfe betont worden, daß die zytologischen Kardinal-

punkte, Zellkernverschmelzung und Reduktionsteilung, überhaupt was man in letzterer Zeit mehr und mehr begonnen hat, Kernphasenwechsel<sup>1)</sup> zu nennen, überhaupt keinen Zusammenhang mit dem von HOFMEISTER ursprünglich morphologisch charakterisierten Generationswechsel hat. Als Vertreter dieser Richtung können weiter angeführt werden z. B. die Zytologen NÉMEC und FARMER sowie der Algologe KUCKUCK u. a. Die allerletzte Äußerung in eben dieser Richtung von F. J. MEYER (1919) will sogar den Ausdruck „Phasenwechsel“ als ganz unnötig hinstellen, „da dem Phasenwechsel keine Bedeutung zukommt“ (!!).

Es gilt demnach in erster Linie zu untersuchen, ob nicht ein Zusammenhang nachgewiesen oder eine allgemeingiltige und gemeinsame biologische Erklärung für die Erscheinungen gefunden werden kann, die von verschiedenen Autoren als „Generationswechsel“, „morphologischer Generationswechsel“, „zytologischer Generationswechsel“ oder „Phasenwechsel“ usw. bezeichnet werden. Der bisher fast einzige Versuch zu einer biologischen Erklärung des Generationswechsels ist die zuerst von BOWER (1890) aufgestellte und dann von WETTSTEIN (1903) in seinem „Handbuch“ aufgenommene Hypothese, daß der Generationswechsel im Zusammenhang mit dem Übergang der Pflanzenwelt von Wasserleben zu Landleben und der Anpassung an letzteres entstanden wäre. In demselben Maße, wie die Pflanzen mehr und mehr ausgesprochene Landpflanzen geworden, wäre der Sporophyt mehr und mehr dominierend geworden, während der mehr dem Wasserleben angepaßte Gamophyt reduziert worden wäre. Diese Hypothese findet ihre Stütze hauptsächlich in dem Umstande, daß innerhalb der Serie Moose — Farne — Samenpflanzen der Sporophyt sich mehr für Landleben organisiert zeigt als der Gamophyt, der noch lange in seiner Organisation sich als dem Wasserleben angepaßt erweist, und der ja auch für die Befruchtung mittels Spermatozoiden absolut abhängig von Wasser ist. Die erstentdeckten Fälle von Generationswechsel bei Meeresalgen (z. B. *Dictyota* und gewisse Florideen) lieferten auch eine gewisse Stütze für diese Auffassung,

---

1) Es sei in diesem Zusammenhange darauf hingewiesen, daß der erste, der diese Terminologie einführte, der Mykologe VUILLEMIN (Progr. Rei Bot., Bd. 2, S. 85) im Jahre 1907 war, dem hierin später MAIRE (ebenda, Bd. 4, S. 112) 1911 folgte. Die von einigen Seiten (vgl. z. B. KYLIN [1916, 1917], TISCHLER [1917] u. a.) aufgestellte Behauptung, daß auf diese Terminologie zum erstenmal im Jahre 1916 vier verschiedene Forscher, BUDER, FISCHER, KYLIN und RENNER, unabhängig voneinander gekommen wären, stimmt demnach nicht mit den wirklichen Verhältnissen überein.

da bei diesen Typen, wo sowohl Sporophyt als Gamophyt im Meere leben, die beiden Generationen morphologisch ganz gleich sind. Nach SAUVAGEAUS bemerkenswerter Entdeckung des Generationswechsels bei den Laminariaceen, wodurch eine klarere Übersicht über den systematischen Zusammenhang innerhalb der ganzen Phaeophyceengruppe gewonnen wurde, ist jedoch die BOWER-WETTSTEINSche Hypothese nicht länger haltbar. Wir wissen ja nun, daß auch innerhalb der Phaeophyceenreihe (Dictyotaceae — Laminariaceae — Fucaceae) derselbe Entwicklungsgang betröfß des relativen Verhältnisses zwischen Gamophyt und Sporophyt vorliegt, den wir von der Serie Moose — Farne — Samenpflanzen her kennen, ohne daß dies bei diesen Algen in irgendwelchem Zusammenhang mit radikal veränderten äußeren Lebensverhältnissen steht. Es ist mithin nicht möglich, die Reduktion des Gamophyten und das immer größer werdende Übergewicht des Sporophyten allein aus der geänderten Lebensweise infolge des Hinaufwanderns der Pflanzenwelt auf das Land, wie BOWER und WETTSTEIN es annehmen, zu erklären.

Welches ist nun die biologische Erklärung für dieses Emporkommen und schließliche Dominieren des Sporophyten über den Gamophyten? Diese Frage kann meines Erachtens nicht beantwortet werden, ohne daß der Generationswechsel im Zusammenhang mit der Reduktionsteilung betrachtet wird. GOEBEL, OLT-MANNS u. a. haben zwar, wie oben erwähnt, geltend zu machen versucht, daß es für die Pflanze ungefähr gleichgiltig sei, wann, wo und wie die Reduktionsteilung stattfindet, aber eine solche Auffassung scheint mir nur als eine unvollständige Würdigung der wirklichen Natur der Reduktionsteilung erklärt werden zu können. Diese Forscher haben allzuviel Gewicht auf die Aufgabe derselben gelegt, die durch die Befruchtung verdoppelte Chromosomenzahl zu „rekonstruieren“, aber die wesentlichste Bedeutung der Reduktionsteilung liegt wohl eher darin, daß durch sie eine Neukombination von Chromosomen in den Tochterkernen ermöglicht wird. Sie ist also in gewissem Grade als der Schlußakt und das Ziel der Befruchtung zu betrachten. Ganz gleiche diploide Kerne können ja durch Reduktionsteilung zur Entstehung recht verschiedenartiger Tochterkerne führen, je nachdem der Zufall die Chromosomen in diesen Tochterkernen kombiniert. Kennt man die Chromosomenzahl einer Pflanze, so kann leicht berechnet werden, wie viele Kombinationen möglich sind, und da bei jeder Reduktionsteilung infolge der Natur der heterotypischen Teilung höchstens zwei Möglichkeiten realisiert werden können, so ist auch

leicht die theoretisch kleinste Anzahl Reduktionsteilungen zu berechnen, die erforderlich ist, damit alle denkbaren Kombinationen ermöglicht werden. Ist die haploide Chromosomenzahl einer Pflanze  $a$  und ihre diploide also  $2a$ , so gibt die Zahl  $2^a$  die Anzahl möglicher verschiedener haploider Kernkombinationen, und die Zahl  $2^{a-1}$  die theoretisch kleinste Anzahl Reduktionsteilungen an, die erforderlich sind, damit alle Kombinationen sollen realisiert werden können. Diese Zahlen sind ja dieselben, die wir von den MENDELSchen Hybridengesetzen her für die verschiedenen Kombinationsmöglichkeiten der Eigenschaftspaare kennen. Eine Pflanze mit z. B. 10 Chromosomen in dem haploiden Kern, also 20 in dem diploiden, kann sie durch Reduktionsteilung so kombinieren, daß 1024 ( $= 2^{10}$ ) verschiedene haploide Kerne gebildet werden können, und hierzu sind mindestens 512 ( $= 2^{10-1}$ ) verschiedene Reduktionsteilungen erforderlich.

Wenn es sich demnach so verhält, daß diploide Kerne mit genau demselben Chromosomenbestande sich auf verschiedene Weise reduktionsteilen können, so ist es auch ganz klar, daß, wenn auf eine Befruchtung sofort eine Reduktionsteilung folgt, d. h. eine Befruchtung nur durch eine Reduktionsteilung „kompensiert“ wird, nie mehr als höchstens zwei Chromosomenkombinationsmöglichkeiten realisiert werden können; wird dagegen ein mehr oder weniger hochentwickelter diploider Sporophyt gebildet, der zahlreiche Sporenmutterzellen erzeugt, welche alle reduktionsgeteilt werden, d. h. wird eine Befruchtung durch viele Reduktionsteilungen kompensiert, so können zahlreiche Kombinationsmöglichkeiten realisiert werden. Dies kann keine bedeutungslose Sache sein, wenn es gilt, die Entstehung der Mannigfaltigkeit und des Formenreichtums in der Pflanzenwelt zu erklären. Hieraus folgt jedoch, daß es nicht gleichgültig sein kann, wann, wo und wie die Reduktionsteilung in dem Entwicklungszyklus einer Pflanze stattfindet.

Im Pflanzenreiche treffen der Hauptsache nach zwei verschiedene Fälle ein: entweder wird der befruchtete, diploide Kern sofort reduktionsgeteilt (also eine Befruchtung — eine Reduktionsteilung, wie z. B. bei Conjugaten, *Coleochaete*, haplobiontischen Florideen usw.), oder auch wird die Reduktionsteilung aufgeschoben, und es wird ein diploider Sporophyt gebildet, wobei stets einer Befruchtung mehrere Reduktionsteilungen entsprechen, wie bei diplobiontischen Florideen, Archegoniaten, Phanerogamen u. a. Ein Typus, bei dem die Reduktionsteilung verschoben und ein diploider Sporophyt oder eine diploide Phase gebildet wird, die

durch eine einzige Reduktionsteilung die Befruchtung kompensiert, ist nicht bekannt und dürfte wahrscheinlich kaum vorhanden sein, obwohl er natürlich theoretisch denkbar ist.

Von diesen Überlegungen ausgehend, kann folgende Arbeitshypothese zur biologischen Erklärung der Entstehung eines Sporophyten aufgestellt werden: die Entstehung eines diploiden Sporophyten durch die Verschiebung der Reduktionsteilung gewährt der Pflanze die Möglichkeit, zahlreiche Reduktionsteilungen und dadurch auch zahlreichere Anlagekombinationen zustande zu bringen. Hierdurch wird die Entstehung einer reicheren Formenbildung — und dadurch indirekt lebensfähigerer Typen — als Resultat der Befruchtung ermöglicht.

Wenn also, wie bei *Coleochaete*, *Scinaia* u. a., die Reduktionsteilung unmittelbar auf die Befruchtung folgt und nur ein haploider Kern weiter entwickelt wird, so sind — trotzdem nachher zahlreiche Vermehrungskörper (Karposporen) gebildet werden — diese alle gleich hinsichtlich des Chromosomenbestandes bzw. der Anlagekombinationen. Bei einer *Polysiphonia* dagegen, bei der die Reduktionsteilung verschoben wird und eine diploide Pflanze entsteht, können bei den Teilungen der Tetrasporenmutterzellen verschiedene Chromosomenkombinationen realisiert werden.

Nun erhebt man vielleicht den Einwand: diese Verschiebung der Reduktionsteilung kann nur bei Bastardierungen Bedeutung haben, denn eine bloße Neukombination von Chromosomen wäre ja bedeutungslos, wenn nicht etwas Neues auch hinzukäme. Hierauf ist indessen zu antworten, daß „Bastardierung“ ja nur ein Spezialfall — nämlich eine Kreuzung zwischen Arten — einer allgemeineren, bei allen sexuellen Organismen vorkommenden Mischung von väterlichen und mütterlichen Eigenschaften ist. Alle sexuell entstandenen Organismen sind ja in gewissem Grade Bastarde, wenn nur die Gameten ungleich sind. Und in den allermeisten Fällen, d. h. außer bei vollkommener Homozygotie, sind sie es auch. Nur wenn z. B. eine und dieselbe haploide Pflanze ♂- und ♀-Gameten bildet, die miteinander kopulieren, sind sie es nicht. Die meisten Befruchtungen sind jedoch bis zu einem gewissen Grade Bastardierungen, und dann hat ja die Verschiebung der Reduktionsteilung ihre Bedeutung.

Nun möchte man vielleicht weiter einwenden: wenn bei einer haploiden Pflanze im Gametangium eine sehr große Anzahl haploide Gameten gebildet werden, die miteinander kopulieren, so ist das Resultat auch dann viele Reduktionsteilungen, und die Pflanze hat ebensogroße Möglichkeit, ihre Chromosomen neuzukombinieren.

wie wenn sie eine diploide Generation mit zahlreichen unter Reduktionsteilung entstandenen Sporen neubildete. Hierauf ist folgendes zu erwidern. Eine Pflanze, die haploid ist, kann in ihren Gametangien nur Gameten einer und derselben Art bilden. Eine und dieselbe diploide Pflanze kann dagegen dank den vielen Reduktionsteilungen Gameten verschiedener Art bilden. Im vorigen Falle müssen also, vorausgesetzt, daß z. B. 4 verschiedene Typen von Gameten (= „Faktoren“) vorhanden sind, auch 4 verschiedene Typen von haploiden Pflanzen vorhanden sein, wenn überhaupt alle Kombinationsmöglichkeiten realisiert werden können. 4 Gametentypen können ja auf 16 verschiedene Weisen kombiniert werden, und 9 genotypisch ungleiche Zygoten werden gebildet (vgl. das allgemeine Faktorenschema!). Von diesen sind 4 Homozygoten. Bei solchen Individuen ist es ja gleichgültig, ob die Reduktionsteilung sofort eintritt oder verschoben wird, da sie ja nur gleiche Gameten bilden. 8 Zygoten sind heterozygotisch in einem Faktor. Hier können bei der Reduktionsteilung 2 verschiedene Gametentypen gebildet werden, und unter der Voraussetzung, daß bei der Reduktionsteilung alle Tochterzellen der Tetrade auch beibehalten werden und nicht — wie das ja in der Natur so oft eintritt — 3 zugrunde gehen, ist es freilich gleichgültig, ob die Reduktionsteilung sofort eintritt oder verschoben wird. Aber wie oft trifft es ja nicht ein, daß in der Tetrade nicht alle Tochterzellen leben bleiben, sondern die meisten degenerieren. In solchen — den allermeisten Fällen — ist auch hier eine Verschiebung der Reduktionsteilung offenbar von Vorteil. Schließlich sind 4 Zygoten heterozygotisch in beiden Faktoren. Wenn hier die Reduktionsteilung sofort eintritt, so können höchstens 2 verschiedene Gameten gebildet werden. Bildet sich dagegen ein diploider Sporophyt aus, und es erfolgen dann mehrere Reduktionsteilungen, so steht dem nichts entgegen, daß alle 4 Gametentypen als Resultat einer Befruchtung gebildet werden können.

In diesem letzteren Falle würden — wenn die Reduktionsteilung sofort einträte, — wenigstens 4 Befruchtungen statt 1 erforderlich sein, um dasselbe Resultat zu erzielen, d. h. um die 4 verschiedenen Typen von Gameten zu erzeugen. Nun kann statt 4 Befruchtungen eine einzige dasselbe Resultat erzielen. Im vorigen Falle sind nicht nur 4-mal soviel Gameten erforderlich (statt 2 also 8), sondern auch wenigstens 4-mal soviel Kopulationen. Wenn nun die Pflanze sich durch Verschiebung der Reduktionsteilung diploid einrichtet, die ursprüngliche haploide Generation bis auf die Sporen reduziert und schließlich auch die ursprüng-

lichen Sporen den Charakter von Gameten annehmen — also ganz so, wie es bei *Fucus*<sup>1)</sup> geschehen ist — so muß dies eine viel vorteilhaftere Organisation als die haploide sein. In diesem Falle (z. B. *Fucus*, Phanerogamen) ist auch die Sexualität auf den diploiden Sporophyten übergesiedelt, und als die letzten morphologischen Reste der haploiden Generation sind nur noch die Gameten übrig. Es ist also für die Pflanze viel vorteilhafter, sich diploid (und heterozygotisch) einzurichten, als haploid zu verbleiben, denn die diploide Pflanze ist nicht größer, verlangt nicht mehr Platz, assi-

1) Wenige Pflanzen sind wohl vom Gesichtspunkt des Generationswechsels aus Gegenstand so verschiedener Deutung gewesen, wie *Fucus*. Durch die Entdeckung des Generationswechsels der Laminariaceen dürfte wohl die Diskussion als abgeschlossen betrachtet werden können. Mehrere Laminariaceen, wie *Saccorhiza* und *Laminaria*, besonders in Hungerkulturen, bilden ja einen Gamophyten, dessen vegetatives System auf eine einzige Zelle beschränkt ist, die das Oogon bildet, dessen Eizelle befruchtet wird (vgl. SAUVAGEAU, 1915 und KYLIN, 1916). Fällt nun auch diese vegetative Zelle weg, so daß die Sporen des Sporophyten direkt kopulieren und außerdem auch Heterosporie hinzukommt, so ist man ja bei dem *Fucus*-Typus angelangt. Die *Fucus*-Pflanze ist demnach homolog dem *Laminaria*-Sporophyten ebenso wie dem *Dictyota*-Sporophyten, dagegen nicht dem *Dictyota*-Gamophyten, wie HARTMANN (1914) und FRITSCH (1916) unrichtigerweise annehmen. Was verursacht hat, daß die Homologie der *Fucus*-Pflanze solange in Dunkel gehüllt gewesen und mißdeutet worden ist, ist wohl in erster Linie der Umstand, daß sie eine Geschlechtspflanze ist, und da der Generationswechsel oft als hauptsächlich ein Wechsel zwischen einer geschlechtlichen und einer „ungeschlechtlichen“ Generation charakterisiert wird, so ist konsequent damit *Fucus* als der geschlechtlichen Generation in einem Generationswechsel entsprechend aufgefaßt worden. Es ist indessen nicht angängig, diesen letzteren lediglich mit Rücksicht auf die Sexualität zu charakterisieren, denn auch Sporophyten sind ja bis zu einem gewissen Grade geschlechtliche Pflanzen. Dies geht klar aus der Heterosporie hervor, die ja letzthin eine Geschlechtsdifferenzierung ist (vgl. übrigens CHAMBERLAIN, 1905 und CORRENS, 1916). Absurd ist ja daher die Ansicht — wie sie besonders gewisse amerikanische Autoren, z. B. COULTER (1916, S. 94), ausgesprochen haben — es sei vom strengen Homologiegesichtspunkt aus unrichtig, von „männlichen“ und „weiblichen“ Zapfen bei den Koniferen zu sprechen, da ja Sporophylle Organe bei einem Sporophyten sind. Es sind dies offenbar dieselben Gesichtspunkte, die FRITSCH (1916, S. 241, Anm. 2) veranlassen, die Auffassung von *Fucus* als einem Sporophyten als „surely the height of absurdity“ zu bezeichnen. *Fucus* ist natürlich eine geschlechtliche Pflanze, „Gamont“, um mit RENNER (1916) zu sprechen, ganz wie die Phanerogame, dies hindert aber nicht, daß er ganz wie die Phanerogame der sporenbildenden Generation in einem morphologisch vollentwickelten Generationswechsel homolog ist. Die richtige Deutung der Homologie der *Fucus*-Pflanze wurde zuerst von CLAUSSEN (1915) schon vor SAUVAGEAUS Entdeckung des Generationswechsels der Laminariaceen geliefert.

miliert ebenso gut usw. wie die haploide, und doch kann sie — dank ihrer Diploidie — nicht nur eine, sondern mehrere Arten von Gameten erzeugen. Was das bedeutet, wenn der Boden von allerlei Pflanzen besetzt wird, unter denen bald eine scharfe Konkurrenz entsteht, versteht sich ohne weiteres von selbst. Unter der Voraussetzung, daß für eine Art in der Natur unbegrenzter Raum zur Verfügung stände und auch alle Kopulationsmöglichkeiten sich leicht realisieren könnten, wäre es vielleicht ziemlich gleichgültig, ob die Pflanze sich haploid oder diploid einrichtete, aber eine Tatsache ist es, daß überall in der Natur derjenige Organismus, der mit geringstem Materialaufwand den größten Effekt erzeugen kann, auf die Dauer in der Konkurrenz den Sieg davonträgt. Das hat der diploide Organismus getan, und das scheint mir die Ursache zu sein, weshalb überall auf den höchsten Stufen des Pflanzenreichs die diploiden Generationen dominieren.

Birgt nun diese Hypothese Wahrheit in sich, so muß auch gezeigt werden, daß der erste Typus (1 Befruchtung — 1 Reduktionsteilung) primitivere und einfacher organisierte Pflanzenformen umfaßt, und daß der letztere Typus (1 Befruchtung — viele Reduktionsteilungen) Formen umfaßt, die wirklich eine größere Entwicklungshöhe erreicht haben.

Zu dem ersten Typus dürften zu zählen sein: Flagellaten, Planktondiatomaceen (*Diatomeae centricae*), Conjugaten und Chlorophyceen, haplobiontische Florideen und Phycomyceten. Zu dem zweiten Typus gehören: pennate Diatomaceen, diplobiontische Florideen, Phaeophyceen, Myxomyceten, Ascomyceten und Basidiomyceten sowie alle Bryophyten, Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen. Ein Vergleich ergibt, daß überall dort, wo einer Befruchtung mehrere Reduktionsteilungen entsprechen, wir auch höher organisierte Formen und vor allem einen bedeutend größeren Formenreichtum haben, daß also, kurz gesagt, dieser Typus als entschieden höher stehend als der andere, der primitiver ist, betrachtet werden muß. Die tatsächlichen Verhältnisse in der Natur bestätigen also die aufgestellte Hypothese, daß die Entstehung des Generationswechsels und damit die des diploiden Sporophyten biologisch als eine für die Pflanze vorteilhafte Organisation zur Erzielung zahlreicher Reduktionsteilungen erklärt werden kann.

Wie aber dann die sukzessive Reduktion des Gamophyten erklären? Meines Erachtens beruht sie darauf, daß er allmählich überflüssig geworden ist, denn seine Aufgabe ist ja nur die, viele Vermehrungskörper, Gameten, alle genetisch gleichwertig mit genau

demselben Chromosomenbestande, zu erzeugen, dies aber wird überflüssig, wenn die Bildung von Vermehrungskörpern mit der Reduktionsteilung kombiniert wird und die dabei gebildeten haploiden Vermehrungskörper direkt Gameten werden, wie nach Ausweis der Entwicklungsreihe Laminariaceen — Fucaceen die Entwicklung tatsächlich innerhalb der Phaeophyceen vor sich gegangen ist. Das gleiche ergibt sich auch aus dem Studium der Entwicklungsreihe Pteridophyten — Gymnospermen — Angiospermen (Endstadium: *Plumbagella*). Der Wegfall des Gamophytenstadiums bedeutet ja in hohem Grade eine Vereinfachung und Verkürzung des ganzen Entwicklungsverlaufs der Pflanze, ohne daß dadurch die Anzahl Befruchtungen vermindert wird, wenn stattdessen die Reduktionsteilungen vermehrt und mit den Vermehrungskörpern kombiniert worden sind.

Auf diese Weise kann man sich vom Gesichtspunkt des Generationswechsels aus denken, daß die mit geschlechtlicher Fortpflanzung ausgestatteten Pflanzen in großen Zügen sich entwickelt haben von haploiden Einzelorganismen, Haplobionten (Chlorophyceen, z. B. *Spirogyra*-Typus), mit nur zytologischem Generationswechsel oder Kernphasenwechsel, zu haploiden und diploiden Doppelorganismen, Diplobionten (z. B. *Dictyota*-Typus, Pteridophyten), mit sowohl Kernphasenwechsel als morphologischem Generationswechsel, und von da schließlich wieder zu nun diploiden Haplobionten (z. B. *Fucus*, Phanerogamen), gleichfalls mit beinahe bloßem Kernphasenwechsel, aber ohne einen deutlichen morphologischen Generationswechsel, der schließlich verschwunden ist.

Die Entwicklung zeigt im großen und ganzen, daß die Pflanzen sozusagen, nachdem sie ursprünglich haploide Haplobionten gewesen, dazu übergegangen sind, diploide Haplobionten zu werden. Der rein morphologische Generationswechsel, d. h. das diplobiontische Stadium, ist dem Anschein nach eine Art Durchgangsstadium, das im Anfange fehlt, um zum Schluß wieder zu verschwinden. Diese Generationswechselhypothese hat den Vorteil, daß sie eine generelle Erklärung für die Entstehung des Generationswechsels innerhalb aller Gruppen liefert, unabhängig von ihren äußeren Lebensumständen.

Der beschränkte Raum erlaubt es mir nicht, hier in diesem Zusammenhange auf alle die Gesichtspunkte betreffs des Generationswechselproblems, besonders seiner Terminologie usw. einzugehen, die in den letzten Jahren von verschiedenen Seiten, von BUDER, FISCHER, FRITSCH, GOELDI, JANET, KYLIN, TANSLEY

u. a., dargelegt worden sind. Ich hoffe, in ausführlicherer Form an anderem Orte bald hierauf zurückkommen zu können.

Upsala, Botanisches Institut, März 1921.

---

Literatur.

- BOWER, F. O. On antithetic as distinct from homologous Alternation of Generations in Plants. — Ann. of Bot. Vol. 4. 1890.
- CHAMBERLAIN, C. Alternation of Generations in Animals from a botanical standpoint. — Bot. Gaz. Bd. 39, 1905.
- CLAUSSEN, P. Fortpflanzung im Pflanzenreiche. — Die Kultur der Gegenwart. T. 3. Abt. 4. Leipzig und Berlin 1915.
- CORRENS, C. Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. — Biol. Centralbl. Bd. 36. 1916.
- COULTER, J. M. The Evolution of Sex in Plants. — The Univ. of Chicago Science Series. Chicago 1916.
- FRITSCH, F. E. The algal ancestry of the higher plants. — The New Phytologist. Vol. 15. London 1916.
- HARTMANN, M. Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. — Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. auf der 24. Jahresversamml. 1914.
- KYLIN, H. Über den Generationswechsel bei *Laminaria digitata*. — Svensk Bot. Tidskr. Bd. 10. Stockholm 1916.
- — Generationswechsel und Kernphasenwechsel. — Die Naturwissenschaften. Berlin 1917. (Schwedisch auch in „Populär Naturvetenskapl. Revy.“ Stockholm 1916.)
- MEYER, F. J. Der Generationswechsel als Wechsel verschied. Morphoden. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 36. Berlin 1918.
- RENNER, O. Zur Terminologie des pflanzl. Generationswechsels. — Biol. Centralbl. Bd. 36. 1916.
- SAUVAGEAU, C. Sur la sexual. hétérogam. d'une Lam. (*Saccorhiza bulbosa*) — Compt. rend. de l'Acad. des. sc. T. 161. Paris 1915.
- — Sur les gamétophytes de deux Laminaires. (*L. flexicantis* et *L. saccharina*) — Ibidem T. 162. Paris 1916.
- — Sur la sexualité hétérogam. d'une Laminare (*Alaria esculenta*). — Ibidem T. 162. Paris 1916.
- SVEDELIUS, N. Zytolog.-entw. Stud. über *Scinaia furcellata*. — Nova Acta Reg. Soc. Ups. S. IV. Vol. 4. Upsala 1915.
- — Das Problem des Generationswechsels bei den Florideen. — Naturwiss. Wochenschr. N. F. Bd. 15. Jena 1916.
- — Generationsväxlingens biologiska betydelse. — Bot. Sekt. av Naturv. Studentsällsk. i. Upsala den 19. Mars 1918. Svensk Bot. Tidskr. Bd. 12. 1918.
- TISCHLER, G. Neuere Arb. über den Generationswechs. im Pflanzenreich. Sammelref. — Zeitschr. f. Bot. 9. Jahrg. 1917.
-

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [39](#)

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

Artikel/Article: [Einige Bemerkungen über Generationswechse! und Reduktionsteilung. 178-187](#)