

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. in Erlangen

Prof. in München

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XVI. Band.

15. Februar 1896.

Nr. 4.

Inhalt: **Möbius**, Ueber Entstehung und Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung im Pflanzenreiche. — **Stieda**, Anthropologische Arbeiten in Russland. — **Weinland**, Neue Untersuchungen über die Funktionen der Netzhaut nebst einem Versuche einer Theorie über die im Nerven wirkende Kraft im Allgemeinen. — **Möller**, Brasilianische Pilzblumen.

Ueber Entstehung und Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung im Pflanzenreiche.

Von **M. Möbius** in Frankfurt a. M.

Bei den meisten Pflanzen und Tieren sehen wir, dass das Ei, um sich weiter entwickeln zu können, befruchtet werden muss, und dass die das Ei und die das befruchtende Element produzierenden Individuen als weibliche und männliche getrennt sind, dass also eine sogenannte geschlechtliche Fortpflanzung vorhanden ist. Weil sie so allgemein verbreitet und besonders weil sie bei den Menschen und bei den höheren Tieren die einzige Art der Reproduktion ist, ist man geneigt, ihr Vorhandensein als eine ganz selbstverständliche Notwendigkeit anzusehen und sie allen, wenigstens den mehrzelligen Organismen von vornherein beizulegen. Wo eine ungeschlechtliche Vermehrung stattfindet, da wird meist angenommen, dass sie nur neben der geschlechtlichen existiere oder dass doch letztere früher einmal vorhanden gewesen sei. Trotzdem ist eine rein ungeschlechtliche Vermehrung nicht wenigen Pflanzen, besonders in den niederen Abteilungen eigentümlich. Wir können dabei noch unterscheiden: 1) die asexuelle Reproduktion, bei welcher ähnlich wie bei der sexuellen besondere Fortpflanzungszellen gebildet werden, die aber dann ohne vorangehende Befruchtung keimen und am besten durch die Sporen der Pilze repräsentiert werden, 2) die vegetative Vermehrung oder Propagation, bei der vegetative Organe

die nicht an besonderen Fruktifikationsorganen stehen, zur Fortpflanzung und Vermehrung benutzt werden. Freilich ist es hierbei nicht möglich eine scharfe Grenze zu ziehen, denn es ist z. B. schwer zu entscheiden, welcher Art der ungeschlechtlichen Vermehrungsorgane die Brutknospen der *Marchantia* zugerechnet werden sollen oder auch die Brutzellen, welche an den Blättern gewisser Lebermoose erzeugt werden: die letzteren entstehen zwar einfach durch Auswachsen der Randzellen des Blattes, verhalten sich aber bei der Keimung wie Sporen.

Auch für höhere Pflanzen habe ich früher gezeigt¹⁾, dass viele Arten im Stande sind, sich fortgesetzt ohne Schaden auf rein vegetativem Wege, also propagatorisch, fortzupflanzen und zu vermehren; allein es sind das doch solche, die unter normalen Verhältnissen außer der Propagation auch eine sexuelle Fortpflanzung besitzen und bei denen die Vermehrung auf letztere Art entweder durch die Kultur, wie bei den Bananen, oder durch das rauhe Klima, wie bei dem *Kalmus* in Deutschland, oder durch einen anderen Umstand nicht stattfindet. Die einzige Pflanzengattung, deren Arten lediglich auf vegetative Vermehrung angewiesen zu sein scheinen, ist, soweit mir bekannt ist, die Algengattung *Caulerpa*. Die an den Küsten des Mittelmeeres vorkommende *C. prolifera* ist vielfach und zu den verschiedenen Jahreszeiten untersucht worden und nie hat man etwas gefunden, was man als ein besonderes Organ der Vermehrung anzusehen berechtigt gewesen wäre. Ebenso wenig haben solche Organe bei einer der anderen 75 Arten, die meist in den tropischen und subtropischen Meeren vorkommen, gefunden werden können: diese Pflanzen zeigen nur die Fähigkeit, dass aus jedem kleinen Teil des Thallus leicht ein neuer Thallus auswachsen kann. Die Arten der Algengattung *Pitophora* pflanzen sich auch nur auf vegetativem Wege fort²⁾, bilden aber besondere Vermehrungsorgane, sogenannte Akineten. —

Eine Fortpflanzung durch ungeschlechtlich erzeugte Sporen ist beschränkt auf die Algen und Pilze und ist bei den letzteren die Regel; die Flechten, welche ja in der Bildung der Fortpflanzungsorgane als Pilze zu betrachten sind, vermehren sich also auch nur asexuell durch Sporen. Wir können die Pilze als einen von den Algen abgehenden Zweig des Pflanzenstammbaumes ansehen und wir finden, dass bei den den Algen noch am nächsten stehenden Pilzen, den Peronosporeen und Saprolegnicen sich der Uebergang von der sexuellen zur asexuellen Fortpflanzung stufenweise verfolgen lässt. Bei einigen Peronosporeen tritt der Inhalt des Antheridiums noch in den des Oogoniums über, bei anderen nicht mehr; bei einigen Sa pro-

1) Siehe diese Zeitschrift, Bd. XI, Nr. 5 u. 6.

2) Vergl. des Verf. Mitteilung in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. XIII, S. 356.

Legnieen wird vom Antheridium noch ein Befruchtungsschlauch gebildet, aber er öffnet sich nicht mehr, bei anderen Arten bleiben die Antheridien ohne Befruchtungsschlauch und bei noch anderen fehlen die Antheridien überhaupt, wie z. B. bei *Saprolegnia monilifera*: die Sporen sind hier aus der Analogie mit anderen Arten als parthenogenetisch gebildete Oosporen aufzufassen, in Wirklichkeit aber unterscheiden sie sich nicht von den Sporen, die bei anderen Pilzen asexuell in einem Sporangium oder Ascus entstehen. Dass in den beiden großen Reihen des Pilzreiches, bei den Basidiomyeeten und Ascomyeeten, Geschlechtsorgane durchaus fehlen, ist eine durch Brefeld's Untersuchungen hinlänglich festgestellte und wohl von den meisten anerkannte Thatsache, an welcher einige hartnäckige Anhänger einer veralteten Anschauung nichts ändern werden.

Wenn wir sehen, dass gerade die Pilze schon in ihren untersten Abteilungen von der sexuellen zu der rein asexuellen Fortpflanzung übergehen, so liegt natürlich die Vermutung nahe, dass dieses mit ihrer saprophytischen und parasitischen Lebensweise zusammenhängt. Der Einfluss derselben auf die Ausbildung der Geschlechtsorgane ist nicht zu verkennen, wenn wir ihn uns auch nicht erklären können. Hat er bei den Pilzen zu einem vollständigen Verlust dieser Organe geführt, so wirkt er bei den parasitischen und saprophytischen Phanerogamen, die sich ja doch dem System der andern, sich selbständig ernährenden ohne große Schwierigkeit einreihen, wenigstens in vielen Fällen hindernd auf die Ausbildung der sogenannten Geschlechtsorgane ein. Wir finden bei vielen parasitischen Phanerogamen eine abnorme Entwicklung der Samenknospen und eine Vereinfachung in der Entstehung des weiblichen Apparates. Ein solcher Einfluss auf die männlichen Organe ist weniger zu bemerken; Bestäubung und Befruchtung scheint auch in normaler Weise zu erfolgen, obgleich Niemand, meines Wissens, diese Vorgänge bei einer parasitischen Phanerogame genauer studiert hat. Was die Parasiten anbetrifft, so könnte vielleicht Jemand meinen, dass durch die Verbindung, welche sie mit andern lebenden Organismen, ihren Wirten, eingehen, in irgend einer Weise Ersatz dafür geschaffen wird, dass sie der Verbindung, die, bei der Zeugung, mit ihres gleichen eintreten würde, entbehren und dass sie dadurch diese Entbehrung ohne Nachteil für ihre Entwicklung vertragen könnten. Allein eine nähere Begründung einer solchen Annahme scheint mir nicht möglich und sie würde auch nicht in Einklang stehen mit der Auffassung von der Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung, wie sich eine solche Auffassung aus den weiteren Betrachtungen ergibt.

Etwas anderes ist es mit der asexuellen Reproduktion bei den *Algen*, bei denen sie teils als einzige Form der Fortpflanzung, teils neben sexueller Reproduktion auftritt: hier ist die erstere als die Vorstufe zu der letzteren zu betrachten. Die am tiefsten stehenden Algen,

die Cyanophyceen haben es überhaupt noch nicht zur geschlechtlichen Fortpflanzung gebracht, sondern vermehren sich außer durch Teilung nur durch ungeschlechtlich erzeugte Sporen. Das Fehlen der Sexualität bei diesen Algen hat man, wohl nicht mit Unrecht in Verbindung gebracht mit der Konstitution der Zellkerne, welche abweichend von denen der anderen Pflanzen gebaut sind und bei der Teilung¹⁾ keine karyokinetischen Figuren bilden. Aber nicht bloß diese kleinen und niederen Algen sind bei der asexuellen Reproduktion stehen geblieben, sondern auch andere Algengruppen, zu denen die durch ihre Größe und durch die, ihrer Größe entsprechende, weitgehende Differenzierung der Gewebe auf der obersten Stufe stehenden Laminariaceen gehören. Diese großen Brauntange des Meeres bilden nur einfache Schwärmosporen, Zellen, die mit Hilfe ihrer 2 Geißeln eine Zeit lang herumschwärmen, sich dann festsetzen und zu neuen Pflanzen auswachsen. Auf die Schwärmosporen werden wir sogleich zurückzukommen haben, denn von ihnen leiten sich die männlichen und weiblichen Fortpflanzungszellen der Algen überhaupt ab. Vorher aber haben wir noch einen Blick zu werfen auf die Anfänge der geschlechtlichen Fortpflanzung, wie sie sich bei den Algenklassen der Diatomeen und Konjugaten finden.

Bei den Diatomeen erfolgt die Bildung der Auxosporen, nicht immer, aber in manchen Arten, durch die Verschmelzung der Plasmakörper zweier Zellen. Eine dabei eintretende Verschmelzung der Zellkerne ist neuerdings bei *Epithemia* beobachtet worden²⁾, bei welcher Form die kopulierenden Plasmakörper sich erst teilen und die Teile, welche nicht aus einer Zelle entstanden sind, paarweise mit einander verschmelzen. Zwar sind die Auxosporen weder Vermehrungsorgane noch Ruhezustände der Diatomeen, sondern nur Gebilde, deren Entstehung durch die Teilungs- und Wachstumsverhältnisse der Zellen bedingt wird, aber sie müssen doch mit anderen Sporen verglichen werden und ihre Bildung ist, so weit sie durch Zellverschmelzung erfolgt, entschieden analog derjenigen der Zygosporen bei den Konjugaten. Die Diatomeen haben echte Zellkerne, die sich karyokinetisch, aber unter einer eigentümlichen Modifikation dieses Prozesses, teilen³⁾. Wir sehen also, dass bei den Diatomeen die Kopulation gewissermaßen erst als etwas nebensächliches auftritt, indem die Auxosporen sich auch

1) Nachträglich muss ich hinzufügen, dass Hegler in Lübeck 1895 Präparate demonstriert hat, welche die karyokinetische Kernteilung bei mehreren Spaltalgen zeigen sollen. (Nach dem Referat im botan. Centralbl., Bd. LXIV, S. 203.)

2) Klebahn, Ueber das Verhalten der Zellkerne bei der Auxosporenbildung von *Epithemia*. (Vortrag auf der Naturforscherversammlung in Lübeck, 1895.)

3) Lauterborn, Ueber Bau und Kernteilung der Diatomeen. (Verhdl. des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F., Bd. V, 1893.)

auf andere Weise bilden können, dass sie aber hier zuerst auftritt gleichzeitig mit dem Auftreten echter Zellkerne und karyokinetischer Teilungen.

Fig. 1.

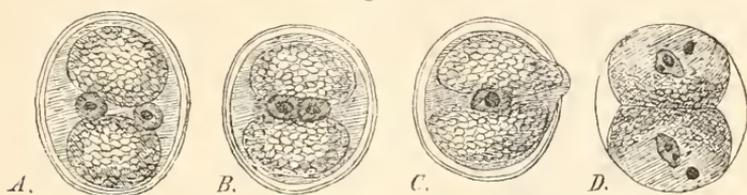


Fig. 1. *Closterium*. A. Reife Zygospore mit 2 Chromatophoren und 2 Kernen. B. Zygospore kurz vor der Keimung C. Zygospore im Begriffe zu keimen. D. 2 von der gemeinsamen Haut noch umschlossene Keimzellen, deren jede einen Großkern und einen Kleinkern enthält. (Nach Klebahn.)

Bei den Konjugaten muss nun immer eine Verschmelzung zweier Zellinhaltskörper eintreten, wenn eine Spore gebildet werden soll, aber sehr eigentümlich ist es, dass die Verschmelzung der Plasmamassen nicht immer mit der Kernverschmelzung verbunden ist, sondern dass letztere viel später, erst vor der Keimung der Zygospore eintreten kann (Fig. 1). Dieses ist der Fall bei Desmidiaceen, wie *Closterium*- und *Cosmarium*-Arten, nach Klebahn¹⁾. Unter den fadenförmigen erhalten sich bei den *Spirogyra*-Arten die zwei Kerne in der jungen Zygote tagelang getrennt neben einander, erst völlig ausgereifte Zygoten zeigen nur einen Kern, auch bei *Mesocarpus* sieht man in den jungen Zygoten noch längere Zeit die getrennt bleibenden Kerne, bei *Zygnema* dagegen scheinen sich die Kerne rasch zu einem einzigen zu vereinigen²⁾. Es hat also den Anschein, als spielten die Kerne hier noch nicht die Hauptrolle bei der Kopulation, sondern als ob es zunächst nur auf die Vereinigung zweier Plasmamassen ankäme. Ein Unterschied zwischen diesen Plasmakörpern oder den kopulierenden Zellen ist bekanntlich hier noch wenig ausgeprägt. Bei den einzelligen Konjugaten, den Desmidiaceen, sind die kopulierenden Zellen äußerlich nicht zu unterscheiden. Für die fadenförmigen hat Verf. einen Modus der Kopulation, der wohl als der einfachste angesehen werden kann, vor Kurzem beschrieben³⁾: es vereinigen sich zwei benachbarte Zellen

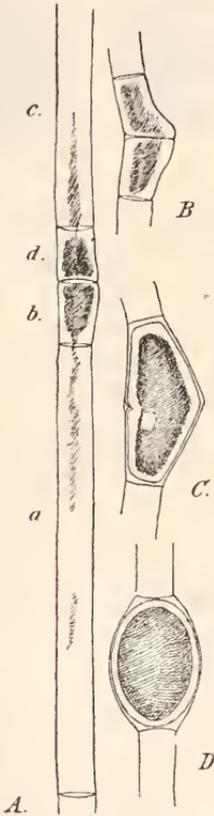
1) Klebahn, Studien über Zygoten I. (Pringsheim's Jahrb., Bd. XXII, Heft 3.) Auf die merkwürdigen Kernteilungen und die Bildung von Groß- und Kleinkernen bei der Keimung der Zygosporen sei nur in der Anmerkung hingewiesen, diese Erscheinungen gehören nicht in die oben ausgeführte Betrachtung. Dies gilt auch für die Bildung von Groß- und Kleinkernen bei der Entstehung der Auxosporen von *Epithemia*.

2) Klebahn, Ueber die Zygosporen einiger Konjugaten. (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. VI, S. 160, 1888.)

3) in: Hedwigia 1895.

eines Fadens, die vorher von größeren Zellen abgetrennt worden sind, dadurch, dass die trennende Querwand resorbiert wird, worauf natürlich die vereinigten Plasmakörper noch mit einer gemeinsamen Haut umgeben werden und so die Zygospore gebildet wird (Fig. 2). Wir

Fig. 2.

Fig. 2. *Mongcotia Uleana*.

A. Teil eines Fadens mit zwei kopulierenden Zellen, *b* ist von *a*, *d* von *c* abgetrennt worden.

B. C. Vereinigung der Zellen *b* und *d*.

D. Reife Zygospore.

sehen dann bei anderen Arten, wie die kopulierenden Zellen erst eine Verbindung zwischen sich herstellen müssen, den Kopulationskanal; die Plasmakörper der zwei Zellen können sich in demselben vereinigen oder, auf der nächsten Stufe, der Inhalt der einen Zelle wandert durch den Kopulationskanal zu dem der zweiten Zelle hinüber, um hier mit ihm zu verschmelzen: in diesem Falle können wir schon den ersteren als das männliche, den letzteren als das weibliche Element ansehen.

Für den sich hinüberbewegenden, männlichen Plasmakörper, ist es vorteilhaft, wenn er kleiner ist, denn dann ist er offenbar leichter beweglich: dementsprechend teilen sich bei *Sirogonium* die Mutterzellen der männlichen und weiblichen Zellen ungleich. Sie sind anfangs ziemlich gleich an Größe, in der einen aber wird eine kleine von einer größeren Zelle getrennt und letztere gibt die weibliche, in der anderen dagegen entstehen drei Zellen und die mittlere, kleine, gibt die männliche Zelle. Dies ist die höchste Differenzierung in den kopulierenden

Zellen, die wir bei den Konjugaten kennen; diese Art der Befruchtung wird bei den Algen nicht weiter ausgebildet, sondern es ist die Kopulation der Schwärmsporen, welche später zur Unterscheidung zwischen ruhenden Eiern und beweglichen Spermatozoidien führt.

Als Pringsheim im Jahre 1869 die Paarung der Schwärmsporen von *Pandorina* entdeckt hatte, erkannte er auch sogleich die Bedeutung, welche diese Entdeckung für das Verständnis der sexuellen Fortpflanzung besitzt, indem die Paarung der Schwärmsporen sich als die einfachste Form der Paarung überhaupt darstellt. Außer für *Pandorina* kennt man diese Schwärmsporenkopulation jetzt für eine ziemlich große Anzahl grüner und für einige braune Algen; da man aber gefunden hat, dass die Schwärmsporen sich in anderen Fällen selbständig, ohne Kopulation, entwickeln können, so hat man mit Recht den Namen für diese, also für die asexuellen Schwärmer reserviert, und die sich paarenden Schwärmer, die ja noch keine Sporen sind, als Planogameten bezeichnet. Selbstverständlich ist diese Benennung etwas nebensächliches, da eine Verwirrung der Begriffe nicht zu befürchten ist. Außerdem gibt es kein Merkmal, nach welchem wir einer solchen Schwärmspore oder einem Planogameten ansehen könnten, ob sie eine Schwärmspore oder ein Planogamet ist; selbst wenn wir die Entwicklung der einzelnen verfolgen, erlangen wir nicht immer Sicherheit, denn in einigen Fällen (*Ulothrix zonata*, *Ectocarpus siliculosus*) sterben die einzeln bleibenden Planogameten nicht ab, sondern keimen und werden zu Pflänzchen, die sich allerdings schlechter als die aus der Zygote, dem Kopulationsprodukt der Planogameten, entstehenden zu entwickeln scheinen. Was die Planogameten veranlasst, mit einander zu kopulieren und zu verschmelzen, das wissen wir nicht, welchen Vorteil diese Paarung für die Entwicklung der Pflanzen mit sich bringt, das werden wir später untersuchen. Wir gehen jetzt zunächst von der Erscheinung selbst aus, welche also darin besteht, dass sich zwei gleichartige Zellen, jede mit einem Kern, so vereinigen, dass eine neue Zelle wieder mit einem Kern entsteht. Aus den Befruchtungsverhältnissen der Pflanzen und auch der Tiere können wir schließen, dass die Kernverschmelzung der wichtigste Vorgang bei der Paarung ist, und aus diesem Umstande wiederum verstehen wir, wie aus den gleichen Planogameten die verschiedenen Gameten entstanden sind. Von dem Protoplasma, welches bei den sich paarenden Planogameten verschmilzt, können wir annehmen, dass es mehr die Rolle eines Nahrungstoffes spielt. Es ist darum nicht von Bedeutung, ob an die beiden Kerne gleiche Mengen von Protoplasma gebunden sind, oder ob das Protoplasma mehr zu dem einen Kerne gehört, jedenfalls aber ist es vorteilhaft, dass die keimfähige Zelle gleich mit einer größeren Menge von Protoplasma ausgestattet ist. Es erscheint nun als eine zweckmäßige Einrichtung die Teilung der Arbeit in der Weise, dass dem einen Kerne die Haupt-

menge des ernährenden Plasmas beigegeben wird, dem andern die Aufgabe zufällt, jene Zelle aufzusuchen, und dieser zur Erhöhung der Beweglichkeit möglichst vom Plasma entlastet wird: wir nennen die kleine bewegliche Zelle die männliche und die größere die weibliche. Wie sich ein solcher Unterschied aus der Gleichheit der sich paarenden Schwärmer entwickelt und wie er immer größer wird, können wir bei den grünen und braunen Algen sehr schön verfolgen.

Wenn die sich paarenden Schwärmsporen, die Planogameten, einander gleich sind, haben sie meistens eine sehr geringe absolute Größe, bei *Chaetopeltis minor* z. B. fand ich sie 8—10 μ lang. Bei einer mit dieser Alge nahe verwandten, bei *Aphanochaete repens* ¹⁾, kopuliert immer eine kleinere Schwärmzelle mit einer größeren: die erstere ist noch nicht 10 μ lang und ca. 4 μ dick, die letztere ist kugelig und hat einen Durchmesser von 18—20 μ . Die erstere entsteht einzeln oder zu zweien in einer Zelle, die kleiner als die vegetativen Zellen ist, die letztere entsteht einzeln in einer Zelle, die beträchtlich größer als die vegetativen Zellen ist. In Beziehung auf das letztere Verhältnis finden wir ganz Aehnliches bei den Formen der folgenden Stufen, bei welchen ein im Oogonium verbleibendes Ei, das der großen Schwärmzelle von *Aphanochaete* entspricht, von einer kleinen männlichen Schwärmzelle aufgesucht und befruchtet wird. Das Ei hat eben seine Beweglichkeit ganz eingebüßt und deshalb muss der andere, männliche Gamet bis in das Oogonium eindringen, wie es der Fall ist bei *Oedogonium*, *Coleochaete* u. a. (Fig. 3).

Fig. 3.

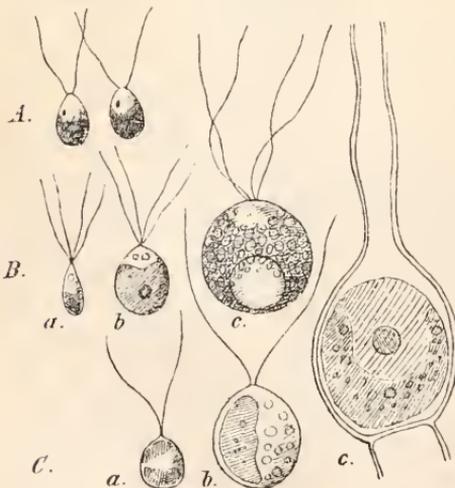


Fig. 3. A. *Chaetopeltis minor*, zwei Planogameten.

B. *Aphanochaete repens*: a, Spermatozoid, b, Schwärmzelle, c, weiblicher Planogamet.

C. *Coleochaete pulvinata*: a, Spermatozoid, b, Schwärmzelle, c, Oogonium mit Ei und geöffnetem Hals.

B. nach Huber,
C. nach Pringsheim.

Alle Figuren bei gleicher Vergrößerung.

1) Dieses interessante, bei den Confervoideen vereinzelt dastehende Verhältnis ist von Huber entdeckt worden. (Bulletin de la Société Botanique de France, Paris 1894.)

Auch unter den Siphoneen haben wir solche verschiedene Stufen in der Ausbildung der Sexualität: bei *Acetabularia* kopulieren zwei gleichartige kleine Planogameten, bei *Bryopsis* ist der eine etwa doppelt so groß wie der andere, bei *Vaucheria* schließlich wird ein großes Ei im Oogonium von einer winzig kleinen Schwärmzelle befruchtet. Es kommt auch vor, dass zahlreiche Eier im Oogonium gebildet werden, wie bei *Sphaeroplea*; allein die Zahl der männlichen Schwärmzellen, die in einem Antheridium entstehen, ist noch viel größer und die letzteren sind so schmal, dass sie durch die engen Oeffnungen der Membran in den Antheridien und Oogonien heraus- und hereinschlüpfen können, während die Eier kugelig und etwa doppelt so dick, wie die Spermatozoiden lang sind. Neben der sexuellen Reproduktion kommt nun häufig noch eine asexuelle durch Schwärmsporen vor¹⁾.

Wenn die erstere in einer Kopulation gleicher Gameten besteht, so sind diese kleiner als die Schwärmsporen, z. B. bei den Hydrodictyeen, einigen Ulvaceen, Ulotrichaceen und Chaetophoraceen; außerdem haben die Schwärmsporen bisweilen 4 Cilien, während die Gameten nur zwei besitzen, so dass die sich paarenden Gameten gewissermaßen die Hälften einer Schwärmspore darstellen, die sich bei der Kopulation wieder vereinigen. Wenn sich aber männliche und weibliche Gameten deutlich unterscheiden lassen, dann stehen die Schwärmsporen in ihrer Größe meistens in der Mitte zwischen ihnen, wie es *Aphanochaete* zeigt, welche also dreierlei viereilige Schwärmzellen besitzt: die kleinsten sind die männlichen Gameten, die mittleren die Schwärmsporen, die größten die weiblichen Gameten. Auch die Arten, welche ruhende Eier bilden, wie *Oedogonium* und *Coleochaete*, haben Schwärmsporen, welche etwas kleiner als die Eier, aber größer als die Spermatozoiden sind (Fig. 3). Warum die männlichen Gameten kleiner, die weiblichen aber größer werden, wurde oben erläutert. Freilich ist dabei nur auf die äußerlichen Verhältnisse, nicht auf das Verhalten der Kernsubstanz Rücksicht genommen und es liegen noch keine Beobachtungen vor, ob vielleicht eine Reduktion der Chromosomen bei den Gameten gegenüber den Schwärmsporen stattfindet. Jedenfalls aber können wir aus dem bis jetzt Bekannten schon erklären, warum die kleinen männlichen Gameten nicht im Stande sind, sich selbständig weiter zu entwickeln: enthalten sie doch neben dem Kern nur sehr wenig Plasma, ja, wenn wir gleich auf die höher stehenden Pflanzen einen Blick werfen, bei den Characeen z. B. so wenig, dass es nur schwer nachzuweisen ist und einige Forscher behaupten konnten, dass hier die Spermatozoiden nur aus Kernsubstanz beständen. Die Eier dagegen sind viel eher im Stande, sich ohne

1) Man vergleiche hierzu die Arbeit von Strasburger, Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. (Histologische Beiträge, Heft IV, 2. Teil, Jena 1892.)

Befruchtung zu entwickeln, weil ihnen eine genügende Menge von Plasma mitgegeben ist, und so ist denn die Parthenogenese eine nicht selten zu beobachtende Erscheinung bei den Algen (*Sphaeroplea*, *Oedogonium*, *Cylindrocapsa*).

Interessante Uebergänge von der Schwärmosporenpaarung zur Eibefruchtung können wir nun auch bei den braunen Algen beobachten. Der weitaus größte Teil der hierher gehörenden Formen pflanzt sich, wie die schon erwähnten Laminariaceen, durch ungeschlechtliche Schwärmosporen fort. Nur bei einigen wenigen, wie *Ectocarpus siliculosus* und *Scytosiphon lomentarius* ist es nachgewiesen, dass eine Kopulation der Schwärmzellen stattfindet. Diese Schwärmzellen sehen anfangs ganz gleich aus aber schon vor der Kopulation tritt eine Verschiedenheit auf, indem sich die eine, die somit als weibliche zu bezeichnen ist, festsetzt und die andere, die männliche, jene aufsucht, sich ihr anlegt und schließlich mit ihr verschmilzt. Sind hier die Planogameten nur in ihrem Verhalten, nicht aber in der Gestalt und Größe verschieden, so finden wir auf der nächsten Stufe die Kopulation eines kleinen männlichen mit einem großen weiblichen Planogameten. Auf dieser Stufe stehen die Cutleriaceen, bei welchen außerdem noch ungeschlechtliche Schwärmer gebildet werden; eine parthenogenetische Entwicklung der unbefruchtet bleibenden Eier kommt bei ihnen auch vor. Auf der dritten und höchsten Stufe stehen die Fuceen, deren weibliche Gameten als Schwärmzellen ohne Cilien aufgefasst werden müssen. Denn nur so lässt es sich verstehen, dass die

Fig. 4.

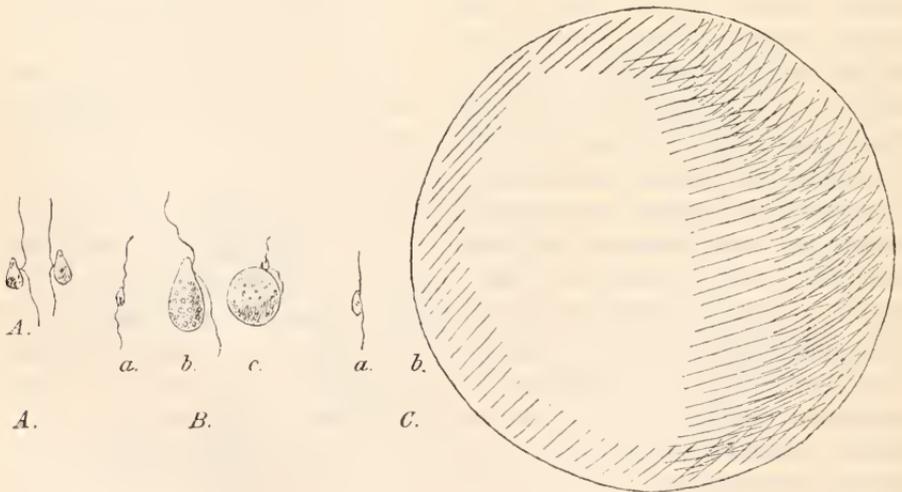


Fig. 4 A. Zwei Planogameten von *Ectocarpus siliculosus*. B. *Zanardinia collaris*: a. Spermatozoid, b. Ei (oder Schwärmospore), c. Kopulation von a. u. b.
C. *Fucus serratus*: a. Spermatozoid, b. Ei.

Alle Figuren bei gleicher Vergrößerung.

großen kugeligen Eier vor der Befruchtung ausgestoßen werden, während ihre Größe uns den Mangel der Cilien erklärt, die nicht im Stande wären das schwerere Ei zu bewegen. Die männlichen Gameten sind sehr kleine zweicilige Schwärmsporen und der Unterschied zwischen der Größe der männlichen und weiblichen Gameten ist bei den Fucaceen am bedeutendsten (Fig. 4). Was die absoluten Maße betrifft, so sind bei *Ectocarpus siliculosus* die Planogameten ca. 6μ lang¹⁾, bei *Zanardinia collaris*, einer Cutleriacee, sind die Spermatozoidien $2-3 \mu$ lang, die Eier $11-14 \mu$ lang und die Schwärmsporen sind hier von derselben Größe und Gestalt wie die Eier. Bei *Fucus serratus* sind die Spermatozoidien ca. 5μ lang, die Eier aber $80-100 \mu$ dick, so dass sie die ersteren um das 30 000- bis 60 000fache an Masse übertreffen²⁾. Die weiblichen Gameten nehmen also von der ersten zur dritten Stufe um das 13--17fache an Größe zu, während die männlichen Gameten in der zweiten Stufe am kleinsten, in der dritten Stufe auch noch etwas kleiner als die Planogameten der ersten Stufe sind. Bei den Fucaceen existieren keine Schwärmsporen, die wir zur Vergleichung heranziehen könnten³⁾. — Bei allen braunen Algen oder Phaeophyceen zeigt sich deutlich, dass die Befruchtung auf Planogametenkopulation zurückzuführen ist, denn auch bei den Tilopterideen und Dictyoteen, bei denen die Fortpflanzungsverhältnisse noch nicht genau genug bekannt sind, wird aus den als Oogonien gedeuteten Organen das vermutliche Ei vor der Befruchtung als eine nackte Zelle ausgestoßen, die aber keine Cilien besitzt. Sie ist auch hier vielfach größer als die als männliche Gameten zu deutenden Zellen, welche bei den Tilopterideen noch mit Cilien versehen sind, bei den Dictyoteen aber der Cilien entbehren. Diese letztere Erscheinung sowie das Fehlen der Cilien bei den asexuellen Sporen der beiden genannten Familien ist wohl als eine Anpassung an die Lebensweise zu erklären, indem bei ihnen das bewegte Wasser des Meeres, in dem sie leben, den Pflanzen erlaubte, sich die Cilienbildung zu ersparen. Auch die Florideen haben sozusagen von dieser Erlaubnis Gebrauch gemacht und erzeugen niemals Schwärmzellen mit Cilien: die Bewegung des Wassers sorgt schon dafür, dass die Sporen verbreitet werden und dass die Spermarien zu den Trichogynen, den weiblichen Empfängnisorganen, gelangen⁴⁾. Warum die unter gleichen oder ähnlichen Verhältnissen lebenden Phaeozoosporaceen und Fucaceen die Cilien

1) berechnet nach der Abbildung von Thuret in Ann. scienc. nat. Bot., III. Ser., T. 14, Tab. 24.

2) nach Thuret et Bornet. Études phycologiques, p. 29.

3) Vielleicht sind die sogen. Fasergrübchen die Rudimente von Conceptakeln mit ungeschlechtlichen Sporen.

4) Die wenigen Florideen des Süßwassers leben bekanntlich nur in rasch fließenden Gewässern, während bei den im ruhigen Süßwasser lebenden grünen Algen die nackten Vermehrungszellen immer mit Cilien versehen sind.

beibehalten haben, das entzieht sich vorläufig unserer Erklärung in biologischer Hinsicht, wir können nur auf die phylogenetischen Beziehungen hinweisen, welche offenbar engere sind zwischen den Schwärm-sporen bildenden Chlorophyceen und den Phaeophyceen als zwischen ersteren und den Florideen. Bei den grünen Algen haben wir gesehen, dass die großen Eier gewöhnlich einzeln im Oogonium, die kleinen Spermatozoidien aber zu mehreren im Antheridium gebildet werden. Bei den braunen Algen tritt dies noch mehr hervor: bei *Zanardinia* z. B. entsteht aus jeder Zelle des wenigzelligen Oogoniums ein Ei, aus jeder Zelle des vielzelligen Antheridiums aber entstehen 8 Antherozoidien. Bei den Fucaceen entstehen die Antherozoidien in großer Anzahl in dem sackförmigen einfächerigen Antheridium, die Eier aber entstehen zu 1—8 in einem Oogonium. Sehr interessant ist es nun, dass im Oogonium anfangs immer 8 Kerne vorhanden sind¹⁾. Von diesen werden bei *Fucus* alle zu Eiern, bei *Ascophyllum* wandern 4 nach der Peripherie und werden zu Eiern, 4 gehen nach der Mitte und bleiben unentwickelt zurück, bei *Pelvetia* werden 6, bei *Himantballia* 7 Kerne ausgeschieden, da dort nur 2 Eier, hier nur ein Ei gebildet wird (Fig. 5). Es wird durch diese Vergleichung ganz deut-

Fig. 5.

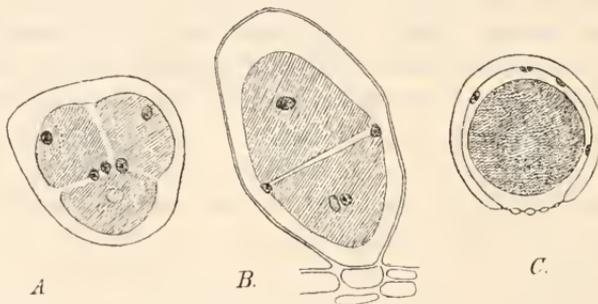


Fig. 5. A. Oogonium von *Ascophyllum nodosum* im Querschnitt: 3 Eier und in der Mitte 3 ausgestoßene Kerne sichtbar. B. Oogonium von *Pelvetia* im Längsschnitt mit 2 Eiern, von den ausgestoßenen Kernen sind 2 sichtbar. C. Oogonium von *Himantballia* mit 1 Ei und 4 (sichtbaren) ausgestoßenen Kernen. (Nach Oltmanns.)

lich, dass bei *Himantballia* die 7 Kerne, welche, jeder mit einer geringen Plasmamasse umgeben, neben dem einen großen Ei vorhanden sind, als reduzierte Eier aufgefasst werden müssen. Sie erinnern uns aber auch an die sogenannten Richtungskörperchen bei den tierischen Eiern und sie sind denselben offenbar homolog und analog. Denn wenn auch die letzteren erst nachträglich abgeschieden werden, nachdem das Ei schon gebildet ist, so sind sie doch nichts anderes als

1) F. Oltmanns, Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. (Bibliotheca botanica, Heft 14, 1889, 4^o, 94 p., 15 Taf.)

reduzierte Eier oder vielmehr Eier, die in der ersten Entwicklung stehen geblieben sind. Fasst man sie in dieser Weise auf, so erklärt es sich, warum sie nicht immer in einer solchen Anzahl gebildet werden, welche den Anforderungen einer Hypothese entsprechen würde, nach der die Richtungskörperchen die Ausscheidung des männlichen Elementes aus den anfangs neutralen Eiern u. dergl. bedeuten sollen. Wenn wir nämlich von einer solchen Anschauung ausgehen, nach der es sich bei der Bildung der Richtungskörperchen um die notwendige Ausscheidung gewisser Elemente aus dem Ei und ihre Beziehung zu dem Eintreten der Befruchtung handelte, so müssten ganz gewiss auch bei den Pflanzen homologe Vorgänge auftreten, da die Befruchtungsverhältnisse bei Pflanzen und Tieren sonst ganz gleichartig sind. Allein nirgends, soviel man auch danach gesucht hat, sind wirkliche Richtungskörperchen bei pflanzlichen Eiern gefunden worden, und alles, was man in solcher Weise zu deuten gesucht hat, ist in Wirklichkeit ganz anders zu erklären, während uns andererseits die *Fucae*en durch die geschilderten Vorgänge bei der Eientwicklung zu der richtigen Auffassung führen. Warum nun bei einigen *Fucae*en nicht alle durch die vorhandenen Kerne angedeuteten Eier zur Entwicklung gelangen, das lässt sich nicht weiter erklären, als dass wir sagen, dass das eine oder die zwei oder vier Eier so groß werden, dass sie alles vorhandene Protoplasma aufbrauchen. Wir finden etwas ähnliches bei der Entstehung mancher Sporen, z. B. in den Makrosporangien von *Salvinia*, in denen 4×16 Sporen angelegt werden, aber nur eine zur Entwicklung kommt und diese dann das ganze Makrosporangium ausfüllt; bei der Ausbildung des Eies dagegen ist so etwas für andere Pflanzengruppen nicht bekannt.

Fig. 6.



Fig. 6. Befruchtungsreifes Archegonium von
Marchantia (Lebermoos):
im Grunde des Archegoniums liegt das Ei, unten
an der Oeffnung des Halses tritt ein Antherozoid
ein.

(Nach Strasburger.)

Was nun die übrigen Klassen des Pflanzenreiches betrifft, so haben wir von den Moosen an aufwärts einen regelmäßigen Generationswechsel, also auch eine sexuelle Fortpflanzung. Bei den Moosen und Farnen erinnert das Antherozoid, welches eine kleine, mit Cilien versehene und wesentlich aus dem Zellkern bestehende freibewegliche Zelle ist, noch an die Planogameten der Algen; das Ei dagegen ist immer eine unbewegliche, nackte, kugelige Zelle, die in dem Archegonium liegen bleibt und hier das Antherozoid erwartet (Fig. 6). Bei den Phanerogamen sind Schwärmzellen überhaupt nicht mehr vorhanden und die Vereinigung der männlichen und weiblichen Elemente erfolgt auf eine Weise, die mehr an die oben erwähnten Verhältnisse bei den Konjugaten erinnert, freilich ohne zu diesen in näherer Beziehung zu stehen. Es ist erst ziemlich spät gelungen nachzuweisen, dass auch hier die Befruchtung auf der wirklichen Verschmelzung geformter plasmatischer Bestandteile beruht. Das Eindringen des Antherozoids in das Archegonium bei Moosen und Farnen hatte man schon vorher beobachtet und man konnte somit auch für die höheren Kryptogamen eine Gametenkopulation als sicher annehmen. Es gab also eine Zeit, in der man sagen konnte, dass eigentlich die Kryptogamen die Pflanzen seien, die eine deutliche Befruchtung zeigen, während bei den Phanerogamen der Befruchtungsvorgang noch verborgen sei. Jetzt ist nun durch die schönen Arbeiten Strasburger's, Guignard's u. a. nachgewiesen, dass auch bei den Phanerogamen im Befruchtungsakt zwei Zellen mit einander verschmelzen, die als kleiner männlicher und großer weiblicher Gamet unterschieden sind. Da sich nun die Geschlechtsorgane der Phanerogamen als ganz homolog denjenigen der höheren Gefäßkryptogamen gezeigt haben (weswegen wir eben auch bei ersteren von einem Generationswechsel sprechen können) und da wir die Befruchtung bei den Gefäßkryptogamen ohne Schwierigkeiten von derjenigen bei den Algen ableiten können, so geht auch der Befruchtungsakt der Phanerogamen in letzter Instanz auf die Planogametenkopulation zurück: die Planogameten sind hier in das Ei und den generativen Kern des Pollenschlauches umgewandelt.

Die morphologischen Verhältnisse der Fortpflanzung sind also für die Pflanzen heutzutage ziemlich verständlich und wir haben versucht, im Vorstehenden einen Ueberblick über dieselben zu geben. Wenn man sich aber früher begnügte, das Zusammenkommen zweier Zellen bei der Befruchtung nachzuweisen, so geht man jetzt auch darauf aus, das Verhalten der einzelnen Bestandteile dieser Zellen bei der Befruchtung zu untersuchen. Aus allen zur Zeit vorliegenden Untersuchungen zieht nun schon Strasburger (1892 l. c.) den Schluss, „dass an dem Befruchtungsvorgang bei den Pflanzen drei Bestandteile des Protoplasmas beteiligt sind: der Zellkern, die Centrosphären und das Kino-

plasma¹⁾. Am deutlichsten sieht man dies bei der Befruchtung der Phanerogamen, welche durch die beistehende Abbildung, eine Wiedergabe einiger Figuren aus Guignard's Arbeit²⁾, erläutert werden

Fig. 7.

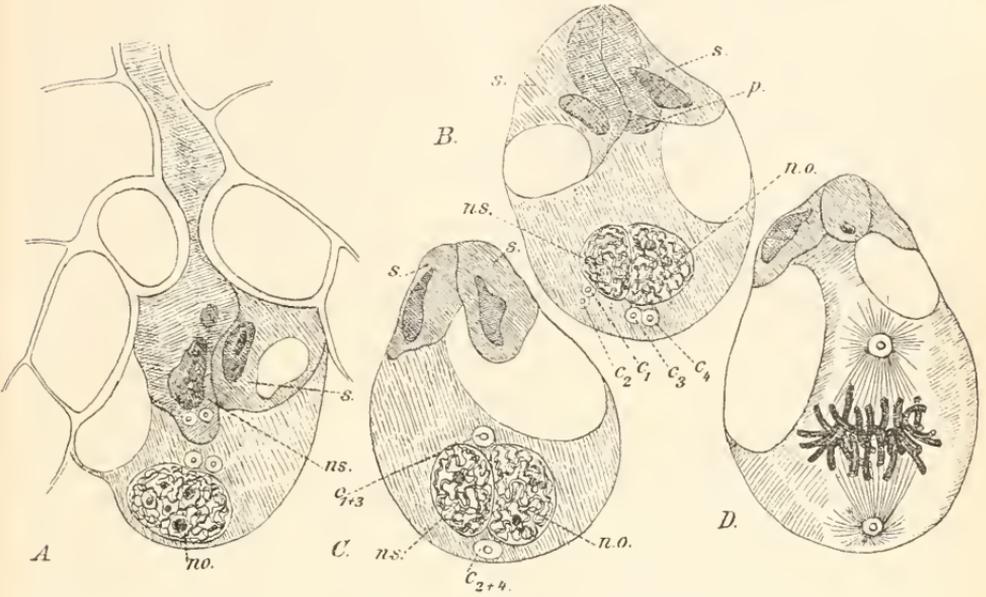


Fig 7. *Lilium Martagon*. A. Der Pollenschlauch erreicht das Ei: ns generativer Kern mit 2 Centrosomen; no Eikern mit 2 Centrosomen; s Synergide. B. u. C. Das befruchtete Ei mit den beiden Synergiden s; p in B der Pollenschlauch, die Kerne liegen nebeneinander, in C. sind aus den 4 Centrosomen 2 geworden, entsprechend den Zahlen $c_1, 2, 3, 4$. D. Das Ei, in dem die beiden Kerne zu einer karyokinetischen Figur mit 24 Chromosomen verschmolzen sind. (Nach Guignard.)

soll: sehr gut sieht man besonders auch, dass die 2 Paare von Centrosomen sich zu zwei Centrosomen vereinigen, während die Kerne selbst noch getrennt sind, die dann bei ihrer Vereinigung sogleich eine Teilungsfigur bilden. Wir sind noch nicht so weit bei den übrigen Pflanzen das Verhalten der einzelnen Teile der Gameten bei der Kopulation so genau zu kennen; man ist zunächst noch bemüht, wenigstens die Kernverschmelzung nachzuweisen und inwieweit dies gelungen ist, soll in kurzer Zusammenfassung gezeigt werden. Wir wollen aber dabei berücksichtigen, dass bei der Befruchtung nicht überhaupt eine Kernverschmelzung eintritt, sondern dass der eine Kern des männlichen

1) Auf die von Strasburger aufgestellte Unterscheidung von Kinoplasma und Trophoplasma bin ich hier nicht eingegangen und spreche deshalb nur von Plasma oder Protoplasma. —

2) Ann. d. scienc. nat. Bot., Ser. VII, T. VII, Tab. 15 u. 16.

Gameten zu dem Kerne des Eies gelangen und dass dieser auch nur mit diesem einem Kern verschmelzen muss: was das zu bedeuten hat, wird sich bei der Betrachtung der einzelnen Fälle besser verstehen lassen als in der allgemeinen Fassung. Am einfachsten liegen in dieser Beziehung die Verhältnisse bei den Angiospermen, bei denen nur ein Pollenschlauch in eine Samenknospe hineinwächst. Letztere enthält nur ein empfängnisfähiges Ei, der Pollenschlauch enthält zwar zwei generative Kerne, welche aber nicht gleichzeitig zu dem Ei kommen, da sie hintereinander liegen: der vordere verschmilzt dann mit dem Eikern, der zweite kann auch sogar bis in das Ei hineingelangen, wird dann aber in demselben, ohne eintretende Kernverschmelzung (nach Guignard) aufgelöst. Bei den Coniferen enthält die Samenknospe mehrere Archegonien und somit auch mehrere Eier. Wenn die Archegonien ganz dicht bei einander liegen, wie bei *Juniperus*, so werden alle nur durch einen Pollenschlauch befruchtet, dessen generativer Kern sich aber so oft teilt, wie es nötig ist, damit jedes Ei von einem männlichen Gameten befruchtet werden kann. Bei anderen, wie bei der Tanne, liegen die Archegonien nicht so dicht beisammen und hier werden sie von ebensovielen Pollenschläuchen, deren jeder einen generativen Kern enthält, aufgesucht, als Archegonien vorhanden sind. Damit ist nun freilich nicht gesagt, dass jedes Ei, resp. jede Samenknospe befruchtet werden muss: im Gegenteil bleibt es oder sie natürlich oft genug unbefruchtet und dann tritt in den meisten Fällen keine Weiterentwicklung des Eies ein; nur sehr selten scheint bei den Phanerogamen eine wirkliche Parthenogenese vorzukommen.

Bei den Kryptogamen ist, wenn die Eier nicht ganz unbefruchtet bleiben und wenn überhaupt die Verhältnisse dafür günstig sind, dass die männlichen Gameten zu den weiblichen kommen können, eher die Gefahr vorhanden, dass mehr als ein männlicher Gamet in das Ei eindringe. So bei den Farnen und Moosen bei denen wohl immer gleich mehrere Spermatozoidien in den Hals des Archegoniums eindringen: sobald aber das erste mit dem Ei verschmolzen ist, umgibt sich dieses sofort mit einer Membran und ist für die folgenden Spermatozoidien, die sich in dem engen Halskanal einzeln hintereinander bewegen, nicht mehr zu sprechen. Diese Ausscheidung einer Membran um die vor der Befruchtung nackte Oosphäre ist ein ganz allgemeiner Vorgang und damit werden auch bei den Algen die weiteren Spermatozoidien abgehalten, wenn sie hintereinander in das Oogonium eindringen. Nicht so ist es bei den großen kugeligen Eiern von *Fucus*, die von zahlreichen Spermatozoidien umschwärmt werden: ein besonderer Empfängnisfleck scheint nicht vorhanden zu sein und man sieht nicht ein, warum nicht mehrere Spermatozoidien gleichzeitig in das Ei eindringen können. Es ist dies ja auch möglich, aber es wird dann doch eines zuerst den Kern erreichen und seinen Kern mit ihm ver-

schmelzen, während die anderen, gleichzeitig eingedrungen seienden, sich vermutlich im Eiplasma auflösen wie der zweite generative Kern im Ei der Angiospermen. Nach dem Eindringen des Spermatozoids und der Verschmelzung der beiden Kerne, was bei *Fucus vesiculosus* schon 1886 von Behrens beobachtet worden ist¹⁾, umgibt sich das Ei auch sogleich mit einer Haut. Bei denjenigen weiblichen Gameten, die noch die Gestalt der Schwärmspore bewahrt haben, erfolgt eine Kopulation mit dem männlichen Gameten in der Regel nur, wenn sich beide mit ihren cilientragenden Spitzen berühren. Hier ergeben dann schon die Größenverhältnisse, dass nur ein männlicher Gamet sich mit einem weiblichen vereinigen wird, wie auch bei der Verschmelzung der Schwärmsporen dieselbe fast immer paarweise erfolgt. Allerdings kommt es auch vor, dass mehr als zwei Schwärmsporen mit einander kopulieren, nämlich drei oder vier bei *Acetabularia*.

Fig. 8.

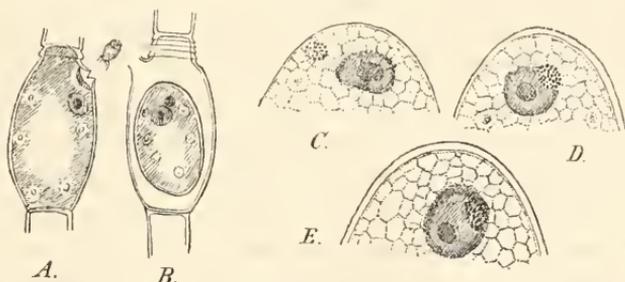


Fig. 9. *Oedogonium Boscii*. A. Junges Oogonium, welches sich öffnen will. Vor der Mündung ein Spermatozoid. B. Oogonium mit befruchteten Ei, das die beiden Kerne enthält und sich mit einer Membran umgeben hat. C. D. E. oberer Teil des befruchteten Eies, in dem der Kern des Spermatozoids mit dem Eikern verschmilzt. (Nach Klebahn.)

Dass eine wirkliche Verschmelzung der Kerne bei der Befruchtung eintritt, ist erst für wenige Algen nachgewiesen: zunächst für den schon erwähnten *Fucus vesiculosus*, dann für *Oedogonium Boscii*²⁾ (Fig. 8) und zuletzt für *Vaucheria*³⁾. Bei *Vaucheria* ist die Sache insofern besonders interessant, als wir es hier mit einer Siphonocée zu thun haben, in deren schlauchförmigem, ungliedertem Thallus zahlreiche Zellkerne gleichförmig durch das ganze Plasma verteilt sind. Das junge Oogonium wird anfangs auch von einem Plasma mit zahlreichen Zellkernen erfüllt, aber bei der Reifung wandern alle diese Kerne

1) Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, Bd. 4, S. 92.

2) H. Klebahn, Studien über Zygoten II. (Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XXV, S. 235, 1892.)

3) F. Oltmanns, Ueber die Entwicklung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. (Flora 1895, S. 388.)

wieder aus bis auf einen, der dann den Kern des Eies bildet (Fig. 9). Die winzig kleinen Spermatozoidien bekommen gleich bei ihrer Ent-

Fig. 9.

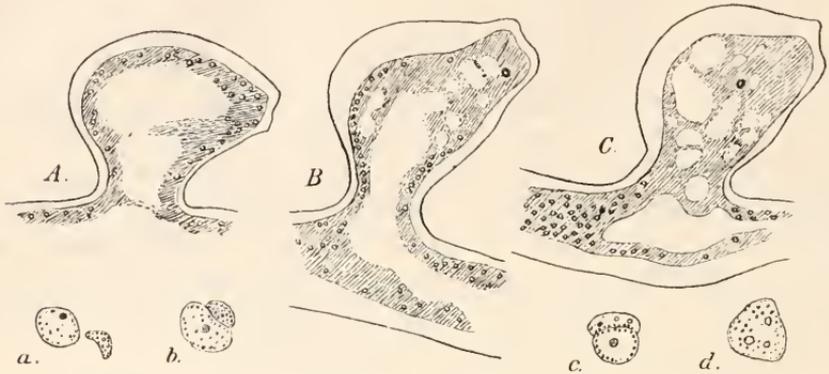


Fig. 8. *Vaucheria*. A. B. C. Junge Oogonien im Längsschnitt: A. mit vielen Kernen; B. die Kerne wandern wieder aus bis auf einen; C. im Oogonium nur noch ein Kern, der Eikern; a—d die aufeinander folgenden Stadien der Verschmelzung der Kerne von Ei und Spermatozoid. (Nach Oltmanns.)

stehung nur einen Kern mit. Als bemerkenswerte Entdeckung ist noch hervorzuheben, dass auch bei den Florideen die Kernverschmelzung bei der Vereinigung des Inhalts des Spermatiums mit dem der Carposphäre für eine Art, *Nemalion multifidum*, nachgewiesen ist¹⁾, eine um so interessantere Entdeckung, als man bisher noch nicht die Wanderung des Inhaltes des Spermatiums durch die Trichogyne hindurch nach der Carposphäre hatte verfolgen können. Ist die Kernverschmelzung hier erfolgt, so wird die verengte Stelle, welche die Carposphäre mit dem unteren Teile der Trichogyne verbindet, durch eine Zellwand-

Fig. 10.

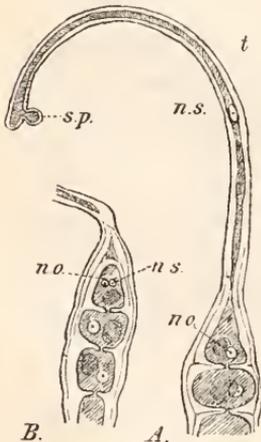


Fig. 10. *Nemalion multifidum*

- A. Befruchtetes Procarp: *sp* Spermatozoid, *t* Trichogyne, *ns* Kern des Spermatiums, *no* Eikern.
- B. Ein folgendes Stadium, in dem in der Carposphäre *no* und *ns* verschmelzen. (Nach Wille.)

1) N. Wille, Ueber die Befruchtung bei *Nemalion multifidum*. (Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, 1894, Bd. XII, p. (57).

verdickung geschlossen und so ist die Carposphäre gegen das Eindringen anderer männlicher Gameten auch hier geschützt (Fig. 10). Schließlich sei auf das hingewiesen, was oben über die eigentümlichen Verhältnisse der oft erst nachträglich eintretenden Kernverschmelzung bei den Konjugaten gesagt wurde, was aber gleich an jener Stelle zu erwähnen zweckmäßiger schien. Es kann hier noch hinzugefügt werden, dass bei den Konjugaten dadurch, dass zwei abgeschlossene Zellen mit einander kopulieren, dafür gesorgt ist, dass auch immer nur 2 Kerne mit einander verschmelzen, allein dass man zuweilen doch drei Zellen in Kopulation findet, indem z. B. bei *Spirogyra* oder *Zygnema* zwei Zellen ihre Kopulationsfortsätze auf eine andere hintreiben, die zwei Fortsätze bildet: ob dann auch eine Zygote gebildet werden kann, weiß ich nicht.

Die Erscheinungen der Kernverschmelzung sind, soweit genauere Angaben darüber vorliegen, einfach. Bei *Oedogonium* und *Vaucheria*, bei denen das Produkt der Befruchtung eine ruhende Zygote ist, schwellen die Kerne des männlichen und weiblichen Gameten bei ihrer Annäherung etwas an, sie legen sich aneinander, die Kernmembranen werden aufgelöst und die Kerne verschmelzen zu einem, der sich jetzt wieder etwas kontrahiert und bald auch wieder einen Nukleolus zeigt; Centrosomen hat man dabei nicht nachweisen können. Bei den Phanerogamen (*Lilium*) lässt sich ebenfalls die Anschwellung vom Ei- und Pollenschlauchkern beobachten, da aber das befruchtete Ei nicht in einen Ruhezustand übergeht, so sind die folgenden Vorgänge etwas anders. Zwischen den Kernen nämlich, die dicht aneinander liegen, lässt sich bis zuletzt noch eine trennende Membran beobachten; nur die zwei Paare von Centrosomen, deren je eines vom männlichen und weiblichen Gameten stammt, sind zu zwei Centrosomen verschmolzen, die sich gegenüber liegen auf zwei verschiedenen Seiten des Kernpaares und zwar enthält jedes dieser neuen Centrosomen eines vom männlichen und eines vom weiblichen Gameten. Dann tritt sogleich eine einheitliche Kernteilungsfigur auf mit 24 Chromosomen, die sich in 48 spalten, unter gleichzeitiger Teilung der zwei Centrosomen in vier (Fig. 7).

Die Zahl der Chromosomen bei der Karyokinese scheint bei der Befruchtung eine gewisse Rolle zu spielen, wenigstens was die Angiospermen betrifft. Bei den Zell- und Kernteilungen, welche zur Bildung der Samenknospe und des Embryosacks führen, ist z. B. bei *Lilium* und *Fritillaria* die Zahl der Chromosomen 24, in den weiteren Teilungen, welche zur Bildung des Eies und seiner Synergiden führen, ist ihre Zahl hier 12. Ebenso wird die Zahl der Chromosomen von 24 auf 12 herabgesetzt, wenn in den Antheren die Teilung der Pollenmutterzellen beginnt: in den weiteren Teilungen bleiben es immer 12 Chromosomen. Aber die erste Teilung des Eies zeigt wieder, wie schon erwähnt, 24 Chromosomen. Ueber diese als Reduktion der

Chromosomen bekannte Erscheinung kann ich mich kurz fassen, da sie von Strasburger in diesem Blatte¹⁾ unlängst zum Gegenstande einer ausführlichen Abhandlung gemacht worden ist und da ihr von Strasburger dieselbe Bedeutung zugeschrieben wird, welche mir auch schon, ehe ich jene Abhandlung kannte, als die wahrscheinlichste erschienen ist. Nach dieser Auffassung ist die Reduktion der Chromosomen eigentlich nicht auf einen physiologischen, sondern einen phylogenetischen Grund zurückzuführen, nämlich darauf, dass bei den, einen regelmäßigen Generationswechsel besitzenden Pflanzen die Kerne der ungeschlechtlichen Generation eine doppelt so große Anzahl von Chromosomen bei der Karyokinese zeigen, als die der geschlechtlichen Generation. Die letztere beginnt nun bei den Phanerogamen eigentlich mit den Teilungen innerhalb des Embryosackes und innerhalb des Pollenkornes und -schlauches, während mit der Teilung des Eies wieder die ungeschlechtliche Generation anfängt. Embryosack und Pollenkorn sind als Sporen anzusehen; dass schon bei der Teilung ihrer Mutterzellen²⁾ die Reduktion der Chromosomen eintritt, scheint gegen die Richtigkeit der gegebenen Erklärung zu sprechen, allein wenn wir die Gefäßkryptogamen und Moose betrachten, da finden wir auch schon von der Teilung der Sporenmutterzellen an die Reduktion der Chromosomen. Andererseits liefern aber diese Pflanzen den Beweis für die Richtigkeit unserer Erklärung, indem aus den bisher vorliegenden, von Strasburger mitgeteilten Beobachtungen hervorgeht, dass die Kerne der geschlechtlichen Generation (Moospflanze und Prothallium) bei der Karyokinese halb so viel Chromosomen bilden als die Kerne der ungeschlechtlichen Generation (Mooskapsel und Farnpflanze). Zur Erklärung der analogen Verhältnisse bei den Tieren nimmt Strasburger auch einen allerdings sehr reduzierten Generationswechsel bei ihnen an.

Eine physiologische Bedeutung der Reduktion der Chromosomen scheint mir für unsere bis jetzt erlangte Kenntnis dieser Verhältnisse nur unter der Annahme zu finden zu sein, dass die Chromosomen ihre Selbständigkeit auch im ruhenden Kerne bewahren, trotzdem sie hier äußerlich verloren geht. Auch Strasburger sieht sich zu dieser Annahme genötigt, obgleich einige Erscheinungen an der Entwicklung der pflanzlichen Generationsorgane dagegen sprechen. So teilt sich, wie Guignard angibt, von den beiden aus der ersten Kernteilung im Embryosack entstehenden, also ganz gleichwertigen Kernen der eine unter Bildung von 12 Chromosomen, wie sein Mutterkern, der andere unter Bildung von mehr als 12, sogar bisweilen 24 Chromosomen, wie die vorletzte Kerngeneration. Dagegen erhalten ganz deutlich ihre Selbständigkeit die Chromosomen in den Kernen des männ-

1) Bd. XIV S. 817.

2) Bei einigen Angiospermen entsteht nämlich der Embryosack aus einer besonderen Embryosackmutterzelle durch deren Teilungen.

lichen und weiblichen Gameten der Angiospermen, denn es treten nach dem Verschwinden der die Kerne trennenden Membran sogleich 2×12 Chromosomen auf ohne vorhergehende Verschmelzung der Kerne zu einem. Noch deutlicher wird die Selbständigkeit der Chromosomen bei der Entwicklung des tierischen Eies und bei seiner Befruchtung bewahrt. Darauf beruht nun auch die Erklärung, welche Weismann für die Vorgänge der Verdoppelung und der Reduktion der Chromosomen oder, wie er sie nennt, Idanten aufstellt. Es scheint mir, dass sich seine Auffassung der Richtungskörperchen, deren Bedeutung nach ihm in der Reduktion der Idanten des Eies liegt, mit unserer oben ausgesprochenen Meinung vertragen kann, nach welcher die Richtungskörperchen nur unentwickelte Eier sind, wie ja auch von manchen Zoologen angenommen wird.

Es ist hier nicht am Platze, sich länger auf diesem so vielfach diskutierten Gebiete aufzuhalten, es soll in dieser Beziehung nur noch auf einen Punkt hingewiesen werden. Nach Weismann nämlich kommt es nur darauf an, dass das Ei eine gewisse Menge derjenigen Substanz erhält, die als Träger der Vererbung fungiert und in diesem Sinne können wir ihm sehr wohl beistimmen entgegen jener sonderbaren Auffassung, nach welcher bei der Reduktion der Chromosomen gewisse männliche Elemente hinausgeschafft würden, damit das Ei „rein weiblich“ sei. Sonderbar erscheint mir diese Meinung deshalb, weil sie annimmt, dass die Unterscheidung des männlichen und weiblichen Geschlechtes etwas ursprünglich vorhandenes sei. Wir haben aber gezeigt, dass sich eine Unterscheidung von Geschlechtern, weil vorteilhaft, allmählich herausgebildet hat, dass es aber eigentlich nur darauf ankommt, zwei vorher getrennt seiende Zellen oder Kerne zu vereinigen. Das befruchtungsreife Ei ist einfach eine Zelle, welcher die Eigenschaften des einen Individuums anhaften, wie das Spermatozoid eine andere Zelle ist, welcher die Eigenschaften des anderen Individuums anhaften.

Die vererbaren Eigenschaften denkt sich Weismann speziell an die Chromosomen gebunden, eben weil man aus der Reduktion der Chromosomen und den karyokinetischen Vorgängen sieht, dass bei der Vereinigung der beiden Kerne im Befruchtungsakt eine möglichst gleichartige Mischung aus den beiden Eltern erzielt wird. Wäre das Protoplasma der Träger der vererbaren Eigenschaften, so müsste bei jeder sexuellen Fortpflanzung, die durch Eibefruchtung erfolgt, der mütterliche Einfluss der überwiegende sein. Dass der männliche Gamet überhaupt mit Protoplasma versehen ist, erklärt sich daraus, dass ein Kern für sich allein offenbar nicht zu existieren im Stande ist. Es kämen dann aber noch die Centrosomen in Frage, die ja auch bei den männlichen und weiblichen Gameten gleich groß sind und wahrscheinlich überall vorhanden und nur wegen der Schwierigkeit, sie sichtbar zu

machen, nicht überall nachgewiesen sind. Es dürfte wohl am besten sein, Kern und Centrosomen als ein gemeinsames Ganze anzusehen und uns nicht jede einzelne Eigenschaft, die von den Organismen vererbt wird, an ein bestimmtes Teilchen der Kern- oder Zellsubstanz überhaupt gebunden zu denken. So können wir auch ein besonderes Keimplasma und besondere Balnen für dasselbe im Weismann'schen Sinne nicht anerkennen¹⁾. Ueberhaupt wird schwerlich je ein Botaniker sich zu dieser Anschauung bewegen lassen, da er ja sieht, dass, z. B. bei einem Lebermoos, fast jede Zelle der Pflanze im Stande ist, die ganze Pflanze zu reproduzieren. Sagt man aber, dass bei dieser Pflanze das Keimplasma auf alle Zellen verteilt ist, so würde dies nur ein anderer Ausdruck für die zu beobachtende Erscheinung sein, ohne dass wir damit eine genauere Kenntnis der Sache erworben hätten. Doch wir würden uns mit solchen Erörterungen zu weit von unserem Wege entfernen und wollen uns deshalb daran erinnern, dass wir zunächst die morphologische Seite der geschlechtlichen Fortpflanzung, dann, wenn man so sagen darf, ihre anatomisch-physiologische betrachtet haben, dass uns jetzt also noch ihre biologische Bedeutung zu erörtern bleibt.

Da die Beobachtung des Kopulations- und Befruchtungsvorganges auf die Vereinigung gleichartiger Schwärmosporen als Ausgangspunkt aller weiteren Erscheinungen führt, so entsteht zunächst die Frage, was die Schwärmosporen veranlasst habe mit einander zu kopulieren? Man könnte annehmen, wie schon oben angedeutet, bei der Entstehung derselben sei die Teilung so weit gegangen, dass die entstehenden Schwärmosporen zu klein geworden seien, um sich selbständig weiter zu entwickeln und dass erst aus zweien wieder eine Zelle entstanden sei, welche diese Fähigkeit besitzt. Viel wäre damit natürlich nicht gewonnen, denn es bleibt nicht nur unerklärt, was nun die getrennten Produkte wieder zusammenführt, sondern es wird auch nur als Grund der Erscheinung ein Vorgang angegeben, für den wir gar keinen Grund wissen. Von dieser Seite her werden wir also die Sache nicht erklären können, wir werden uns darauf beschränken müssen, die biologische Bedeutung der Erscheinung zu verstehen. Die Frage nach der Bedeutung der Sexualität ist ja schon wiederholt diskutiert worden; auch ist schon mehrfach darauf hingewiesen worden, dass die Notwendigkeit der Sexualität zur Erhaltung der Art keineswegs von vornherein klar ist: im Gegenteil sehen wir, dass viele Arten sich sehr gut und dabei unverändert erhalten, ohne je sich sexuell zu vermehren, sei es dass sie überhaupt keine Geschlechtsorgane besitzen

1) Die Kontinuität des Keimplasmas im Sinne Sachs' ist freilich etwas anderes, es ist eine Thatsache, eine Erscheinung in der Entwicklung der Pflanzen, welche in das rechte Licht gesetzt zu haben ein großes Verdienst unseres genialen Physiologen ist.

wie das ganze große Reich der Pilze (die sog. *Meso-* und *Mycomycetes*, mit Ausschluss der *Phycomycetes*), sei es dass sie solche besitzen, diese aber funktionslos sind, und dass sie sich nur durch Propagation vermehren und erhalten. Andererseits freilich werden individuelle Abänderungen, die durch Veränderung der äußeren Lebensbedingungen entstanden sind, gerade bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung erhalten. Allein dies würde doch gewiss auch von Vorteil für den ganzen Haushalt der Natur sein können, indem auf diese Weise die Organismen sich besser den veränderten Lebensbedingungen anpassen könnten. Nur würden wir dann bald eine Menge verschiedener Formen vor uns sehen und die spezifischen Unterschiede würden verschwinden. Wir müssen nun annehmen, dass es eine Naturnotwendigkeit ist, sowohl dass getrennte Arten existieren, als auch dass Varietäten und neue Arten entstehen: damit beide Zwecke erreicht werden, besteht die Einrichtung der sexuellen Fortpflanzung. Zunächst hat sie also die Bedeutung, welche Grisebach¹⁾ u. a. als ihre einzige angesehen zu haben scheinen: den Arttypus zu erhalten, die Erhaltung und Vererbung individueller Abweichungen aber zu vermeiden. Wie leicht ersichtlich wird bei der sexuellen Verbindung von zwei Individuen derselben Art die Vereinigung der Gameten in der Weise wirken, dass die Eigenschaften des einen Gameten nicht allein zur Geltung kommen können, sondern durch die des anderen modifiziert werden; es werden also die erhaltenen Mittelwerte sich viel weniger leicht vom Typus der Art entfernen, als wenn die Eigenschaften nur von einer Seite aus vererbt werden. Eine andere Anschauung dagegen findet die hauptsächlichste Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung in der Erzeugung neuer Arten aus den vorhandenen. In diesem Sinne fasst Kerner¹⁾ die Sache auf und spricht sich dahin aus, dass Fortpflanzung, Vermehrung und Verbreitung der Pflanzen auch durch „Ableger“ (d. i. Organe der ungeschlechtlichen Reproduktion und Propagation) erfolgen können, dass sich aber die Befruchtung nur begreifen lässt, wenn man sie als ein Mittel zur Entstehung neuer Arten auffasst. Nach ihm ist, speziell für die Blütenpflanzen, das Ziel aller jener Einrichtungen, welche zur Befruchtung führen sollen, „dass im Beginne des Blühens eine zweiartige Kreuzung und erst dann, wenn diese nicht zu Stande kommt, einartige Kreuzung, Geitonogamie, Autogamie und Kleistogamie stattfinden“. Die Hauptsache wäre also, dass durch die Sexualität eine Vermischung zweier Arten und dadurch die Entstehung neuer Arten ermöglicht würde. Man muss zugeben, dass die Sexualität in dieser Hinsicht eine große Bedeutung besitzt und ich glaube auch, dass man viel eher durch sprungweise, durch die Kreuzung hervorgerufene Veränderungen als durch allmähliche, auf An-

1) Göttinger Nachrichten, 1878, Nr. 9.

2) Pflanzenleben, Bd. II, S. 581.

passung beruhende Veränderungen die Entstehung neuer Arten erklären kann. Wie nun aber schon oben angedeutet wurde, ist es möglich, dass — um mich eines kurzen Ausdruckes zu bedienen — die Grisebach'sche Auffassung neben der Kerner'schen bestehen bleibt, denn bei ersterer handelt es sich um die sexuelle Vereinigung von Individuen innerhalb einer Art, bei der letzteren um die Kreuzung verschiedener Arten. Wenn die sexuelle Fortpflanzung nur die Erhaltung der Art sichern sollte, so würde dafür gesorgt sein, dass eine zweiartige Kreuzung überhaupt nicht stattfinden könnte oder erfolglos wäre; allein die Kreuzung nahe verwandter Arten ist wohl viel häufiger erfolgreich und liefert vielmehr fruchtbare Bastarde, als viele anzunehmen geneigt sind. Wäre aber die wahre Absicht der sexuellen Fortpflanzung die Vermischung der Arten, so würde nicht die Vereinigung von Individuen derselben Art die Regel sein, wie sie es doch wohl ist. Darum ist anzunehmen, dass dem Fortbestehen der organischen Welt sowohl aus der einartigen wie aus der zweiartigen Kreuzung ein Vorteil erwächst. Neben diesen Vorteilen, auf welche die sexuelle Fortpflanzung gerichtet ist, muss nun aber noch ein dritter hervorgehoben werden, der mir bis jetzt nicht in entsprechender Weise Beachtung gefunden zu haben scheint. Die Sexualität kann nämlich auch ein Mittel zur Ausbildung höher stehender, d. h. komplizierter gebauter Formen werden. In dieser Hinsicht kommt es in Betracht, dass nicht bloß zwei Individuen ihre Gameten zur Vereinigung bringen, sondern dass die beiden Gameten oder auch Individuen als männlich und weiblich unterschieden sind. In solcher Weise wirkt die geschlechtliche Fortpflanzung besonders bei den Blütenpflanzen und wir brauchen, um dies zu erkennen, nur die verschiedenartigen Einrichtungen für die Bestäubung und die mannigfaltigen, oft wundervollen Gestalten der Blüten und Konstruktionen der Bestäubungsapparate mit ihrer Anpassung an die Insekten zu betrachten. Viel mehr aber als bei den Pflanzen ist im Tierreich die Sexualität in der Hand der Natur ein Mittel zur Vervollkommnung oder besser gesagt zur Ausbildung komplizierter gebauter Formen geworden. Hier handelt es sich nicht nur um die Mittel zur Vereinigung der verschieden gebauten Geschlechter, sondern auch um die Auswahl der Individuen und was dabei die geschlechtliche Zuchtwahl gewirkt hat, das führt Darwin in meisterhafter Weise in seinem bekannten Werke aus. Aber auch hier dürfen wir nicht zu weit gehen und nicht glauben, dass erst durch die geschlechtliche Fortpflanzung eine Entwicklung zu höheren Formen stattfände. Im Allgemeinen zwar geht mit der Vermehrung der Bedürfnisse, welche ja durch die Sexualität gegeben wird, eine Vervollkommnung der Einrichtungen, hier also der Organisation Hand in Hand. Aber gerade das Pflanzenreich liefert uns einige gute Beispiele davon, wie sich eine hochentwickelte Organisation bei

ungeschlechtlicher Fortpflanzung finden kann. Die Laminariaceen, welche sich nur durch asexuelle Schwärmsporen fortpflanzen, stehen im Bau ihres Thallus auf derselben hohen Stufe im Reiche der Algen wie die Fucaeeen, bei denen eine Befruchtung zwischen sehr verschieden gebauten Gameten stattfindet. Bei den Moosen finden wir den kompliziertesten Bau in der Mooskapsel, dem Organ, welche zur ungeschlechtlichen Vermehrung dient, und analog ist bei den Farnpflanzen die ungeschlechtliche Generation diejenige, welche Stamm, Blätter und Wurzeln bildet, während die geschlechtliche Generation als ein unscheinbarer kleiner Thallus auftritt¹⁾. Also nur unter gewissen Umständen wirkt die Sexualität in der Weise, wie ich sie in in dritter Linie als einen Vorteil, der daraus für die Entwicklung der Organismenwelt entsteht, anführte. Es ist aber nun zu bedenken, dass im Pflanzenreich die Sexualität gar nicht die hervorragende Rolle spielt, welche ihr im Tier- und Menschenreich zukommt. Ob Jemand, wenn er auch dieses in Betracht zieht, eine befriedigende Antwort über die biologische Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung zu geben im Stande ist, bezweifle ich freilich noch. Das Pflanzenreich aber zeigt uns in sehr klarer Weise, wie die geschlechtliche Differenzierung allmählich sich immer weiter ausgebildet hat, und das habe ich in den vorhergehenden Betrachtungen darzulegen versucht. —

[17]

Anthropologische Arbeiten in Russland.

Das ausgedehnte Russische Reich mit seinen verschiedenen und mannigfaltigen Völkern bietet der Anthropologie ein weites Feld der Forschung dar. Seit der Begründung der Moskauer Gesellschaft der Freunde der Anthropologie, Ethnologie und Naturkunde durch A. Bogdanow ist insbesondere Moskau der Ausgangspunkt einer langen Reihe von anthropologischen Arbeiten geworden. — Von Moskau aus ist die Anregung zu wissenschaftlicher Bearbeitung anthropologischer Fragen auch auf andere Teile des Russischen Reiches übergegangen. Abgesehen von den älteren Arbeiten Bogdanow's und seiner Schüler Anutschin, Sograff und anderer sind einige

1) Hiergegen nun wieder könnte Jemand einwenden, dass es sich bei den Moosen und Farnen um einen Generationswechsel handelt, der ja nach demselben Prinzipie auch bei den Phanerogamen vorhanden ist. Die Sache liegt aber insofern anders, als bei letzteren die ungeschlechtliche Generation so zu sagen in den Dienst der geschlechtlichen gestellt ist, was sich darin zeigt, dass die ungeschlechtliche Generation die Aufgabe übernommen hat, für das Zusammenbringen der Gameten, die Bestäubung, welche der eigentlichen Befruchtung vorangeht, zu sorgen; bei den Kryptogamen ist dies (mit Ausnahme von *Azolla*) nicht der Fall.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Möbius (Moebius) Martin

Artikel/Article: [Ueber Entstehung und Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung im Pflanzenreiche. 129-153](#)