

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.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XIX. Band.

1. April 1899.

Nr. 7.

Inhalt: **Klebs**, Ueber den Generationswechsel der Thallophyten. — **Schimper**, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. — **Goebel**, Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegonaten und der Samenpflanzen. — **Krämer**, Paläo- und Paläontologische Untersuchungen im Oktober und November 1898 in Samoa. — **Roemer**, Zahnhistologische Studie.

Ueber den Generationswechsel der Thallophyten¹⁾.

Von **Georg Klebs** in Halle.

Seit den bahnbrechenden Untersuchungen von Hofmeister (1851) ist es in der Botanik allgemein anerkannt worden, dass die Archegoniaten (Moose und Farne) durch eine bestimmte Form des Generationswechsels charakterisiert sind. Sie besteht in dem regelmäßigen Wechsel einer Generation, die die Geschlechtsorgane trägt — des Gametophyten und einer ungeschlechtlichen Generation, die die Sporen erzeugt — des Sporophyten. Ein wesentlicher Unterschied trennt die beiden Abteilungen der Archegoniaten. Bei den Pteridophyten ist der Gametophyt ein zartes rasch vergängliches thallöses Gebilde, der Sporophyt eine reich entwickelte beblätterte Pflanze. Bei den Bryophyten dagegen erscheint der Gametophyt als eine beblätterte Pflanze, während der Sporophyt durch eine blattlose gestielte Kapsel repräsentiert wird, die auf dem Gametophyten gleichsam parasitisch lebt.

Im Gegensatz zu der Uebereinstimmung, welche in der Botanik hinsichtlich des Generationswechsels der Archegoniaten zu herrschen pflegt, steht der lebhafteste Kampf widerstreitender Meinungen in Bezug auf den Generationswechsel der niederen Pflanzen, der Thallophyten. Bei diesen handelt es sich in erster Linie darum, ob überhaupt ein

1) Dieser Aufsatz ist eine etwas erweiterte und veränderte Bearbeitung einer Rede, die ich in der botanischen Sektion der britischen Naturforscherversammlung (Bristol) Herbst 1898 gehalten habe.

regelmäßiger Wechsel bestimmt charakterisierter Generationen zu beobachten ist; zweitens erhebt sich die Frage, in welcher Beziehung dieser eventuell vorhandene Generationswechsel zu dem der Archegoniaten steht. Ich werde nicht ausführlich hier die mannigfaltigen Anschauungen über diese Frage behandeln; ich will nur kurz diejenigen Ansichten berühren, die prinzipiell von Bedeutung sind.

Die erste klare Durchführung der Idee eines Generationswechsels bei den Thallophyten rührt von Sachs her, der in seinem Lehrbuche (z. B. 4. Ausgabe 1876) bestrebt ist, den Entwicklungsgang von Algen und Pilzen dem Schema anzupassen, das für die Moose angenommen wird. Der Lebensgang von *Vaucheria*, *Mucor*, eines Ascomyceten oder einer Floridee gliedert sich nach Sachs in zwei scharf geschiedene Abschnitte, von welchen der eine durch das Auftreten der Geschlechtsorgane charakterisiert ist, der andere durch das sporenbildende Gewebe, das der befruchteten Eizelle entstammt. Das Mycelium eines *Mucor* mit den Geschlechtsorganen, ebenso der Thallus von *Vaucheria*, einer Floridee repräsentiert das, was wir heute den Gametophyten nennen, der Fruchtkörper der Florideen oder Ascomyceten, die Zygosporie von *Mucor*, die Oospore von *Vaucheria* erscheint als die zweite, ungeschlechtliche Generation — der Sporophyt. Der Generationswechsel der Thallophyten ist deshalb nach Sachs wesentlich der gleiche, wie bei den Archegoniaten. Die Vermehrung durch Zoosporen, Conidien etc. entspricht der Vermehrung durch Knospen bei Moosen und Farnen und hat keine direkte Beziehung zu dem echten Generationswechsel.

Einen ganz anderen Standpunkt nimmt Pringsheim (1876, 1878) ein. Nach seiner Meinung hat die Frucht eines Ascomyceten, einer Floridee etc. nicht den Wert einer besondern Generation, sondern ist nur als ein sexuell beeinflusster Teil der Mutterpflanze anzusehen. Der wahre Generationswechsel der Thallophyten besteht nach Pringsheim in der regelmäßigen Aufeinanderfolge von unabhängigen, ungeschlechtlichen, sog. neutralen Generationen und einer einzigen geschlechtlichen Generation. So wechseln zoosporenerzeugende Generationen von *Vaucheria* oder *Oedogonium* mit einer Generation ab, die die Geschlechtsorgane trägt. Beide Arten von Generationen haben wesentlich den gleichen Bau; sie unterscheiden sich durch die Art ihrer Fortpflanzung. Nur die erste neutrale Generation, diejenige, welche der befruchteten Eizelle entspringt, zeichnet sich oft durch besondere Eigenschaften vor den folgenden Generationen aus, z. B. bei *Coleochaete*. Bei den Moosen ist die erste ungeschlechtliche Generation auch die einzige, die sich von der Geschlechtsgeneration nach Pringsheim's Auffassung nur durch die kümmerliche vegetative Ausbildung unterscheidet.

Während die Ansichten von Sachs einerseits und von Pringsheim andererseits sich auszubreiten suchten, tauchten wieder andere auf, die beiden bald mehr bald weniger widersprachen. Vines (1877)

meinte, dass die Mehrzahl der Thallophyten überhaupt keinen Generationswechsel besäße, weil die Art der Fortpflanzung, ob geschlechtlich oder ungeschlechtlich, direkt von äußeren Bedingungen abhängig sei. Ein bestimmter Generationswechsel, der dem der Moose vergleichbar wäre, findet sich nach Vines nur bei *Coleochaete* und *Chara*. Celakovsky (1877) dagegen ist mehr in Uebereinstimmung mit Pringsheim, so weit es sich um die Thallophyten handelt, bei denen er auch einen Wechsel neutraler und geschlechtlicher Generationen annimmt. Celakovsky bezeichnet diesen Generationswechsel der Thallophyten als homolog, weil die aufeinanderfolgenden Generationen unter einander gleichwertig sind. In scharfen Gegensatz zu Pringsheim stellt sich Celakovsky in seiner Auffassung des Generationswechsels der Archegoniaten, den er als antithetisch bezeichnet. Bei Moosen und Farnen sind die beiden miteinander abwechselnden Generationen nicht homolog, sondern wesentlich verschieden; die ungeschlechtliche Generation hat phylogenetisch nichts zu thun mit den neutralen Generationen der Thallophyten. Diese Ansicht von Celakovsky blieb anfangs unbeachtet, bis Bower (1890) sie wieder aufnahm und ausführlicher begründete. Bower nimmt an, dass der antithetische Generationswechsel dadurch zu Stande kam, dass die ungeschlechtliche Generation, der Sporophyt, als ein ganz neues Entwicklungsstadium zwischen zwei Gametophyten allmählich eingeschoben wurde und nicht etwa durch Differenzierung einer ursprünglich homologen Generation entstanden ist. Diese Einschiebung eines besonderen Sporophyten erfolgte wahrscheinlich bei den algenähnlichen Vorfahren der Archegoniaten zu jener Zeit, als sie von einem Leben in Wasser zu einem Leben auf dem Lande übergingen. In der Reihe der heute bekannten Thallophyten giebt es neben dem homologen Generationswechsel mehr oder weniger entwickelte Anfänge eines antithetischen Generationswechsels z. B. bei *Coleochaete*, den Florideen und Ascomyceten.

Alle diese verschiedenen Auffassungen von dem Generationswechsel der Thallophyten beruhten auf dem morphologischen Vergleich der bis dahin bekannten Thatsachen des Entwicklungsganges, während das eigentliche Verhalten dieser Organismen in der freien Natur oder in lange fortgesetzten Kulturen sehr wenig in Betracht kam, weil die Kenntnisse darüber sehr gering waren. Doch wird es erst durch solche Beobachtungen möglich zu entscheiden, ob ein Generationswechsel überhaupt stattfindet und wie der mehrfach behauptete Einfluss der Außenwelt den Lebensgang der Thallophyten beeinflusst. Diese Fragen bildeten den Ausgangspunkt meiner Untersuchungen über die Bedingungen der Fortpflanzung bei den niedern Pflanzen. Die Untersuchung hat sich nach zwei Richtungen zu erstrecken; erstens ist es nötig zu entscheiden, ob ein regelmäßiger Wechsel von freien und unabhängigen Generationen existiert; zweitens ob eine ungeschlecht-

liche Generation, die durch besondere Eigenschaften charakterisiert ist, mit Notwendigkeit aus der befruchteten Eizelle entsteht.

Die erste Frage lässt sich nach den Resultaten meiner Untersuchungen dahin beantworten, dass bei keinem genauer geprüften Thallophyten ein regelmäßiger Wechsel neutraler und sexueller Generationen vorkommt. Diese Organismen besitzen zwei oder mehrere Arten der Fortpflanzung, von welchen jede direkt von ganz bestimmten äußeren Bedingungen abhängig ist. Nimmt man irgend ein beliebiges vegetatives Stadium, ein Fadenstück einer *Vaucheria* oder eines *Oedogonium*, ein Mycelstück einer *Sporodinia* oder eines *Eurotium*, so sind in jedem wachstumsfähigen Teile die spezifischen Anlagen für die geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung vorhanden. In der freien Natur entscheiden die zufällig herrschenden Bedingungen, welche von den Anlagen zur Entfaltung gelangt und wie die Arten der Fortpflanzung aufeinander folgen, ob bei dem gleichen Individuum oder verteilt auf verschiedene Individuen. Eine genaue Kenntnis der notwendigen Bedingungen verleiht dem Forscher die sichere Herrschaft über den Organismus, der beliebig zu irgend einer der Fortpflanzungsweisen gezwungen werden kann, deren er gemäß seiner spezifischen Natur überhaupt fähig ist. Je reicher der Organismus in dieser Beziehung ausgestattet ist, um so verwickelter wird das Problem der Untersuchung; aber das Verhalten ist im Prinzip das Gleiche wie bei den einfacheren Formen. Bei *Saprolegnia* können wir vier Arten der Vermehrung unterscheiden: 1. durch einfaches Mycelwachstum resp. durch einzelne abgerissene Mycelstücke, 2. durch Zoosporen, 3. durch Oosporen, 4. durch Gemmen. Die Bedingungen für jede der Fortpflanzungsweisen sind etwas verschieden, und es wird dadurch möglich, wie meine neuern Untersuchungen zeigen, den Pilz nach Belieben zu irgend einer dieser Formen der Fortpflanzung zu nötigen.

Die von den Eltern auf die Nachkommen vererbten Anlagen der verschiedenartigen Fortpflanzungsweisen sind bei den Thallophyten wie *Vaucheria*, *Oedogonium*, *Sporodinia*, *Saprolegnia* etc. ganz gleichwertig, d. h. es liegt nicht in der inneren Struktur der Zelle oder der spezifischen Organisation der Anlage irgend ein Grund dafür vor, dass eine der Anlagen von sich aus früher oder später als die andern entwicklungsfähig wäre. Dagegen können sehr wohl je nach den Species die besondern äußern Bedingungen, welche für die Entwicklung notwendig sind, sich leichter oder schwerer verwirklichen lassen, sei es in der freien Natur, sei es im Laboratorium. Vor allem ist die geschlechtliche Fortpflanzung oft von verwickelteren Bedingungen abhängig als die ungeschlechtliche. Während beide ohne Schwierigkeit bei *Sporodinia* hervorgerufen werden können, ist es bei anderen Mucorineen sehr schwierig, die Zygoten überhaupt zu sehen. Bei dem gemeinen und leicht kultivierbaren *Mucor racemosus* sind alle meine Versuche, die

Bildung der Geschlechtsorgane zu veranlassen, misslungen, weil ich die besonderen Bedingungen nicht zu erkennen vermochte.

In den Arbeiten Brefeld's ist oft der Gedanke ausgesprochen und experimentell geprüft worden, einen Pilz durch Kultur in sehr zahlreichen conidienbildenden Generationen schließlich zu seiner höheren Fruchtform zu bringen. Diese Idee hängt mit der Ansicht Brefeld's zusammen, dass für das Auftreten der Fruchtformen bei den Pilzen innere Ursachen wesentlicher sind als äußere. Wenn man auf dem Standpunkt steht, so wäre es denkbar, dass die fortgesetzte Vermehrung, mit Hilfe der Conidien, allein genügte, um mit innerer Notwendigkeit nach so und so viel Generationen die eigentliche Fruchtform hervorzurufen. Aber das thatsächliche Resultat der Reihenkulturen Brefeld's, ob positiv oder negativ, war unter allen Umständen ein zufälliges. Die Versuche würden nur dann die Ansicht Brefeld's beweisen, wenn die äußern Bedingungen in allen den zahlreichen Reihenkulturen immer die gleichen gewesen wären. Da aber Brefeld, nach den spärlichen Andeutungen seiner Kulturmethoden zu urteilen, nicht auf die Konstanz aller äußeren Bedingungen geachtet hat, so wird es eben Sache des Zufalls gewesen sein, ob sie die gleichen geblieben waren oder in solcher Weise variiert hatten, dass die zweite Form der Fortpflanzung an Stelle der ersten trat. Jedenfalls darf ich behaupten, dass, wenn bei Pilzen wie *Sporodinia*, *Saprolegnia*, *Ascoidea*, *Eurotium* diejenigen äußeren Bedingungen konstant erhalten wurden, welche für eine der Fortpflanzungsweisen charakteristisch sind, auch immer nur diese zur Entwicklung kam. Bisher hat weder ein vegetatives Wachstum von noch so langer Dauer, noch die fortgesetzte Vermehrung in der einen Form notwendig zu dem Auftreten der anderen geführt.

Schon heute kann man den Ausspruch wagen, dass die Mehrzahl der Algen und Pilze sich gleich jenen Arten verhalten wird, die bis jetzt geprüft worden sind, nur dass die Art der Abhängigkeit der jedesmaligen Fortpflanzung von den äußeren Einflüssen außerordentlich bei den einzelnen Species variieren wird. Nach unserer heutigen Kenntnis sind als wirkende Faktoren Licht, Temperatur, Feuchtigkeit, Sauerstoff, chemische Zusammensetzung des ernährenden Mediums nachweisbar; es ist leicht einzusehen, wie damit bereits ein großer Reichtum mannigfacher Kombinationen von äußeren Reizen gegeben ist, die die formbildenden Prozesse in Bewegung setzen.

Die weitere Forschung wird lehren, welche eine Fülle bisher ungeahnter Beziehungen zwischen Außenwelt und organischem Leben hierbei zu entdecken ist.

Trotz alledem besteht die Möglichkeit, dass bei gewissen Species ein regelmäßiger Wechsel neutraler und sexueller Generationen existiert. So könnte es für die Florideen gelten, bei denen die Tetrasporen und Carposporen in der Regel auf besonderen Individuen gebildet werden.

Diese Thatsache beweist für sich allein noch nichts, da ihr die andere Thatsache gegenübersteht, dass beide Arten der Fortpflanzung auch auf dem gleichen Individuum vorkommen. Die Frage bleibt offen, ob nicht die Tetrasporen zu andern Zeiten oder gleichzeitig, aber auf anderen Individuen erscheinen als die Carposporen, weil die äußeren Bedingungen für beide sehr ungleich sind. Die Frage kann nur durch lang fortgesetzte Kulturen der Florideen unter genau bekannten Bedingungen entschieden werden. Voraussichtlich wird die Antwort nicht anders ausfallen als bei den übrigen vorhin besprochenen Algen.

Ein Generationswechsel im Sinne Pringsheim's scheint auf den ersten Blick viel auffallender bei gewissen parasitischen Pilzen, wie den Uredineen, aufzutreten. Wenn wir die ungelöste Frage nach dem Vorkommen einer geschlechtlichen Fortpflanzung bei Seite lassen, so lehren doch die Beobachtungen und Versuche unzweifelhaft, dass das Leben eines Pilzes wie *Puccinia graminis* notwendig in dem Wechsel zweier unabhängiger Generationen besteht, die besondere Wirte verlangen und von denen die eine Telentosporen, die andere Aecidien erzeugt. Dazu kommen noch die Nebenfruchtformen der Uredosporen und der Spermogonien. Thatsächlich haben wir hier eine Art des Generationswechsels, wie sie in analoger Weise bei niederen Tieren zu beobachten ist; es liegt auch kein Grund vor, den Ausdruck zu vermeiden, wenn man den wirklichen Verhältnissen in der freien Natur Rechnung trägt. Dennoch würde man fehl gehen, diesen Generationswechsel so aufzufassen, als wäre er ein wesentlich neuer Prozess, der prinzipiell etwas anderes bedeute, als was bei den einfach di- oder polymorphen Pilzen vorkommt. Es giebt unter den Uredineen in der gleichen Gattung *Puccinia* andere Arten, die alle ihre Sporenformen an der gleichen Wirtspflanze auf demselben Mycelium bilden. Nach meiner Ansicht sind die äußeren Bedingungen für jede der einzelnen Fortpflanzungsweisen einer solchen Uredinee ungleichartig, und der regelmäßige Wechsel der Sporenformen erklärt sich daraus, dass mit der Entwicklung der Wirtspflanzen sowie dem Wechsel der Jahreszeiten in der Umgebung des Pilzes Veränderungen notwendig verbunden sind, die als direkte Anlässe für die Entstehung der verschiedenen Sporenformen wirken. Wenn z. B. *Uromyces Polygoni* auf der jungen Wirtspflanze (April, Mai) Aecidien, auf der ältern (Juni) Uredosporen, noch später (bis in den Winter) Telentosporen hervorbringt, so steht dieser Wechsel der Sporenformen in engstem Zusammenhange mit der andersartigen inneren Beschaffenheit der jungen, älteren und alten *Polygonum*-Pflanze. Außerdem können auch die Veränderungen des Klimas im Laufe der Vegetationszeit direkt den Pilz beeinflussen. Bei den heteroecischen Uredineen sind nun die speziellen Bedingungen für die einzelnen Sporenformen noch viel stärker verschieden, so dass ganz andere Wirtspflanzen notwendig sind, um das Mycelium zur Bildung

von Aecidien oder von Teleutosporen zu bringen. Die Zeit wird hoffentlich nicht mehr ferne sein, wo diese Bedingungen genauer erkannt sein werden, wo es dann auch möglich sein wird, die Uredineen auf künstlichen Substraten zu ziehen. Dann wird es sich zeigen, ob sich diese Parasiten nicht gleich den anderen Pilzen verhalten, und ob nicht auch bei ihnen die verschiedenen Fruchtformen auf demselben Mycelium und in beliebiger Reihenfolge hervorgerufen werden können. Ein großes Hindernis für die Kultur der Uredineen liegt in unserer Unkenntnis der chemischen Zusammensetzung ihrer Wirtspflanzen. Wir wissen nichts von den für die Species charakteristischen Substanzen, welche, abgesehen von den gewöhnlichen Nährstoffen wie Zucker, Eiweißsubstanzen etc., sicherlich von entscheidender Bedeutung für die Entwicklung der Parasiten sind.

In allen den bis jetzt erwähnten Fällen handelt es sich um den Wechsel von mehreren Generationen, von denen jede durch eine besondere Fortpflanzung ausgezeichnet ist. Bei den einzelligen Thallophyten fällt die ungeschlechtliche Vermehrung mit der vegetativen Zellteilung zusammen. Die Fortpflanzung der Desmidiaceen, Diatomeen durch Teilung entspricht der der Chlamydomonaden durch bewegliche vegetative Zellen. Bei allen diesen Organismen erfolgt der Geschlechtsprozess nach einer Reihe von Teilungen. Naegeli (1884) schließt diese Erscheinung in seinen Begriff des Generationswechsels ein und dehnt ihn sogar auf die Bakterien aus, bei welchen nach einer Reihe von Teilungsgenerationen der Zyklus durch die Bildung der Endosporen geschlossen wird. Wenn man den Ausdruck Generationswechsel auf die Organismen mit di- oder polymorpher Fortpflanzung beschränken will, so könnte man bei den einzelligen Thallophyten von einer Art Sprosswechsel sprechen.

Unter allen Umständen, gleich welchen Namen man der Sache giebt, muss man bei diesen Organismen die gleichen Fragen stellen, wie bei den dimorphen Thallophyten; man muss fragen, ob eine mehr oder weniger bestimmte Anzahl von Zellgenerationen durchlaufen werden muss, damit die Bildung der höheren Fruchtform eintreten kann. Für den *Bacillus anthracis* hat bereits Buchner (1890) den Beweis geliefert, dass diese Bakterie sich beliebig lange durch Teilung fortpflanzen lässt, und dass in jedem Augenblick die Bildung der Sporen durch äußere Umstände herbeigeführt werden kann. Schreiber (1896), der die Bedingungen der Sporenbildung bei mehreren Bakterien genauer untersucht hat, konnte noch deutlicher den Nachweis führen, dass die Sporenbildung immer als direkte Folge bestimmter äußerer Einflüsse eintritt. Ausgehend von der keimenden Spore konnte er schon nach der 3. Teilung von neuem Sporenbildung veranlassen. Bei *Chlamydomonas* vermochte ich mit Sicherheit zu zeigen, dass die Zellen sich durch zahllose Generationen vegetativ fortpflanzen können, dass aber

zu jeder Zeit leicht der Geschlechtsprozess hervorzurufen ist, sowie man nur die dafür nötigen äußeren Bedingungen wirken lässt. Sehr wahrscheinlich verhalten sich ebenso die Desmidiaceen, von denen sich einzelne Species sicher viele Wochen nur durch Teilung fortpflanzen lassen, während sie von Anfang an zum Geschlechtsprozess genötigt werden können.

Dagegen hat es allen Anschein, dass die Diatomeen einen notwendigen Generationswechsel besitzen, ähnlich wie nach den Forschungen von Maupas die Ciliaten unter den Infusorien. Nach der von Pfitzer (1871) ausführlich begründeten Theorie vermögen die Zellen der Diatomeen, deren verkieselte Zellwand aus zwei ineinander geschachtelten Hälften besteht, nicht in der Richtung zu wachsen, die häufig als Längsaxe bezeichnet wird. Die Folge dieser Organisation ist, dass bei jeder Teilung, die sich stets in der Richtung dieser Längsaxe vollzieht, die eine Tochterzelle die Länge der Mutterzelle erhält, die andere um die Dicke der Zellmembran kleiner wird. Bei fortgesetzter Teilung müssen immer kleinere Zellen entstehen, bis nach Erreichung eines gewissen Minimums der Prozess der Auxosporenbildung eintritt, durch den die ursprüngliche Maximallänge wieder erlangt wird. Diese allgemein anerkannte Theorie ist durch die Untersuchungen von Miquel (1892) noch gestützt worden. Miquel kultivierte eine Anzahl Diatomeen auf künstlichen Nährböden und beobachtete in den aufeinanderfolgenden Generationen eine allmähliche Abnahme der Größe, bis schließlich die Auxosporenbildung sehr reichlich erfolgte. So erscheint die Ansicht genügend begründet zu sein, dass bei den Diatomeen die Auxosporenbildung als notwendige Folge der inneren Organisation nach einer mathematisch genau bestimmbaren Zahl von Teilungen eintritt, während die äußeren Bedingungen keine entscheidende Rolle dabei spielen. Dennoch sollte man nicht vergessen, dass diese Theorie noch einer weiteren Begründung sehr bedarf. Der Hauptpunkt in der ganzen Frage liegt darin, ob die Zellwand bei der Tochterzelle wirklich keine Zunahme erfährt. Pfitzer selbst macht darauf aufmerksam, dass ein solches Wachstum der Zellwand bei gewissen Species vorkommt, wenn es auch keine Bedeutung haben soll für die bei der Teilung eintretende Verkleinerung. Es sollte aber einmal durch genaue Messungen an sich teilenden Zellen nachgewiesen werden, ob nicht ein Wachstum wenigstens der einen von den neu zu bildenden Zellwandhälften stattfindet. Eine nur sehr geringe Vergrößerung dieser würde vollständig genügen, die Größen-differenz der beiden Tochterzellen zu beseitigen. Man müsste ferner die bisher gänzlich unerforschte Wirkung äußerer Einflüsse auf die Teilung kennen lernen. Denn es wäre sehr möglich, dass unter gewissen äußeren Bedingungen ein Wachstum in der Längsrichtung stattfindet, unter anderen dagegen nicht. Die von Miquel und anderen

hervorgehobene Thatsache, dass durchaus nicht immer die kleinsten Zellen Auxosporen bilden, sondern vielfach auch Zellen mittlerer Größe, verdient Beachtung. Noch wichtiger sind die Beobachtungen von Karsten (1897), dass *Melosira nummuloides* einfach durch Wechsel des Wassers zur Auxosporenbildung gebracht werden konnte, und dass bei *Achmanthes longipes* die eingeleitete Konjugation durch vegetatives Wachstum ersetzt wurde, als die Zellen einer niederen Temperatur ausgesetzt wurden. Wenn wir einmal annehmen, dass bestimmte äußere Verhältnisse Längenwachstum bei der Teilung bedingen, andere Auxosporenbildung erregen, so könnten die früheren Beobachtungen über die relative Kleinheit der Auxosporenbildenden Zellen in anderer Weise, als bisher angenommen wird, erklärt werden.

Bei vielen Thallophyten, z. B. Desmidiaceen, *Spirogyra*, *Chlamydomonas* u. a., gilt die Regel, dass in dem Vorbereitungsstadium für die geschlechtliche Fortpflanzung das Wachstum abnimmt oder aufhört, die Teilung aber fortgeht, infolge dessen immer die relativ kleinsten Zellen verschmelzen. So könnte es auch bei dem Prozess der Auxosporenbildung der Fall sein, und die Kleinheit der Zellen würde weniger die Ursache der Auxosporenbildung sein, als eine Wirkung jener äußeren Bedingungen, die den Prozess veranlassen. Ich betone diese Möglichkeit, weil die bisherigen Beobachtungen sie in keiner Weise ausschließen, vor allem aber thue ich es, um die Aufmerksamkeit auf die notwendige Forderung zu lenken, dass die Lebensbedingungen der Diatomeen mit Hilfe von Reinkulturen und unter Anwendung physiologischer Methoden erforscht werden sollten. Wie auch die Entscheidung ausfallen möge, so wird die Lebensgeschichte dieser Algen ebensowenig wie die der andern bisher erwähnten Thallophyten irgend etwas beitragen, den gänzlich verschiedenartigen Generationswechsel der Archegoniaten zu erklären.

Aber es entsteht jetzt die Frage, ob nicht bei manchen Thallophyten eine andere Form des Generationswechsels existiert, welche nähere Beziehungen zu demjenigen der Archegoniaten aufweist.

Die befruchtete Eizelle entwickelt sich nach den Angaben der Beobachter bei gewissen Arten in ganz bestimmter Weise; so keimt z. B. die Zygospore einer Mucorinee, die Oospore von *Vaucheria* oder *Saprolegnia* unter Bildung eines kurzen Schlauches, der direkt ein *Sporangium* trägt. Pringsheim spricht in einem solchen Falle von der ersten neutralen Generation; man könnte sie aber auch als die eigentliche sporenbildende Generation auffassen, entsprechend dem Sporophyten der Moose. Eine genauere Untersuchung zeigte mir (1892), dass eine Oospore von *Vaucheria* keine irgendwie erblich fixierte Neigung besitzt, ein *Sporangium* zu bilden. Sie erzeugt zuerst einen kurzen Keimschlauch, der entweder fortgehendes vegetatives Wachstum zeigen kann oder sofort zur Zoosporenbildung übergehen oder sehr bald Ge-

schlechtsorgane entwickeln kann; das hängt allein von äußeren Bedingungen ab. Ähnliches gilt für die Oosporen von *Saprolegnia*, wie bereits de Bary (1881) nachgewiesen hat, ebenso für die Zygosporien von Mucorineen nach van Tieghem (1876). Es hat keinen Sinn bei diesen Formen von einem Sporophyten oder überhaupt einem Generationswechsel zu sprechen, da die Bildung von Sporangien nicht einen besonderen Charakter der keimenden Oosporen vorstellt, sondern unter den gleichen äußeren Bedingungen jedem beliebigen vegetativen Fadenstück zukommt.

Diese Pflanzen verhalten sich im Prinzip nicht anders wie die Desmidiaceen oder die Fucaceen, bei denen die befruchtete Eizelle mehr oder weniger direkt in den Thallus übergehen muss, weil eine besondere ungeschlechtliche Fortpflanzung überhaupt nicht vorhanden ist.

Anders liegt vielleicht die Sache bei gewissen Arten, bei denen die Keimung der Oosporen in besonderer Weise verläuft. Die Zygoten von *Hydrodictyon* zeigen nach den Untersuchungen Pringsheim's (1860) eine sehr eigentümliche Keimung, indem nach vorhergehendem Wachstum Zoosporen gebildet werden, die sich in der Größe und Form von den gewöhnlichen Zoosporen der gleichen Alge unterscheiden. Sie bilden, zur Ruhe gekommen, polyederartige Zellen, aus denen dann erst junge Netze hervorgehen. Es wäre möglich, dass die Polyeder unter besonderen Umständen gleich geschlechtliche Gameten bildeten. Vielleicht könnten auch die Zygoten direkt zur Polyederbildung übergehen. Nichtsdestoweniger würde auch dann die interessante Thatsache bestehen bleiben, dass die Zygoten von *Hydrodictyon*, die durch besondere Eigenschaften ausgezeichneten ungeschlechtlichen Zoosporen zu erzeugen vermögen. Diese erscheinen als ein neu eingeschobenes Glied des Entwicklungsganges, dessen phylogenetische Herleitung nicht möglich ist, da selbst bei der einzigen näher verwandten Gattung *Pediastrum* etwas Ähnliches nicht bekannt ist. Bei andern genauer erforschten einzelligen Algen findet man ebensowenig irgend eine Andeutung einer ähnlichen Entwicklung.

Dagegen zeigen einige Fadenalgen bei der Keimung der geschlechtlich erzeugten Oospore Vorgänge, die dieser Lebensstufe mehr oder weniger eigentümlich sind und insofern an *Hydrodictyon* erinnern. Die keimende Oospore von *Oedogonium* bildet nach Pringsheim (1858) vier Zoosporen, die allerdings in ihrem Bau, abgesehen von der Rotfärbung, den gewöhnlichen Zoosporen gleichen. Das Eigenartige liegt nur in der Vierteilung, da sonst die Zoosporen einzeln in jeder Zelle entstehen. Diese Art der Keimung ist nicht unumgänglich notwendig, da die Oospore auch direkt in einen Faden auswachsen kann, aber immerhin ein besonderer Charakter der Oospore. Bei *Sphaeroplea annulina* entstehen nach Cohn (1855) aus der Oospore 4 oder 8 Zoosporen, die im vegetativen Leben der Alge später nicht mehr auftreten.

Vielleicht werden sie doch, wenn auch nur unter bisher nicht bekannten Bedingungen, gebildet; möglicherweise liegt hier eine Rückbildung eines früher verbreiteteren Prozesses vor. Am meisten besprochen ist die Keimung der Oosporen von *Coleochaete*, die nach Pringsheim sich vegetativ teilen und eine mehrzellige Scheibe bilden, deren Zellen dann je eine Zoospore erzeugen. Diese Zoosporen wachsen zu dem für die Species charakteristischen Thallus aus. Sie unterscheiden sich anscheinend in keiner nachweisbaren Eigenschaft von den späteren Zoosporen, und es ist überhaupt die Frage, ob sie irgendwie regelmäßig aus der Oosporenscheibe hervorgehen oder nur zufällig, d. h. nur unter den für die Zoosporenbildung überhaupt maßgebenden Bedingungen. Jede vegetative Zelle von *Coleochaete* ist im Stande, eine Zoospore zu bilden, warum also nicht die Zellen der Oosporenscheibe?

Der wesentliche Grund für den Vergleich von *Coleochaete* und den Moosen würde aber gerade darin liegen, dass die befruchtete Eizelle nach kürzerer oder längerer Zeit spezifisch gestaltete Fortpflanzungszellen entwickelt. Wie Scott (1896) schon richtig hervorgehoben hat, fehlt bei *Oedogonium* wie bei *Coleochaete* bisher der Nachweis dieses Vergleichungsmomentes. Wenn dieser Nachweis nicht zu erbringen ist, so wird man nur sagen dürfen, dass bei diesen Algen die ersten Teilungen einer keimenden Oospore in etwas anderer Weise verlaufen als später, d. h. dass diese Algen eine Art von Jugendstadium durchmachen. Der Ausdruck Pringsheim's, der von einer ersten neutralen Generation spricht, sollte vermieden werden, da er mit der falschen Voraussetzung zusammenhängt, dass diese Algen einen Wechsel neutraler und sexueller Generationen besitzen.

In viel auffallenderem Grade beobachtet man ein solches Jugendstadium bei der keimenden Oospore von *Chara*. Vines (1878) hat bei dieser Gattung einen Generationswechsel angenommen, indem er den Proembryo der ganzen ungeschlechtlichen Generation der Moose gleichstellt. Aber mit Recht ist diese Anschauung nicht anerkannt worden, weil ein vorübergehendes Jugendstadium nicht einer Generation verglichen werden kann, wenn man überhaupt einen bestimmten Begriff mit diesem Ausdruck verbinden will. Dieser Proembryo von *Chara* entspricht mehr dem Protonema der keimenden Moospore oder dem Vorkeim von *Batrachospermum*, obwohl in diesen Fällen das Jugendstadium viel selbständiger und eigenartiger entwickelt ist, so dass man eher von einer besonderen Generation sprechen dürfte. Doch ist es besser den Ausdruck nicht anzuwenden, da das Eigenartige nur in der Art des vegetativen Wachstums liegt.

In seiner neuesten Besprechung des Generationswechsels weist Bower (1898) darauf hin, dass die Untersuchung der Reduktions-Erscheinungen des Zellkerns vielleicht neues Licht auf den Zusammenhang von Chlorophyceen und Archegoniaten werfen werde. Durch

Overton (1893) und Strasburger (1894) ist es bekannt geworden, dass bei der ungeschlechtlichen Generation der Moose und Farne der Zellkern in allen Zellen die doppelte Zahl von Chromosomen einschließt als wie in den Zellen der Geschlechtsgeneration. Die Reduktion um die Hälfte erfolgt in den Mutterzellen der ungeschlechtlichen Sporen. Wenn in der keimenden Oospore von *Oedogonium*, *Coleochaete* etc. vor der Bildung der Zoosporen eine Reduktion der Chromosomenzahl eintreten würde, so würde damit die Ansicht gestützt werden, dass die aus der Oospore entstehenden Zellen den Sporen der Moose entsprächen. Bisher ist eigentlich nur ein Fall in Bezug auf das Verhalten der Chromosomen genauer untersucht worden, nämlich *Fucus*, nebst den verwandten Formen. Hier findet nach Farmer und Williams (1896 und 1898) die Reduktion der Chromosomenzahl um die Hälfte in den jungen Oogonien statt; die keimende Oospore hat schon dieselbe Zahl von Chromosomen, die in den vegetativen Zellen vorkommt. Eher könnte man die Beobachtungen Klebahn's (1891) über die Zygoten der Desmidiaceen heranziehen, deren Zellkern bei der Keimung sich zweimal hintereinander teilt. Die Zygote zerfällt dann in zwei Zellen mit je zwei Zellkernen, von denen der eine, der „Kleinkern“, verschwindet.

Es ist aber sehr die Frage, ob dieser Vorgang irgend etwas mit der Reduktion der Chromosomen zu thun hat; vielleicht handelt es sich nur um ursprünglich angelegte Teilsprösslinge der Zygotenzelle, die bei den untersuchten Desmidiaceen nicht mehr zur Ausbildung gelangen, sondern frühzeitig rückgebildet werden. Aller Voraussicht nach wird die Reduktion der Chromosomen, wenn sie überhaupt bei den niederen Formen überall notwendig ist, bald vor, bald nach der Befruchtung erfolgen, ohne dass daraus bindende Schlüsse über das Vorkommen oder Fehlen des Generationswechsels gezogen werden dürften.

Neben den Chlorophyceen wie *Coleochaete* etc. sind es die Florideen und Ascomyceten, deren Lebensgang seit Sachs mit dem Generationswechsel der Moose verglichen worden ist, weil bei beiden Thallophytengruppen die befruchtete Eizelle eine komplizierte Entwicklung durchläuft, deren letztes Ziel die Bildung von besonders gestalteten Vermehrungszellen, der Sporen, ist. Nach den Forschungen von Schmitz (1886) und neuerdings von Oltmanns (1898) entsteht die Frucht der Florideen infolge der innigen Vereinigung der befruchteten Eizelle mit bestimmten Zellen der Mutterpflanze, den sogen. Auxiliarzellen. Bei höher entwickelten Formen, z. B. *Callithamnion*, vereinigt sich nach Oltmanns nur ein Teil der befruchteten Eizelle — der Zellkern nebst einigem Plasma — mit einer großen Auxiliarzelle zu einer neuen Zelleinheit, wobei der Kern der Auxiliarzelle selbst als anscheinend funktionslos bei Seite geschoben wird. Diese neue Zelle, von welcher die

Wandung wie der größere Teil des Plasmas der Mutterpflanze angehört, wird durch die in ihr enthaltene „Eienergide“ veranlasst, die Sporen zu bilden. Bei anderen Formen sorgt die Mutterpflanze noch für eine besondere Umhüllung der sporenerzeugenden Zellen. Oltmanns vergleicht das Verhältnis der Eizelle zur Mutterpflanze demjenigen eines Parasiten zur Wirtspflanze und sieht darin eine Bestätigung der Ansicht, dass die Frucht der Florideen dem Sporogonium der Moose entspricht. Man kann den Thatbestand aber auch durch den Satz bezeichnen, dass die Frucht der Florideen ein Produkt der Mutterpflanze ist, nachdem diese durch die befruchtete Eizelle angeregt worden ist. Pringsheim wenigstens würde in der weitgehenden Abhängigkeit der Fruchtbildung von der Mutterpflanze eine wesentliche Stütze für seine Ansicht finden, dass die Frucht der Florideen nicht den Wert einer besonderen ungeschlechtlichen Generation besitzt. Schließlich handelt es sich hier um subjektive Auffassungen. Eine gewisse Analogie besteht wohl sicher in der Entwicklung der Florideenfrucht und dem Moossporogonium, namentlich, wenn man die einfacheren Florideen mit den einfacheren Lebermoosen vergleicht. Aber ein wichtiger Unterschied offenbart sich, wenn man den Entwicklungsgang der verschiedenen Formen innerhalb der beiden Reihen verfolgt. Bei den Moosen tritt in der aufsteigenden Reihe der Formen das Bestreben hervor, das Sporogonium selbst als unmittelbares Erzeugnis der befruchteten Eizelle höher zu differenzieren und zugleich in seiner Ernährung von der Mutterpflanze unabhängiger zu machen. Bei den Florideen herrscht dagegen die entgegengesetzte Tendenz, die Entwicklung der Eizelle immer abhängiger von der Mutterpflanze zu gestalten und die höhere Differenzierung durch wesentliche Mithilfe der Mutterpflanze zu erreichen. Dazu kommt noch, dass bei gewissen Formen, z. B. *Batrachospermum*, nach Davis (1896), die Bedeutung der Befruchtung selbst, zurücktritt, da der Kern des Spermatiums zwar noch in das weibliche Empfängnisorgan eindringt, aber nicht mehr mit dem Eikern verschmilzt.

Noch viel schwieriger als bei den Florideen erscheint bei den Ascomyceten die Entscheidung der Frage nach dem Generationswechsel. Trotz der großen Unterschiede, die sich in der Bildungsweise der Ascusfrucht bei den verschiedenartigen Gruppen darbieten, wird man doch die Bary folgen müssen und die ganze Abteilung als einheitlich und von gemeinsamem Ursprung auffassen müssen. Doch sollte man die Ascomyceten nicht von den Phycomyceten herleiten, sei es von den Peronosporoen oder Mucorineen, vielmehr sie als eine Abteilung bezeichnen, die mit ihren einfachsten Formen ihre Wurzeln in der niedrigsten Pilzklasse der Archimyceten findet, zu denen die Chytridien und andere noch wenig bekannte Organismen gehören. Innerhalb der so reich entwickelten Klasse der Ascomyceten treten mannigfache Be-

ziehungen zu anderen Pilzen auf, z. B. zu den Phycomyceten, Hymenomyceten, Gastromyceten, sogar zu Algen wie den Florideen etc. Wir haben es hier mit Analogien zu thun, die ihre letzten Gründe vielleicht darin finden, dass die Vorfahren in manchen Richtungen nur eine beschränkte Zahl von Entwicklungsmöglichkeiten besaßen und dass bestimmte Kombinationen äußerer Einflüsse bei verschiedenen Anlagen doch ähnliche Strukturen herbeiführten. Trotz aller dieser Analogien bleibt der wesentliche Charakter der Ascomyceten, der in der Ascusbildung liegt, bewahrt und seine Bedeutung wird auch nicht dadurch eingeschränkt, dass die Entstehungsweise der Ascusfrucht große Verschiedenheiten aufweist. Selbst der so lebhaft umstrittenen Frage, bezüglich der Sexualität, kann kein so großes Gewicht beigelegt werden. Wir sehen bei niedern Formen, dass das wesentliche Ziel der Entwicklung die Bildung bestimmter Zellen, der Sporen, ist, dass dagegen die Art und Weise, wie sie entstehen, ob geschlechtlich oder ungeschlechtlich, weniger wichtig ist. Gewiss sind mit der geschlechtlichen Fortpflanzung bestimmte, für uns nicht schärfer erkennbare Vorteile verbunden, die die allgemeine Verbreitung der Sexualität bereits bei den höheren Algen bedingen. Aber daraus folgt nicht, dass diese Vorteile nicht bei Organismen, wie den Pilzen, auf anderem Wege unter besonderen Lebensbedingungen erreicht werden könnten. Nach unseren heutigen Kenntnissen, an die wir uns zunächst halten müssen, ist weitaus die überwiegende Masse der Pilzspecies rein ungeschlechtlich, wenn auch teils ganze Gruppen, teils einzelne Species Sexualität besitzen. Schon bei den einfachsten Ascomyceten wie *Endomyces*, *Ascoidea*, den Euasceen entstehen nach Brefeld's Untersuchungen die Asci als direktes Produkt der Mutterpflanze ohne eine Andeutung eines sexuellen Vorganges. Bei *Dipodascus*, der der *Ascoidea* nahe verwandt ist, geht der Ascusbildung nach Lagerheim (1892) ein Verschmelzungsprozess voraus. Unter den höheren Ascomyceten kennt man den Befruchtungsvorgang bei *Sphaerotheca* nach Harper (1895) und bei den Laboulbeniaceen nach Thaxter (1895); dazu kommen noch einige unsichere Fälle bei *Peziza*, *Collema* etc. Wenn man sich die Frage stellt, inwieweit ein Generationswechsel bei den Ascomyceten vorkommt, so wird die Antwort verschieden ausfallen, je nachdem man den eben erwähnten Fällen eine beschränktere oder eine allgemeinere Bedeutung beilegt. Bei *Sphaerotheca*, den Laboulbeniaceen kann man von einem Generationswechsel, wie bei den Florideen, sprechen, da die befruchtete Eizelle eine besondere Entwicklung erfährt, deren Zweck die Bildung ungeschlechtlicher Sporen ist. Man kann nun weiter den anderen Ascomyceten einen entsprechenden Generationswechsel zuschreiben, indem man sie phylogenetisch von den sexuellen Formen ableitet, welche Annahme bei manchen Species durch das Vorkommen anscheinend verkümmert weiblicher Organe

berechtigt erscheint. Aber da bereits viele der einfacheren Ascomyceten rein ungeschlechtlich sind, so ist die andere Ansicht mindestens ebenso berechtigt, dass viele, vielleicht die meisten höheren Ascomyceten gerade von solchen ungeschlechtlichen Formen abstammen. In allen diesen Fällen würde es sich nicht um einen Generationswechsel wie bei den Moosen handeln, sondern um eine direkte Ascusbildung an dem Muttermycelium, wobei die Entwicklung vom ersten Beginn bis zur Reife der Ascusfrucht bald einfacher, bald verwickelter erfolgt.

Ueberblickt man das durchlaufene Gebiet der Thallophyten, so kann man in Bezug auf die Frage nach dem Vorkommen eines Generationswechsels folgende Gruppen unterscheiden:

1. Die Mehrzahl der Algen und Pilze hat zwei oder mehr Arten der Fortpflanzung, von denen jede notwendig von bestimmten äußeren Bedingungen abhängig ist, die für die Species charakteristisch sind. Je nach diesen Bedingungen sei es in der freien Natur, sei es in der Kultur, zeigen sich die Fortpflanzungsarten auf dem gleichen Individuum oder auf verschiedenen Individuen, für sich allein oder in beliebiger Aufeinanderfolge. Die befruchtete Eizelle bei den geschlechtlichen Formen verhält sich bei ihrer Keimung nicht wesentlich verschieden von irgend einer anderen Fortpflanzungszelle. In allen diesen Fällen liegt kein Grund vor von einem Generationswechsel zu sprechen.

2. Bei gewissen Parasiten, z. B. den heteroecischen Uredineen, verläuft die Entwicklung der Species in einer regelmäßigen Aufeinanderfolge verschiedener Individuen mit besonderer Fortpflanzungsweise. Man kann hier von einem Wechsel mehrerer durch ihre Fortpflanzung charakterisierter Generationen sprechen. Es würde in diesem Fall ein Wechsel homologer Generationen im Sinne von Celakovsky und Bower bestehen. Sehr wahrscheinlich besitzen auch diese Pilze nur eine di- oder polymorphe Fortpflanzung wie die Thallophyten der Gruppe 1 mit der Einschränkung, dass die äußeren Bedingungen für einige der Fortpflanzungsformen so verschieden sind, dass diese nach der bisherigen Erfahrung nur auf gesonderten Wirtspflanzen zur Ausbildung gelangen können.

3. Bei den einzelligen Diatomeen existiert gemäß der heute herrschenden Theorie über die Ursachen der Auxosporenbildung ein Generationswechsel in dem Sinne, dass nach einer bestimmten Zahl der durch Teilung entstandenen Zellgenerationen die Bildung der Auxosporen mit innerer Notwendigkeit erfolgt. Aber diese Theorie bedarf einer gründlichen Nachprüfung, da es sehr möglich ist, dass die Bildung der Auxosporen wie die der Zygoten von Desmidiaceen wesentlich durch äußere Einflüsse bedingt ist. In diesem Falle würden auch die Diatomeen zu der Gruppe 1 gehören.

4. Bei den Florideen und einer Anzahl Ascomyceten, die an und für sich di- oder polymorphe Fortpflanzung besitzen, erfährt die be-

fruchtete Eizelle oder eine ihr homologe, wenn auch unbefruchtete Zelle in Verbindung mit der Mutterpflanze eine besondere Entwicklung, die ihren Abschluss mit der Bildung bestimmt gebauter, ungeschlechtlicher Sporen findet. Man kann diese Fruchtentwicklung mit der Entwicklung des Sporogoniums aus der befruchteten Eizelle der Moose vergleichen und damit die Frucht der Florideen und Ascomyceten als eine ungeschlechtliche Generation auffassen. Bei einigen Chlorophyceen beschränkt sich die Entwicklung der befruchteten Eizelle darauf, dass sie nach relativ geringer oder überhaupt fehlender vegetativer Zellteilung ungeschlechtliche Zoosporen zu bilden vermag.

Bei allen diesen Thallophyten der Gruppe 4 würde man überhaupt keinen Generationswechsel angenommen haben, wenn man nicht das dringende Bedürfnis gefühlt hätte, den Vorstufen des Generationswechsels der Moose unter den Thallophyten nachzuspüren. Die eingehende Betrachtung hat gezeigt, dass zwar eine gewisse Analogie zwischen dem Entwicklungsgang der Florideen wie einiger Ascomyceten und dem der Moose besteht, dass aber auf diese Analogie kein zu großes Gewicht gelegt werden darf. Denn bei Florideen und noch mehr bei den Ascomyceten ist der Zusammenhang der nach der Befruchtung sich weiter entwickelnden Eizelle mit der Mutterpflanze ein sehr viel engerer als bei den Moosen; namentlich bei den höher differenzierten Formen ist die Frucht vielmehr ein Produkt der Mutterpflanze als eine parasitisch lebende selbständige Generation. Nun kommt hinzu, dass jede nähere Verwandtschaft zwischen Moosen und den genannten Thallophyten fehlt.

Was bleibt nun übrig, um den Generationswechsel der Moose phylogenetisch abzuleiten? nur die wenigen Chlorophyceen, in erster Linie *Coleochaete*, die seit Pringsheim's Untersuchungen immer wieder als das Bindeglied zwischen Thallophyten und Arhegoniaten aufgeführt wird. Bei unserer jetzigen Kenntnis erscheint, wie näher nachgewiesen wurde, diese Verbindung sehr locker und unsicher. Auf der anderen Seite will sich doch unser Geist eine Vorstellung über die Entstehung des höchst merkwürdigen Generationswechsels der Moose machen, und nun bietet sich bis jetzt in der That gar kein anderer Ausweg dar, da die Gattung *Chara*, welche im Bau der Geschlechtsorgane den Moosen entschieden näher steht als *Coleochaete*, nicht die leiseste Andeutung von einem ähnlichen Generationswechsel giebt. Man kann mit einiger Phantasie sich vorstellen, dass es *Coleochaete*-ähnliche Verfahren der Moose gegeben hat, bei denen aus der Zellscheibe der Oosporen besondere ungeschlechtliche Zoosporen auf dem Wege der Vierteilung entstanden, dass dann diese Zoosporen bei höhern Formen zu bestimmt gebauten unbeweglichen Sporen wurden. Mit Hilfe solcher Vorstellungen erscheint der Uebergang zu den einfachen Lebermoosen, z. B. *Riccia* nicht mehr so groß, und ausgehend von dieser Form, kann

man die anderen Reihen der Bryophyten phylogenetisch herleiten. Wenn man auf solche Weise gewisse Anhaltspunkte für die Phylogenie der Moose gewonnen hat, so folgt daraus noch nichts für diejenige der Farnkräuter. Es ist schon von Goebel u. a. hervorgehoben worden, welch' ein Gegensatz zwischen Moosen und Farnen herrscht. Die gemeinsame Eigentümlichkeit in der Struktur der weiblichen Organe, der Archegonien, in der Form der Spermatozoiden könnte als eine Parallelbildung aufgefasst werden, ohne notwendig auf eine direkte Verwandtschaft hinzuweisen. Wir stehen hier vor dem dunkelsten Punkt in der Phylogenie des Pflanzenreichs. Denn die Stelle in der Reihe der niederen Pflanzen, wo die erste Andeutung eines farnähnlichen Sporophyten auftrat, war die Geburtsstätte für die gewaltig entwickelte Abteilung der Phanerogamen. Die bisher bekannten Thallophyten lassen uns völlig im Dunkeln, wo diese Stätte zu finden ist.

[26]

Litteratur.

- A. de Bary, Untersuchungen über die Peronossporen etc. 1881.
 F. O. Bower, On antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants. Ann. Bot., 1890.
 Derselbe, Address to the botanical Section. British Association, 1898.
 O. Brefeld, Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze, Heft I—IV, 1872—1881.
 Derselbe, Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mycologie, Heft IX, 1891.
 H. Buchner, Ueber die Ursache der Sporenbildung des Milzbrandbacillus. Centralblatt für Bakter., 1890.
 L. Celakovsky, Ueber den dreifachen Generationswechsel der Pflanzen. Sitzungsber. Böhm. Gesellsch., 1877.
 F. Cohn, Ueber die Fortpflanzung von *Sphaeroplea*. Sitzungsber. Berliner Akad., 1855.
 Br. Davis, The fertilisation of *Batrachospermum*. Annal. Bot., 1896.
 Br. Farmer and J. Williams, Contribution to our knowledge of the *Eucaceae*, Phil. Trans. Royal Soc., 1898.
 R. A. Harper, Die Entwicklung des *Peritheciums* bei *Sphaerotheca*. Ber. deutsch. bot. Gesellsch., 1895.
 W. Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen etc., 1851.
 G. Karsten, Untersuchungen über Diatomeen, II und III. Flora 1897.
 H. Klebahn, Studien über Zygoten, I. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1890.
 G. Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung von *Vaucheria*. Verhandl. d. Naturf. Gesellsch., X, 1892.
 Derselbe, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen u. Pilzen, 1896.
 G. von Lagerheim, *Dipodascus albidus*. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., 1892.
 Miquel, Recherches expérimentales sur la phys., la morph. et la path. des Diatomées. Ann. de Micrographie, 1892.
 W. Naegeli, Theorie der Abstammungslehre, 1884.
 Fr. Oltmanns, Zur Entwicklungsgeschichte der Florideen. Bot. Zeitg., 1898.
 E. Overton, Ueber die Reduktion der Chromosomen. Naturf. Gesellsch. Zürich, 1893.

- E. Pfitzer, Untersuchungen über Bau und Entw. der Bacillariaceen, 1871.
 N. Pringsheim, Beiträge zur Morph. und Syst. der Algen. Pringsheim's
 Jahrb. f. wiss. Bot., 1858.
 Derselbe, Ueber die Dauerschwärmer des Wassernetzes. Monatsberichte
 d. Berliner Akad., 1860.
 Derselbe, Ueber Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel.
 Jahrb. f. wiss. Bot., 1877.
 J. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., 1874.
 O. Schreiber, Ueber die physiologischen Bedingungen der endogenen
 Sporenbildung. Centralblatt f. Bakter., 1896.
 Fr. Schmitz, Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. Monats-
 berichte d. Berliner Akad., 1883.
 D. H. Scott, Address to the Botanical Section. British Associat., 1896.
 E. Strasburger, Ueber periodische Reduktion etc. Biol. Centralbl., 1894.
 R. Thaxter, Contribution towards a monograph of the *Laboulbeniaceae*, 1895.
 Th. van Tieghem, Troisième mémoire sur les Mucorinées. Ann. des Sc.
 nat. T. 4, 1876.
 S. H. Vines, The proembryo of *Chara*. Journ. Bot., 1878.
 Derselbe, On alternation of generations in the *Thallophytes*. Ebenda 1879.

Dr. F. W. Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage.

Verlag von Gustav Fischer. Jena 1898. Preis broch. 27 Mk. geb. 30 Mk.

Wohl den großartigsten Ausdruck haben die physiologischen Kräfte in dem Pflanzenbilde erreicht, welches unsern Planeten belebt. Wir bewundern den bunten Teppich, den der Frühling über unsere Felder legt: wir können uns nicht satt sehen an dem Pflanzengemälde des Gebirges; unsere Sprache ist nicht reich genug, die Eindrücke wiederzugeben, welche eine Tropenreise dem Laien, wie dem Fachgelehrten hervorlockt, — und wir fanden es bisher als fast selbstverständlich: andere Länder müssen auch andere Pflanzenbilder zeigen. Es wäre kein tübler Vergleich, die Pflanzendecke unseres Planeten mit einem kaleidoskopischen Mosaik zu vergleichen. Ein Ruck — und die bunten Scherben vereinigen sich zu einer neuen Kombination. Nur ist es nicht der Zufall, der die farbigen Bestandteile gruppiert; der Ruck der Veränderung ist kein plötzlicher, sondern ein langsamer, Jahrtausende umfassender. Die Ursache kein Zufall, was denn? Licht und Wärme, Feuchtigkeit und Bodenbeschaffenheit bilden Bedingungen des organischen Lebens. Diese Bedingungen sind in den mannigfaltigsten Verhältnissen über unsere Erdrinde verbreitet und kombiniert. Den verschiedensten Bedingungen entspricht ein verschiedener Ausdruck des organischen Lebens. Das ist die einfache Ueberlegung eines Physiologen, ein Gedankengang, der hinreicht, das Vegetationsbild unserer Erde verstehen zu können. Auf diesem Ideengang ist die mir vorliegende, 876 Seiten starke Pflanzengeographie aufgebaut, so dass der Verfasser berechtigt war hinzuzufügen „auf physiologischer Grundlage“. Dieser Standpunkt ist nicht neu. Seit die Physiologie die Biologie, welche nur mit teleologischen Gründen sich einwiegte, verdrängt hat, wurde die physiologische Grundlage der Pflanzengeographie immer und immer wieder ge-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: [19](#)

Autor(en)/Author(s): Klebs Georg Albrecht

Artikel/Article: [Ueber den Generationswechsel der Thallophyten.
209-226](#)