

Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch
Prof. Dr. Werner Rosenthal

Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel

und

Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Erlangen, Auf dem Berg 14, einsenden zu wollen.

Bd. XXXVI. 20. August 1916.

N^o 8.

Inhalt: Renner, Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. — Schaxel, Namen und Wesen des harmonisch-äquipotentiellen Systems. — Hess, Der Forstschutz. Ein Lehr- und Handbuch von Dr. R. Hess. — Forbát, Die Immunitätslehre und deren praktische Anwendung im Kampfe gegen die Kriegsseuchen. Schutzimpfung, Serumtherapie, Vakzinetherapie. — Neuerschienene Bücher.

Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels.

Von O. Renner.

Als die größte Tat der botanischen Morphologie muss unstreitig Hofmeister's Entdeckung der Homologien in den Entwicklungszyklen der Moose, Farne und Samenpflanzen gelten. Organismenstämme, die wie getrennte Welten nebeneinander zu stehen schienen, waren mit einem Schlag als vergleichbar erkannt, insofern als ein ohne Ausnahme durchgreifendes Prinzip der Entwicklung in einem Generationswechsel nachgewiesen wurde. Bis ein solcher Organismus von einem beliebigen Punkt seiner Entwicklung an den ganzen Kreis des Werdens und der Verjüngung bis zum Ausgangspunkt durchläuft, geht er in weitem Abstand zweimal durch den einzelligen Zustand, den Zustand der Keimzelle hindurch, nämlich durch das Ei, das zu seiner Entwicklung des Anstoßes der Befruchtung bedarf, und die Spore, die ohne Befruchtung entwicklungsfähig ist. Eine Erscheinungsform, die geschlechtliche Fortpflanzungszellen erzeugt, wechselt ab mit einer Erscheinungsform, deren Keimzellen als ungeschlechtliche Sporen auftreten. Jede der beiden Erscheinungsformen vermag aus den Fortpflanzungszellen, die sie erzeugt, nicht sich selber zu reproduzieren, sondern nur die andere: aus

dem befruchteten Ei geht die sporenerzeugende, ungeschlechtliche Generation, der Sporophyt hervor, aus dessen Keimzellen, den Sporen, entwickelt sich die Geschlechtsorgane tragende Generation, der Gametophyt. Das befruchtete Ei stellt den Übergang vom Gametophyten zum Sporophyten dar, in der Spore kehrt der Sporophyt zum Gametophyten zurück.

In welch tiefgreifender Weise die Struktur der Zelle bei diesen beiden Übergängen von einer Generation zur anderen sich verändert, darüber hat die zytologische Forschung lange nach Hofmeister erst Klarheit gebracht. Im Befruchtungsvorgang, dessen Wesen wir in der Paarung und Verschmelzung der beiden Geschlechtszellkerne sehen, mischen sich nicht zwei homogene Flüssigkeitstropfen, sondern zwei Körper von komplizierter Struktur treten in Vereinigung: jeder Zellkern bringt Chromosomen in bestimmter Zahl mit, von denen keines verloren geht. Das befruchtete Ei besitzt also doppelt so viel Chromosomen als das unbefruchtete, und ebenso alle Abkömmlinge des Eies, alle Zellen des Sporophyten. Das dauert bis zur Sporenbildung; erst in den Reduktionsteilungen der Sporenmutterzelle wird die Chromosomenzahl wieder herabgesetzt, die Sporen erhalten die einfache Zahl der Chromatinelemente, und diese Zahl bleibt im Gametophyten beibehalten bis zur Bildung der Geschlechtszellen, der Gameten, der Eier und Spermazellen. Mit dem Wechsel der äußeren Erscheinungen geht also im Hofmeister'schen Generationswechsel eine Alternanz der Kernstruktur Hand in Hand: der Gametophyt hat haploide, der Sporophyt diploide Zellkerne.

Man stellt gewöhnlich den Sporen die Gameten gegenüber und nennt gelegentlich die einen wie die anderen Keimzellen. In Wirklichkeit entspricht aber dem Ei und der Spermazelle, die noch haploide Zellen des Gametophyten sind, die Sporenmutterzelle, insofern sie noch diploide Zelle des Sporophyten ist; und dem befruchteten Ei, der Zygote, als der ersten Zelle des Sporophyten, entsprechen die Sporen, als erste haploide Zellen der Gametophyten. Was den Ausdruck Keimzelle betrifft, so ist er gegenwärtig besonders in der Vererbungslehre gebräuchlich, und zwar für die Produkte der Reduktionsteilung, die sowohl Sporen sein können (wie bei den meisten Pflanzen) als auch Gameten (wie bei den Tieren). Im folgenden soll unter Keimzelle jede keimfähige Fortpflanzungszelle verstanden sein. Das Ei ist dann eine Keimzelle erst nach der Befruchtung, als Zygote, und zwar eine auf geschlechtlichem Weg erzeugte Keimzelle, im Gegensatz zu der Spore, die eine ungeschlechtlich erzeugte Keimzelle ist. Die Gameten sind nicht Keimzellen, falls sie sich nicht parthenogenetisch entwickeln, sondern nur Fortpflanzungszellen, und zwar geschlechtliche, d. h. mit Geschlechtsfunktion begabte; ob sie geschlechtlich differenziert sind,

ist gleichgültig. Als Fortpflanzungszellen betrachtet sind die Sporen als ungeschlechtlich zu bezeichnen; wesentlich ist das Fehlen der unmittelbaren Geschlechtstfunktion, geschlechtliche Differenzierung kann ihnen sehr wohl zukommen (z. B. bei allen Samenpflanzen). Für die Darstellung des Gegenstandes, mit dem wir uns beschäftigen, ist es jedenfalls zweckmäßig, so zu definieren, weil wir dann z. B. bei den Moosen die beiden einander wirklich entsprechenden Formen von Fortpflanzungszellen, nämlich Zygote und Spore, mit dem kurzen Wort Keimzellen bezeichnen. Missverständnisse können sich aus diesen Anwendungsgrundsätzen, die von dem Gebrauch in der Vererbungsliteratur etwas abweichen, kaum ergeben.

Die zytologische Forschung ist nun ein unschätzbar wichtiges Hilfsmittel für die Klarlegung der Entwicklungszyklen bei den Thallophyten geworden, bei den Algen und Pilzen. Bei gewissen Formen, z. B. einigen Braun- und Rotalgen, wäre die Kenntnis der Kernverhältnisse an und für sich keineswegs nötig zur Aufdeckung des hier vorhandenen Generationswechsels, so wenig wie Hofmeister seinerzeit bei der Betrachtung der Moose und Farne von den Zellkernen etwas zu wissen brauchte. Aber bei diesen Meeresorganismen stößt die Verfolgung des ganzen Entwicklungsringes vom keimenden Ei bis wieder zur befruchteten Eizelle auf unvergleichlich größere Schwierigkeiten als bei einem Moos oder einem Farn. Für die allerwenigsten Florideen z. B. ist es durch unmittelbare Beobachtung nachgewiesen, dass die Tetrasporenpflanzen, die man mitunter in derselben Jahreszeit neben den Geschlechtspflanzen findet, ein notwendiges Glied des Entwicklungszyklus der betreffenden Arten sind. Das Studium der Kernzustände hat aber ergeben, dass von den Abkömmlingen des befruchteten Eies, den Karposporen, unmöglich ein anderer Weg zu den Geschlechtspflanzen zurückführen kann als der über die Tetrasporenpflanze, deshalb, weil die Karpospore diploid ist und nirgends Reduktionsteilungen vorkommen als in den von diploiden Pflanzen gebildeten Tetrasporangien. Ähnlich steht es mit noch einfacheren Algen und Pilzen: wir kennen den Generationswechsel in seinen äußeren Zügen, sobald wir wissen, in welcher Reihenfolge die verschiedenen Keimzellen auftreten und welche von diesen Keimzellen notwendig sind zur Schließung des Ringes von Zygote zu Zygote und welche nicht. Wo die unmittelbare Beobachtung versagt, das Kulturexperiment nicht glückt, kann die Feststellung der Kernverhältnisse auf dem Weg des Analogieschlusses zu einem so gut wie sicheren Urteil führen. Und für ein Unternehmen ist die Kenntnis dieser Verhältnisse ganz unerlässlich: für den Vergleich des Entwicklungsganges, gegebenenfalls des Generationswechsels, eines Thallophyten mit dem der Moose und Farne. Es war von jeher ein dringender Wunsch der Systematiker, unter den verwirrend mannigfaltigen Sporenformen der Pilze mit Sicher-

heit die zu erkennen, die den Sporen der Archegoniaten „homolog“ seien, d. h. die im Entwicklungsgang des Pilzes dieselbe Stelle bezeichnen wie die Sporen im Lebenszyklus eines Mooses, soweit sich so verschiedene Lebensformen überhaupt vergleichen lassen. Die neueren Forscher sind größtenteils dahin übereingekommen, als die wichtigsten Einschnitte im Lebensgang eines Organismus die Zygotenbildung und die Reduktionsteilung anzusehen, die Zusammenfügung zweier Elementarwesen zu einem Doppelwesen und die Trennung des Doppelwesens in seine Elemente. Allerdings ist diese Festsetzung nicht ganz frei von Willkür, und unter den Führern der Algenforschung hat sich Oltmanns dieser Wertung der Chromosomenvorgänge noch immer nicht ohne Vorbehalt angeschlossen. Bei den folgenden Ausführungen wird die Vergleichung nach den angedeuteten Gesichtspunkten so konsequent wie möglich durchgeführt werden.

Die zytologische Durcharbeitung der Thallophytenstämme ist noch lange nicht abgeschlossen, aber schon jetzt sind die hier gewonnenen Ergebnisse an Bedeutung mit der Entdeckung Hofmeister's wohl zu vergleichen. Der Unterschied ist nur der, dass entsprechend den technischen Schwierigkeiten die neuen Erfahrungen langsam und tropfenweise durch eine große Zahl von Forschern zusammengesteuert werden, während Hofmeister's Werk so mit einem Schlag vor die Öffentlichkeit trat wie die gewappnete Pallas aus dem Haupt des Zeus springt, reif und ausgewachsen, klar und glänzend, unangreifbar und niemals angefochten.

In gewissen Stämmen leuchtet die Übereinstimmung mit dem Generationswechsel der Archegoniaten ohne weiteres ein, besonders bei *Cutleria* und den Dictyotaceen unter den Braunalgen, aber auch bei den höheren Ascomyceten unter den Pilzen. Hier sind eine geschlechtliche, haploide und eine ungeschlechtliche, diploide Generation, beide wohl ausgebildet, ohne Zwang zu unterscheiden. Dass bei den Ascomyceten nach der Befruchtung zunächst nur Kernpaarung eintritt und die Kernverschmelzung bis zu dem der Reduktionsteilung dicht vorangehenden Stadium hinausgeschoben ist, hat wohl wenig Gewicht. Ob der doppelte Chromosomensatz in eine einzige Kernmembran eingeschlossen wird oder die beiden Chromosomensätze in zwei Kernen nebeneinander leben, dürfte für die Funktionen der vegetativen Zelle wenig bedeuten. Die konjugierten Mitosen der Kernpaare zeigen, dass das Kernpaar (das Dikaryon) physiologisch eine ähnliche Einheit darstellt wie der diploide Kern (das Synekaryon). Immerhin ist bemerkenswert, dass wir noch keinen Pilz kennen, dessen diploide Kerne Äquationsteilungen ausführen; die Verschmelzungskerne im Ascus und in der Basidie scheinen ebenso wie die Zygotenkerne der Phycomyceten und der Grünalgen nur meiotischer Teilung fähig zu sein. Das ist nicht ohne

Wichtigkeit für die Mutmaßungen über die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Algen und den höheren Pilzen. Auch die innige Vereinigung der diploiden (dikaryotischen) Generation, der ascogenen Hyphen, mit dem haploiden, geschlechtlichen Thallus in der Fruchtkörperbildung kann mit der Art verglichen werden, wie das Moosporogon vom Gametophyten lange eingehüllt bleibt und ernährt wird. Die Bildung der sonderbaren Haken (bei den Ascomyceten; und ebenso der nach Knip den Haken genau entsprechenden Schnallen bei den höheren Basidiomyceten) im Zusammenhang mit den konjugierten Mitosen stellt wohl nichts anderes dar als ein sicheres Mittel zur Trennung der Bruderkerne.

Die Versuchung lag nahe, allen pflanzlichen Organismen, soweit sie geschlechtliche Fortpflanzung besitzen, einen Generationswechsel zuzusprechen. Wenn die niederen Algen und Pilze einen haploiden Vegetationskörper besitzen und die Reduktionsteilung gleich bei der Keimung der Zygote eintreten lassen, so kann man natürlich sagen, die diploide Generation sei hier durch die Zygote repräsentiert. Mit demselben Recht kann man dann ins Tierreich hinübergreifen, die haploiden Geschlechtszellen als Repräsentanten einer haploiden Generation ansprechen und auch den Tieren einen Hofmeister'schen Generationswechsel zuerkennen. Die Zoologen sind aber wenig geneigt, auf diese Verallgemeinerungsgelüste vieler Botaniker einzugehen¹⁾. Unter den Botanikern stellt sich Goebel auf die Seite der Zoologen, wenn er schreibt²⁾: „Von einer ‚Generation‘ kann man eigentlich nur reden, wenn es sich um einen wenigstens einigermaßen selbständig für sich bestehenden Entwicklungsabschnitt handelt, also einen solchen, bei welchem der Bildung der Fortpflanzungszellen vegetative Teilungen vorangehen, oder doch — wie aus vergleichenden Gründen angenommen werden muss — ursprünglich vorangegangen sind.“ Das ist ziemlich genau der Standpunkt, der im folgenden ausführlicher vertreten werden soll. Die Einbeziehung der niedersten Kryptogamen und der Tiere in das Generationswechselschema hätte nur dann eine gewisse Berechtigung, wenn Grund zu der Annahme vorhanden wäre, dass die jeweils durch die minimale Zellenzahl repräsentierte „Generation“ durch Reduktion in den rudimentären Zustand gekommen sei. Diese Annahme hat aber noch niemand wahrscheinlich gemacht. Ohne Beziehung auf höhere Formen würde niemand in dem Entwicklungsgang einer Grünalge wie *Oedogonium*, um bei den Pflanzen zu bleiben, einen „antithetischen“ Generationswechsel entdecken, und wenn wir eine tatsächliche phylogenetische Beziehung im absteigenden Sinn leugnen, müssen wir sagen: *Oedogonium* hat keinen, oder wenn wir wollen,

1) Vgl. z. B. „Die Kultur der Gegenwart“, 4. Abt., 1. Bd., Allgemeine Biologie, 1915. M. Hartmann (S. 293) gegen P. Claußen (S. 479).

2) Organographie, 2. Aufl., S. 415.

hat noch keinen Generationswechsel. Ebensowenig wissen wir von den pennaten Diatomeen, wie sie zu ihrem diploiden Vegetationskörper gekommen sind, der wie ein Tier nur haploide Gameten erzeugt, und so lange wir nicht urteilen können: *Surirella* hat keine ausgebildete haploide Generation mehr, so lange wenigstens müssen wir sagen: auch *Surirella* besitzt keinen Generationswechsel.

Was aber jeder auf geschlechtlichem Weg sich fortpflanzende Organismus mit den Vertretern des Hofmeister'schen Generationswechsels gemein hat, das ist der Wechsel der Zellkernstruktur, der Wechsel eines diploiden und eines haploiden Zustandes. Bei den Archegoniaten u. s. w. fällt der Wechsel der Kernstruktur allerdings mit dem Generationswechsel zusammen. Wir haben uns aber dafür entschieden, dass die beiden Erscheinungen nicht notwendig identisch sind, und brauchen deshalb für den abgetrennten Begriff einen kurzen Terminus. Verschiedene Autoren haben schon das Bedürfnis gefühlt, in solchen Fällen, in denen Generationen sich schwer unterscheiden lassen, statt von Generationen von Phasen zu sprechen; besonders die bequemen Ausdrücke Haplophase und Diplophase sind schon ziemlich gebräuchlich geworden. Danach wäre Generationswechsel eine gewisse Form des Phasenwechsels. Es dürfte sich aber empfehlen, die beiden Begriffe anders zu definieren. Phasenwechsel soll nur soviel sein wie Wechsel des Kernzustandes, also Kernphasenwechsel, oder in internationaler Prägung Alternanz der Karyophasen. Einen Kernphasenwechsel besitzt jeder mit Sexualität begabte Organismus. Generationswechsel dagegen ist eine Erscheinung der äußeren Morphologie, ein Wechsel der Zeugungsart, und Generationswechsel und Kernphasenwechsel bedingen einander keineswegs notwendig. Wir haben schon gesehen, dass ein Kernphasenwechsel vorhanden sein kann, ohne dass ein Generationswechsel ausgebildet ist. Wir werden sehen, dass ein Generationswechsel sich auch innerhalb einer Kernphase abspielen kann, unabhängig von einem ebenfalls vorhandenen Kernphasenwechsel. In zweifellos abgeleiteten Fällen finden wir einen typischen Generationswechsel erhalten, aber den Kernphasenwechsel durch Geschlechtsverlust ganz unterdrückt. Weitaus am häufigsten ist im Pflanzenreich allerdings die Erscheinung, dass der Kernphasenwechsel zusammenfällt mit einem Generationswechsel.

Was alle neuen Untersuchungen bestätigen, ist das Vorhandensein eines Kernphasenwechsels bei sexueller Fortpflanzung. Wo Zygotenbildung ist, muss Reduktionsteilung sein. Das Gesetz folgt mit Notwendigkeit aus der Eigenschaft der Zellkerne, individualisierte Chromatinelemente zu besitzen, und es ist zuerst von Weismann ausgesprochen worden. Wenn Claußen (1915, S. 479) meint, die allgemeine Gültigkeit des Gesetzes sei ein Beweis für die universelle Reichweite der von Hofmeister aufgedeckten Gesetzmäßig-

keiten, so ist dem entschieden zu widersprechen. Hofmeister's Werk ist heute noch herrlich wie am ersten Tag, ohne dass wir ihm fremdes Verdienst zuzuteilen brauchen. Die Geschichte lehrt sogar, dass Hofmeister's Tat für die erste Zeit der Zytologie gar nicht lebendig war. Als die Botaniker, immer getreulich im Kielwasser der Zoologen, die ersten Entdeckungsfahrten in das Reich der Zellkerne unternahmen, wurde schon 1888 die Reduktionsteilung bei der Bildung der Sporen, nicht der Gameten der Blütenpflanzen gefunden. Aber nun schlug nicht etwa wie ein Blitz die Ahnung ein, dass, was im Hofmeister'schen Generationswechsel homolog ist, auch in der Kernstruktur gleichartig sein müsse. Trotzdem die Sporen der Moose und Farne ebenso wie die der Blütenpflanzen immer zu vierten aus einer Mutterzelle hervorgehen, sprach erst 1893 E. Overton die Vermutung aus, dass die Spore allgemein die Grenze zwischen dem diploiden und dem haploiden Zustand bedeute. Nun bedurfte es nur noch der leichten Mühe geschäftiger Techniker, um die Richtigkeit des Königsgedankens zu bestätigen.

Die Zahl der Phasen oder Glieder im Kernphasenwechsel ist immer zwei, entsprechend dem Wechsel eines haploiden und eines diploiden Kernzustandes. Bei den Angiospermen pflegt wohl eine triploide (seltener polyploide) Phase vorzukommen, das Endosperm, das nur in Ausnahmefällen diploid ist wie der Sporophyt. Aber das Endosperm steht außerhalb des Ringes der Phasen, die Entwicklung endigt mit dem Endosperm blind und biegt nicht wieder zu einer anderen Phase zurück, während haploide und diploide Phase zum ewig sich schließenden Ring verknüpft sind. Die diploide Phase reicht von der Zygote bis zu den noch diploiden Zellen bezw. Energiden, in denen die Reduktionsteilung stattfindet, bis zu den Gonenmutterzellen oder Gonotokonten (Lotsy). Zur haploiden Phase gehören sicher die mindestens in Vierzahl auftretenden Zellen bezw. Energiden, in denen die haploide Chromosomenzahl nach den meiotischen Teilungen hergestellt ist, die Gonen (Lotsy); nach dem Urteil wohl der meisten Zytologen schon die beiden Zellen bezw. Energiden, die das Produkt der ersten, heterotypischen Teilung im Gonotokonten sind. Die letzten Zellen bezw. Energiden der Haplophase sind die Gameten. — Die Gonen sind, nebenbei bemerkt, die „Keimzellen“ der Vererbungsliteratur.

Das Wesen des normalen Hofmeister'schen Generationswechsels in seiner uns jetzt bekannten Gänze besteht, wie schon ausgesprochen, darin, dass er mit dem Kernphasenwechsel sich deckt. Es ist nur noch hervorzuheben, dass die Keimzellen der ungeschlechtlichen Generation, die mit der diploiden Phase identisch ist, die Sporen, vom Standpunkt des Kernphasenwechsels als Gonen zu bezeichnen sind. Zur Unterscheidung von anderen Sporenformen

können wir sie schon jetzt Gonosporen³⁾ nennen. Sie treten bei den Archegoniaten, Samenpflanzen, Dictyotaceen in Vierzahl aus dem Gonotokonten hervor, als Tetrasporen. Nach der Ansicht der meisten Zytologen würde eigentlich zur Ausführung der Chromosomenreduktion eine einmalige Teilung des Gonotokontenkerns schon genügen, tatsächlich finden wir (fast?) immer zum mindesten zwei aufeinander folgende Teilungen, also vier Gonen. Eine dritte Teilung erfolgt beinahe immer bei den Ascomyceten, deren Gonotokont, der Ascus, normal acht Sporen bildet; in der Gattung *Taphrina* u. a. vermehren sich die acht Ascosporen im Schlauch durch hefeartige Sprossung auf eine unbestimmte, oft sehr beträchtliche Zahl; bei sehr vielen Gattungen werden die Ascosporen im Ascus zu mehrzelligen Körpern (zusammengesetzten Sporen, de Bary). Zu 8—32 gehen die Zoosporen aus dem Gonotokonten der Braunalge *Aglaoronia* hervor, die als diploide Generation zu *Cutleria* gehört. Den Komplex der Gonen dann, wenn ihre Zahl die Vierzahl übersteigt, als eine erste kleine haploide Generation aufzufassen scheint mir unnötig. Maire allerdings sieht in der Phase der Reduktionsteilungen, also in dem Entwicklungsausschnitt vom Gonotokonten bis zu den Gonen, allgemein eine besondere Generation, den „Protogametophyten“ (vgl. unten S. 367). Aber die Vierteilung des Gonotokonten ist, soviel wir sehen, der kürzeste Weg, der überhaupt vom diploiden Zustand zum haploiden führt, und es heisst die Darstellung und Vergleichung der komplizierteren Erscheinungen nur unnütz erschweren, wenn man auf diesen Durchgangszustand den Generationsbegriff anwendet. Auch wenn die Gonen sich im Gonotokonten durch Äquationsteilungen über die minimale, die Vierzahl hinaus vermehren, werden wir davon absehen, diesem Vorgang bei der Betrachtung der so viel auffälligeren Generationswechslerscheinungen besonderes Gewicht beizulegen. Gonosporen, die zu mehr als vier gebildet werden, können wir Polysporen nennen, nach dem Vorgang von Nägeli, der diesen Namen für gewisse, den Tetrasporen wahrscheinlich homologe Sporen von Florideen (s. unten S. 361) gewählt hat.

Wie das Endosperm der Angiospermen nach seiner triploiden Kernbeschaffenheit eine dritte Phase darstellt, so bezeichnet es nach

3) Klebs (Handwörterb. d. Naturw., 4. Bd., 1913, S. 276) fasst unter Gonosporen eine entwicklungsphysiologisch, nicht morphologisch einheitliche Gruppe von Sporenformen bei den Thallophyten zusammen, nämlich „alle Sporen, die infolge eines verwickelten Bildungsprozesses, häufig vermittelt durch einen geschlechtlichen Vorgang, . . . entstehen, wie die Zygoten der Mucorineen, Oosporen von Saprolegnien, Sporen der Ascomyceten- und Basidiomycetenfrüchte“. Die Gruppe umfasst genau die Sporentypen, die de Bary als Karposporen bezeichnen wollte; denn nach unseren heutigen Kenntnissen sind die Basidiosporen, anders als de Bary glaubte, den Ascosporen homolog. Der Ausdruck Gonospore ist zur Kennzeichnung derjenigen Sporen, die Gonen sind, unentbehrlich.

seinen morphologischen Verhältnissen gegenüber dem Gameto- und dem Sporophyten eine Art von dritter Generation, die noch weniger differenziert ist als der Gametophyt und, soweit bis jetzt bekannt, auch in abgeleiteten Fällen niemals in den Gametophyten zurück- oder zum Sporophyten hinüberführt. Dass bei *Balanophora* der apogam erzeugte Embryo aus dem Endosperm entsteht, hat sich ja nicht bestätigt.

Viele Ascomyceten besitzen neben ihren „Ascusfrüchten“ eine „Nebenfruchtform“, nämlich Sporen, die ohne vorhergehenden Befruchtungsvorgang von dem haploiden Mycel abgegliedert werden. Bei manchen Schimmelpilzen, z. B. *Penicillium*, *Aspergillus*, kommt es vor, dass man gewöhnlich nur die Träger dieser „Konidien“, selten einmal die Ascusfrüchte zu sehen bekommt. Man hat das vielfach so dargestellt, dass einerseits der uns schon bekannte Wechsel zwischen der haploiden geschlechtlichen, Ascogone erzeugenden und der diploiden ungeschlechtlichen, Sporenschläuche bildenden Generation stattfindet („antithetischer“ Generationswechsel), andererseits innerhalb der haploiden Phase ein Wechsel von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen⁴⁾, wobei meistens auf eine geschlechtliche Generation eine größere, mitunter sehr große, aber immer unbestimmte Zahl von ungeschlechtlichen Generationen kommt („homologer“ Generationswechsel). Im gewöhnlichen, entwicklungsgeschichtlichen Sinn sind allerdings die Mycelien jeweils zwischen Ascosporen und Konidien oder zwischen Konidien und Konidien eine Generation. Aber der Unterschied zwischen den nur Konidien tragenden und den Ascusfrüchte erzeugenden Mycelien hat mit einem Generationswechsel im Sinn der vergleichenden Morphologie nichts zu tun. Ein und dasselbe Mycel bildet oft, z. B. bei den Mehлтаupilzen ganz regelmäßig, erst Konidienträger und dann Ascogone; die Konidien sind also ein Vermehrungsmittel der geschlechtlichen Generation. Von der Gonospore, der Ascospore, führt der Weg wieder zu den Geschlechtsorganen keineswegs notwendig über den Konidienzustand. Es müssen keineswegs notwendig einige ungeschlechtliche haploide „Generationen“ durchlaufen werden, bis eine Erscheinungsform auftritt, die endlich wieder Geschlechtsorgane bildet. Jedes Konidien tragende Mycel ist, auch wenn es keine Geschlechtsorgane bildet, als potentieller Gametophyt anzusehen, und bei geeigneter Wahl der Lebensbedingungen wird es immer gelingen, das aus der Ascospore hervorgegangene Mycel gleich wieder zur Bildung von Geschlechtsorganen zu bringen⁵⁾.

4) Über die Ablehnung dieser Auffassung vgl. Klebs, Über den Generationswechsel der Thallophyten, Biolog. Centralbl. 1899, 14. Jahrg, S. 209.

5) Sehr fraglich erscheint das allerdings bei der parasitischen *Sclerotinia heteroica*, bei der eine regelmäßige Alternanz eines Konidienzustandes und einer Ascusfrüchte erzeugenden Generation im Zusammenhang mit einem obligaten Wirtwechsel, also sicher in einer sehr stabilen Form, vorliegt; vgl. unten S. 365.

Das Mycel braucht, um den wichtigsten zyklischen Lebensvorgang, den Kernphasenwechsel, durchzumachen, nur zwei Keimzellstadien zu durchlaufen, nämlich die Zygote (im befruchteten Ascogon) und die Gonospore. Diese beiden Keimzellstadien sind für die Abwicklung des Kernphasenwechsels notwendig, die Konidien sind überflüssig. Vergleichen wir nur die beiden Sporenformen, so können wir die Ascosporen vom Standpunkt des Generations- und Kernphasenwechsels als obligate, die Konidien als fakultative ungeschlechtlich erzeugte Keimzellen bezeichnen. Wir werden demselben Unterschied zwischen den Sporenformen auch bei anderen Thallophyten wieder begegnen, und nach den bis jetzt vorliegenden Erfahrungen können wir sogar sagen: ungeschlechtlich erzeugte Keimzellen, die genau die erzeugende Erscheinungsform reproduzieren, sind immer fakultativ, stehen außerhalb des Ringes der Kernphasen und der Generationen.

Dass auch der Sporophyt eines archegoniaten Gewächses ein „potentieller Gametophyt“ sein kann, zeigen die Marchal'schen Laubmoose und Goebel's Prothalliumregenerationen an den Primärblättern von Farnen. Aber die morphotische Induktion der Erscheinungsformen im regulären Generationswechsel ist doch außerordentlich, wenn auch nicht absolut stabil, während die geschlechtlichen und ungeschlechtlichen „Generationen“ vieler Thallophyten in den Händen von Klebs wie Wachs geworden sind.

Es erscheint nun im Interesse einer leicht zu handhabenden, den neuen Erkenntnissen Rechnung tragenden Terminologie dringend nötig obligate und fakultative Sporenformen verschieden zu benennen. Nach de Bary soll Sachs⁶⁾ vorgeschlagen haben, Sporen nur diejenigen Keimzellen der Thallophyten zu nennen, die den Sporen der Archegoniaten homolog sind, alle anderen als Gonidien zu bezeichnen; dass das nicht ganz die Umgrenzung des Sporenbegriffs im Sinn von Sachs wiedergibt, wird unten bei der Auseinandersetzung über die Termini Oospore u. s. w. zu erörtern sein (S. 359). De Bary⁷⁾ hat den Vorschlag, wie er ihn auffasst, hauptsächlich deshalb abgelehnt, weil es zu seiner Zeit noch nicht möglich war, die Homologien ausfindig zu machen; immerhin stellt er innerhalb des weit gefassten Sporenbegriffs die Gonidien den Karposporen (und den Basidiosporen, die nach unserer jetzigen Kenntnis seinen Karposporen zuzurechnen sind) gegenüber. Wir Heutigen sind in diesen Fragen in einer viel besseren Lage und haben die Pflicht, die Bezeichnungen zeitgemäß zu reformieren. Als allgemeinste, im einzelnen Fall provisorische Benennung für sämtliche Formen ungeschlechtlich erzeugter Keimzellen wird Spore wohl bei-

6) Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., 1874, S. 237.

7) De Bary, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. 1884, S. 139.

behalten werden können. Sporen im engeren Sinn sollen aber, um einen Vorschlag zu machen, alle obligaten ungeschlechtlich erzeugten Keimzellen heißen; darunter fallen nicht nur die uns schon bekannten Gonosporen, sondern auch andere Fortpflanzungszellen, die wir bald kennen lernen werden. Gonidien sollen alle fakultativen Fortpflanzungs- bzw. Keimzellen genannt sein; sie sind selbstverständlich immer ungeschlechtlich und damit ohne weiteres keimfähig, weil die Gameten bzw. Zygoten überall als obligat zu gelten haben. Die Sporen führen nach dieser Definition immer von einer Generation (im Sinn der vergleichenden Morphologie) zu einer anderen hinüber, oder beim Fehlen eines Generationswechsels wenigstens von einer Kernphase zu der anderen (und zwar immer von der diploiden zur haploiden). Die Gonidien reproduzieren nur die Erscheinungsform, von der sie selber gebildet sind, sie finden sich deshalb auch bei geschlechtslosen Thallophyten, denen Sporen sensu stricto durchaus abgehen.

Die Wahl des Wortes Gonidium (Neutrum bei Sachs wie bei den älteren Autoren) bedarf keiner Rechtfertigung. Es sagt was es sagen soll, nämlich Fortpflanzungszelle, es ist alt, und es ist neuerdings besonders von den Florideenforschern wieder aufgegriffen worden. Als Bezeichnung für die Algenzellen im Flechtenthallus sollte das Wort endgültig verschwinden, weil es hier nur einen historisch gewordenen Irrtum konserviert. Paraspore (nach Schmitz) würde den Begriff der fakultativen, der Nebenfruchtform unmittelbar zum Ausdruck bringen, würde aber in der Handhabung (bei Zusammensetzungen) zu schwerfällig. Die leider viel zu ähnlich klingende Vokabel Konidium wird sich kaum mehr außer Gebrauch bringen lassen. Die Trennung der Sporenformen in oberflächlich abgeschnürte „Konidien“ und in eigentliche Sporen, die im Innern von Sporangien entstehen, ist für unsere heutigen Kenntnisse allerdings so oberflächlich wie nur möglich. Soll die Art der Entstehung ausgedrückt werden, so kann man die „Konidien“ von *Penicillium* Ektogonidien nennen, die „Sporangiosporen“ eines *Mucor* entsprechend Entogonidien⁸⁾. In beiden Fällen handelt es sich außerdem um Haplogonidien.

Der Hofmeister'sche Generationswechsel kann nun in abgeleiteten Fällen unter völliger Ausschaltung des Kernphasenwechsels ablaufen; diese Erfahrung allein zwingt schon zu einer Trennung der beiden Begriffe. Der Kernphasenwechsel wird beseitigt durch Verlust des Geschlechtsvorgangs. Die verschiedenen Modalitäten des Geschlechtsverlustes sind von Winkler⁹⁾ mit sehr klarer und kon-

8) Sachs sagt Endogonidien. Vuillemin (Progr. Rei Botan. 1908, 2. Bd., S. 104) wählt aber Entospore als Gegensatz von Ektospore, weil Endospore zu sehr an Endosporium (Gegensatz Exosporium) anklingt, vor allem für den Franzosen.

9) Winkler, Über Apogamie und Parthenogenesis im Pflanzenreiche. Progr. Rei Botan., 1908, 2. Bd. Ebenso im Handwörterb. d. Naturw., 1913, 4. Bd., S. 265.

sequenter Begriffsbildung, aber mit einer für unsere jetzige Kenntnis der Pilze nicht mehr recht passenden Wahl der Termini dargestellt worden. Geschlechtsverlust im allgemeinen Sinn nennt Winkler Apomixis; diese wird gegliedert in Parthenogenesis, das ist apomiktische Entwicklung einer (bei vielzelligen Formen morphologisch differenzierten) Geschlechtszelle¹⁰⁾, und Apogamie, das ist apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten (besonders bei Farnen). Nun sagt Gamie aber so viel wie Paarung, Mixis ist Mischung, Verschmelzung. Wir wissen, dass bei den höheren Pilzen allgemein der Geschlechtsvorgang zunächst in einer Kernpaarung besteht, auf die ganz spät erst die Kernverschmelzung folgt. Dieser zweite Schritt bleibt sogar ganz aus bei gewissen Uredineen (Arten von *Endophyllum*), bei denen entweder die Kernpaare der Diplophase in der keimenden Äcidiospore zum Zweck der Gonenbildung einfach in ihre Elemente zerlegt werden, ohne vorher zum diploiden Kern verschmolzen zu sein, oder immer ein Kern des Dikaryon zugrunde geht; die denkbar einfachste Art der Meiose. Wir finden hier Gamie ohne Mixis, oder, um mit Maire¹¹⁾ zu sprechen, Apomixis. Auf das Ausbleiben der Mixis wird logischerweise nur dann hingewiesen, wenn Gamie vorhanden ist; dass die Mixis fehlt, wenn nicht einmal das vorbereitende Stadium durchlaufen wird, versteht sich von selber. Sehen wir in der Gamie den eigentlichen Geschlechtsvorgang, so bleibt für den Geschlechtsverlust kein anderes Wort als Apogamie; der Terminus wird also in seine alten Rechte von de Bary's Gnaden wieder eingesetzt. Apomixis (nach Maire) hat mit Geschlechtsverlust nichts zu tun und scheint eine sehr seltene Erscheinung zu sein. Parthenogenesis ist ein Unterbegriff von Apogamie, im übrigen so zu definieren wie oben zu lesen. Bei der Erscheinung, die Winkler Apogamie nennt, fehlt wie bei der Parthenogenesis allerdings die Gamie, aber zum besonderen Ausdruck soll das Fehlen differenzierter Geschlechtszellen, Gameten kommen. Diese letztere Eigentümlichkeit könnte hervorgehoben werden durch die Bezeichnung Apogametie, und dass es sich dabei zugleich um Apogamie handelt, ist durch den Gleichklang wohl genügend deutlich gemacht.

10) Winkler sagt apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus einem Ei. Parthenogenesis kommt aber auch bei solchen Formen vor, denen wir einen Generationswechsel absprechen. Die Zygote, und entsprechend auch die Parthenospore, von *Spirogyra* z. B. erkennen wir nicht als Sporophyten an. Auch Eier besitzt *Spirogyra* nicht.

11) Maire, in Progr. Rei Bot., 1913, Bd. 4, S. 118. — Fast noch weiter als Winkler geht in der Unterordnung des Begriffs der Gamie unter den der Mixis M. Hartmann, in „Autogamie bei Protisten“; Archiv f. Protistenkunde, 1909, Bd. 14; auch Jena 1909. — In verschiedenen Punkten weicht von der Winkler'schen Terminologie auch die von Guilliermond ab, in Progr. Rei Bot. 1913, Bd. 4, S. 461.

Die normale Form des Geschlechtsvorgangs nennt Winkler im Anschluss an die Zoologen Amphimixis¹²⁾, und von hier aus ist er dazu gekommen den Geschlechtsverlust als Apomixis zu bezeichnen. Dagegen ist geltend zu machen, dass bei den höheren Pilzen die ganze Diplophase mit Ausnahme der Gonotokonten dikaryotisch, nicht synkaryotisch ist, d. h. dass sie Kernpaare besitzt, in denen die Mixis noch nicht eingetreten ist; das System der ascogenen Hyphen von *Pyronema*, der Sporophyt, entsteht durch Amphigamie, nicht durch Amphimixis. Bei der Amphigamie sind differenzierte Geschlechtszellen bzw. Geschlechtsorgane vorhanden, die Paarung eingehen; folgt der Gamie gleich die Kernverschmelzung, was ja der gewöhnliche Fall ist, so steht der Anwendung des Wortes Amphimixis nichts im Weg.

Bei gewissen Ascomyceten paaren sich die Kerne eines morphologisch als weiblich differenzierten, vielkernigen Organs. Es liegt vermutlich Parthenogamie vor, nicht Parthenomixis, wie Winkler sagt. Denn bis die Kernpaare — und um solche, nicht um diploide Kerne wird es sich wohl auch hier handeln — eines höheren Ascomyceten endlich zur Mixis kommen, haben sie vergessen, ob sie aus einem oder aus zwei Geschlechtsorganen stammen.

Am Prothallium des Farnes *Polystichum pseudomas* geht der Sporophyt aus verschmolzenen vegetativen Zellen hervor, nicht aus dem befruchteten Ei. Die Entdecker haben die Erscheinung Pseudapogamie genannt, was einen guten Sinn hat, weil man die Form zunächst natürlich für apogam (nach unserer Ausdrucksweise genauer für apogametisch) hielt. Winkler macht daraus Pseudomixis; das Wort ist unglücklich gewählt, weil keineswegs die Mixis unecht ist, nur die verschmelzenden Zellen keine echten Gameten sind. Entsprechende Vorgänge sind bei den Pilzen (Ascomyceten, Uredineen) nicht selten; hier liegt natürlich Gamie, nicht Mixis vor. Weil die differenzierten Gameten bzw. Gametangien durch gewöhnliche vegetative, somatische Zellen vertreten sind, können wir die Anomalie am besten Somatogamie nennen. Bei den Farnen ist es dann möglich, von Somatomixis zu reden, weil die Kerne gleich verschmelzen, doch versteht sich das bei einem archegoniaten Gewächs von selbst.

Die allerrudimentärste Art der Herstellung des diploiden Zustandes treffen wir bei Basidiomyceten wie *Hypochnus* (nach Kniep). Die Gonospore wird hier durch Kernteilung zweikernig, und die sämtlichen Zellen des Mycel bleiben paarkernig bis zur Mixis in der jungen Basidie. Mixis ist hier vorhanden, aber zu Beginn des diploiden Zustandes keine eigentliche Gamie, nicht die Paarung ge-

12) Der Terminus gehört ursprünglich der Vererbungs- und Abstammungstheorie, nicht der Morphologie an.

trennt gewesener Kerne. Hier liegt nichts als eine Verdoppelung des Chromatinbestandes der Zelle vor, das eigentliche Gegenstück zur Meiose, also wenn wir wollen die Diplose.

Als ganz neutraler Ausdruck, eben als Korrelat von Meiose, ist der Begriff der Diplose vielleicht auch brauchbar, wenigstens für die Darstellung des Kernphasenwechsels. Der diploide Zustand wird ja, wie wir gesehen haben, nicht immer durch eine der Formen der Gamie hergestellt. Im engeren Sinn kann dann Diplose für den Typus *Hypochmus* — ob der Vorgang in der Spore oder in späteren Zellen des Mycels, wie vielleicht bei anderen Basidiomyceten, sich abspielt, ist natürlich nicht von Belang — verwendet werden. Apodiplose für Verlust der Chromosomenverdoppelung ist überflüssig, weil wir diesen Verlust von der Gamie herleiten — ebenso wie die Diplose sensu stricto — und deshalb als Apogamie bezeichnen.

Mit Rücksicht auf den Generationswechsel unterscheiden wir innerhalb der Apogamie zunächst Parthenogenesis und Apogametie. Die erstere lässt den Generationswechsel ganz unberührt, wo er vorhanden ist, und kann auch beim Fehlen eines solchen eintreten (*Spirogyra*, *Chara*). Die letztere kann nur vorkommen, wo ein Generationswechsel ausgebildet ist, und verwischt die Grenze des Gametophyten gegen den Sporophyten.

Für den Kernphasenwechsel ist es gleichgültig, ob differenzierte Gameten vorhanden sind oder nicht, wesentlich ist aber, mit welcher Chromosomenzahl bei Apogamie die Entwicklung, also gegebenenfalls der Generationswechsel durchgeführt wird, ob mit der haploiden oder mit der diploiden. Winkler unterscheidet innerhalb der Parthenogenesis und innerhalb seiner Apogamie (unserer Apogametie) je eine somatische Form, wenn die Chromosomenzahl diploid ist, und eine generative Form, wenn die Zahl haploid ist. In diesem Gebrauch des Begriffes Soma kommt die umgekehrte Tendenz zum Ausdruck wie die, welche einer *Spirogyra* und einem Metazoon einen Generationswechsel zuerkennen möchte. Denn hier wird der Entwicklungsgang eines Mooses auf das Schema der Metazoenentwicklung gebracht, dem Moosstämmchen deshalb, weil es haploid ist, ein Soma abgesprochen. Schon in der oben getroffenen Wahl des Ausdrucks Somatogamie ist ausgesprochen, dass wir Winkler hierin nicht folgen können; ein Soma, einen Leib, einen aus früher oder später ausgewachsenen Zellen bestehenden Vegetationskörper im Gegensatz mindestens zu den Fortpflanzungszellen (Pfeffer verwendet somatisch sogar als Gegensatz zu embryonal, ebenso Jost) kann auch eine haploide Erscheinungsform haben. Hartmann hat diesen Teil der Winkler'schen Nomenklatur ebenfalls abgelehnt, und wir sprechen mit ihm von diploider und haploider Apogamie.

Das Unterbleiben der Reduktionsteilung, das bei habitueller Apogamie notwendig eintreten muss, ist, soviel mir bekannt, noch nicht mit einem kurzen Terminus belegt worden. Das Wort, das sich für den längst vorhandenen Begriff von selber einstellt, ist Apomeiose. Die Keimzellen, d. h. die Sporen, können bei Apomeiose noch vollkommen ausdifferenziert werden, wie z. B. bei der habituell parthenogenetischen *Marsilia Drummondii*, wo sie sich von normalen Gonosporen durch nichts als durch die diploide Kernbeschaffenheit unterscheiden, auch in Tetraden aus den Sporen-mutterzellen hervorgehen. Ebenso zerlegt sich bei den parthenogenetischen Alchemillen die Embryosackmutterzelle, wenn auch auf apomeiotischem Weg, in vier Megasporen¹³⁾, von denen eine zum diploiden Embryosack, also zum Megaprothallium wird. In anderen Fällen tritt aber die Apomeiose als Sporenverlust auf, als Aposporie, wobei der Gametophyt aus vegetativen Zellen des Sporophyten hervorgeht, ohne den Umweg über die Spore. Die Aposporie steht also zur apomeiotischen Sporenbildung im selben Verhältnis wie die Apogamie zur Parthenogenese; die Aposporie verwischt die Grenze des Sporophyten gegen den Gametophyten. Bei experimentell erzeugter Aposporie an Farnprimärblättern kommen sogar ausgesprochene Mittelbildungen zwischen Blatt und Prothallium vor.

Bei habitueller Ausbildung sind Apogamie und Apomeiose natürlich immer miteinander verknüpft. Wenn aber festgestellt werden kann, ob die vorhandene Chromosomenzahl die haploide oder die diploide ist, lässt sich mit aller Sicherheit darauf schließen, auf welchem Weg die Anomalie erworben worden ist. Bei diploider Apogamie ist augenscheinlich primär die Meiose ausgefallen, und die Apomeiose hat Apogamie im Gefolge gehabt. Bei haploider Apogamie ist der primäre Verlust der der Gamie, und auf die Apogamie ist die Apomeiose gefolgt.

Eine besonders merkwürdige Abwandlung des Generationswechselschemas ist von Miss Allen und von Steil für einige Farne beschrieben worden. Der Sporophyt der betreffenden Formen entwickelt sich apogametisch, aus vegetativen Zellen des Prothallium, und zwar mit der haploiden Chromosomenzahl. In den jungen Sporangien sollen aber die Zellen, die sonst den sporogenen Komplex darstellen, paarweise kopulieren, und die so gebildeten Zygoten sollen als Sporenmutterzellen fungieren, unter Reduktionsteilung die Sporen liefern. Hier ist nicht bloß der Generationswechsel, sondern auch der Kernphasenwechsel bewahrt, aber das Verhältnis zwischen den beiden zyklischen Vorgängen ist gegenüber dem nor-

13) In Deutschland ist noch immer das falsch gebildete Wort Makrospore als Gegensatz von Mikrospore gebräuchlich.

malen tief verändert. Der „Sporophyt“ ist ja noch haploid wie der „Gametophyt“ und erzeugt auf dem Weg der Somatogamie die Gonotokonten, die allein die diploide Phase repräsentieren. Das Prothallium ist apogam geworden, die Gamie ist auf die Farnpflanze übergegangen, die aber zugleich als echter Sporophyt die meiotische Sporenbildung bewahrt.

Das Fehlen eines Generationswechsels bei normalem Kernphasenwechsel und diploidem Soma ist das typische Verhalten der Metazoen. Die Gonen, die hier Gameten sind — also wenn wir wollen die Gonogameten —, als Repräsentanten einer haploiden Generation hinzustellen ist gezwungen. Der Gonotokont stellt die Gameten, die notwendig haploid sein müssen, auf dem, wie wir gesehen haben, kürzesten Weg her, der überhaupt möglich ist, und diese haploiden Elemente fallen mit der Befruchtung gleich wieder auf den diploiden Zustand zurück. Ebenso scheinen sich unter den einzelligen Algen (denen ein eigentliches Soma natürlich fehlt) die pennaten Diatomeen zu verhalten. In den zur Kopulation sich anschickenden Zellen macht der Kern die Reifeteilungen durch. Ein Fall, in dem alle 4 Gonenzellen ausgebildet werden und als Gameten fungieren, ist noch nicht bekannt; er wäre das Gegenstück zu der grünen Konjugate *Cylindrocystis* (vgl. unten). Zwei Gonen bleiben als Gameten erhalten bei *Rhopalodia* (Gegenstück die grüne Konjugate *Closterium*). Eine einzige funktionierende Gone endlich findet sich bei *Surirella* (Gegenstück *Spirogyra*). — Unter den Hymenomyceten sind hier die Formen zu nennen, bei denen wie bei *Hypochnus* das Mycel von der zweikernigen Basidiospore an paarkernig ist; dass die haploide Generation hier durch Reduktion verloren gegangen ist, unterliegt kaum einem Zweifel. Bei den Fucaceen unter den Braunalgen finden wir die Besonderheit, dass die Gametangien des diploiden Vegetationskörpers, welche Gonotokonten sind, nicht vier Gonen erzeugen, sondern mehr. Die Oogonien bilden acht Eier, die Antheridien gar 64 Spermatozoiden (bei *Fucus*). Die Wahrscheinlichkeit, dass die haploide Phase bei *Fucus* und seinen Verwandten in reduziertem, nicht in primitivem Zustand vorliegt, ist nach verschiedenen Anzeichen recht groß; die Zahl der fertig ausgebildeten Eier ist bei den meisten Gattungen auf 4, 2 oder 1 reduziert, während die 8 Kerne noch überall gebildet werden (Richtungskörper!), und im Oogonium tritt nach der Tetradenteilung, vor der letzten, dritten Mitose, eine Pause ein. Aber in dem Zustand, wie wir ihn jetzt vor uns sehen, finden wir eben keinen Generationswechsel, und wenn wir alle phylogenetischen Phantasien beiseite lassen, können wir die Vermehrung der Gonen über die Vierzahl hinaus ungezwungen mit der Bildung der Polysporen von *Cutleria-Aglaoxonia* in Parallele setzen. Sporen fehlen bei den Fucaceen natürlich, desgleichen, was sich nicht von selber versteht, Gonidien.

Fehlen eines Generationswechsels bei normalem Kernphasenwechsel und haploidem Vegetationskörper finden wir bei vielen grünen Algen und bei den Phycomyceten. Die diploide Phase ist allein durch die Zygote dargestellt, die bei der Keimung gleich in Reduktionsteilung eintritt. Die Mucorineen unter den Algenpilzen haben polyenergide Gameten und ebensolche Zygoten; man hat deswegen hier von Cönogameten und Cönozygoten gesprochen, während wir Gonen im Sinn des Kernphasenwechsels in den haploiden Energiden des aus der Zygote hervorgehenden Keimmycels zu sehen haben, Gameten in den haploiden Energiden der kopulierenden Myceläste, und Zygoten in den diploiden Energiden der Cönozygote. Weil die Zygote aller dieser Thallophyten sich unmittelbar in den Gonotokonten umwandelt, können wir sie Tokozygote (statt Gonotokozygote) nennen.

Die Formen, deren Tokozygote bei der Keimung gewöhnliche vegetative Zellen liefert, erscheinen als das genaue haploide Gegenstück zu den diploiden Diatomeen. Die Zygote der grünen Mesotäniaceen (z. B. *Cylindrocystis*) gibt als Gonen vier vegetative Einzelzellen, die wir zum Unterschied von Gonogameten und Gonosporen als Gonocyten bezeichnen können. Die Zygote von *Spirogyra* dagegen keimt zu einer einzigen Fadenzelle (Gonocyte) aus, in der von den vier Gonenkernen nur einer am Leben bleibt. *Vaucheria* und *Chara* verhalten sich äußerlich ähnlich wie *Spirogyra*. Einen wesentlichen Unterschied gegenüber diesen Formen wollen aber Oltmanns¹⁴⁾ und Wille in der Keimungsweise der Zygoten von *Oedogonium* und *Bulbochaete* sehen. Die Zygote zerlegt sich hier nämlich in vier Schwärmsporen, und diese sollen eine vegetative Zwerggeneration darstellen, eine Art winzigen Sporophyten, wenn auch haploider Natur. Es würde ein Generationswechsel innerhalb der haploiden Phase bestehen, wobei die Schwärmertetrade die obligat ungeschlechtliche, der aus einem Schwärmer hervorgehende Zellfaden die (wenigstens potentiell) geschlechtliche Generation repräsentierte. Mit genau demselben Recht müssten wir aber dann die Sporentetrade eines Mooses als selbständige Zwischengeneration zwischen Sporophyt und Gametophyt gelten lassen, und das haben wir oben aus Gründen der Zweckmäßigkeit abgelehnt. Die vier Schwärmer sind, wenn wir konsequent sein wollen, nicht als Komplex zu betrachten, sondern einzeln; jeder für sich ist die erste Zelle eines haploiden, potentiell geschlechtlichen Thallus. Sie entsprechen, so genau als das möglich ist, den Sporen der Moose und sind nach unserer Definition echte Sporen, insofern sie als Gonen von der diploiden Phase zur haploiden hinüberleiten. Vermutlich ist die Keimungsart der Zygote von *Oedogonium* (desgleichen von *Hydro-*

14) Noch im Handwörterbuch d. Naturw., 4. Bd., 1913, S. 178.

dictyon, *Sphaeroplea*), wobei zwei Keimzellformen, nämlich Zygote und Gonosporen, dicht aufeinander stoßen, ebenso primitiv wie die Keimungsweise von *Cylindrocystis*, bei der entsprechend der Einzelligkeit des Vegetationskörpers nur die Gonosporen durch Gonocyten ersetzt sind. Abgeleitet dagegen dürfte das Auftreten eines einzigen Keimlings sein. Es scheint mir deshalb nicht angängig, nach dem Vorgang von Sachs mit Oltmanns¹⁵⁾ zu sagen, dass der Prozess der Schwärmerbildung bei *Oedogonium* u. s. w. sich „als Einschaltung eines neuen Gliedes in den Entwicklungsgang der fraglichen Algen“ darstellt. Die Ausbildung der Gonen in Schwärmerform ist irrelevant; wir sehen ja, dass bei *Oedogonium* so ziemlich jede Fadenzelle, selbst der Inhalt des noch einzelligen, eben aus einer ungeschlechtlichen Schwärmzelle gebildeten Keimfadens als Schwärmer ausschlüpfen kann. Bei *Ulothrix* sollen die Gonen (nach Klebs) als vier unbewegliche Zellen aus der Zygote kommen; ob man in diesen Keimlingen Gonocyten oder Gonosporen sehen will, ist Geschmackssache. Wesentlich ist die allem Anschein nach ursprüngliche Vierzahl. Von dem primitiven Typus *Cylindrocystis* führt die Reduktion zunächst zu *Closterium* mit zwei Keimlingen und zwei zugrunde gehenden Gonenkernen, und weiter hinunter zu *Spirogyra* mit einem einzigen funktionierenden Gonenkern. Von dem ebenfalls primitiven Typus *Oedogonium* führt die Amplifikation hinauf zu *Colochaete*, von der noch die Rede sein wird. Das dürfte wohl die einfachste Art sein, die betreffenden Formen untereinander zu verknüpfen. — Das Verhalten des Zygotenkerns von *Vaucheria*, *Dasycladus*, *Chara* u. s. w. kennen wir noch nicht, aber wenigstens für die zwitterigen Arten von *Vaucheria* erscheint es nicht unmöglich, dass der später sicher vielkernig werdende Keimschlauch gleich von Anfang an alle vier Gonenkerne in teilungsfähigem Zustand in sich aufnimmt; dass bei der diözischen *Vaucheria dichotoma* mehr als ein Gonenkern funktioniert, ist allerdings sehr unwahrscheinlich (vgl. unten die Ausführungen über *Phycomyces*, S. 357).

Wille¹⁶⁾ erkennt *Oedogonium* noch eine zweite Form von Generationswechsel zu, nämlich die Alternanz von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fadengenerationen, wie sie auch bei anderen Grünalgen weitverbreitet ist. Ebenso spricht Hartmann¹⁷⁾ bei *Volvox* von einem „primären Generationswechsel“, der mit dem Hofmeister'schen Generationswechsel der höheren Pflanzen identisch sein soll. Für diese Erscheinungen wäre das zu wiederholen, was oben über die ungeschlechtliche Vermehrung von *Penicillium* u. s. w. gesagt

15) Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen, 2. Bd., S. 270.

16) „Natürliche Pflanzenfamilien“, Nachträge zum I. Teil, 2. Abt., 1911, S. 14.

17) M. Hartmann, Die Fortpflanzungsweisen der Organismen. Biol. Centralbl. 1904, 24. Jahrg., S. 32. — Vgl. aber hierzu die Nachschrift S. 371.

worden ist¹⁸⁾. Es handelt sich hier nur um Vermehrung der (potentiell oder manifest) geschlechtlichen Erscheinungsform. Die Keimzellen, die diese Vermehrung vermitteln, sind demnach als Haplogonidien zu bezeichnen; bei *Volvox* hat man schon von „Parthenogonidien“ gesprochen. Bei *Oedogonium* und vielen anderen Grünalgen treten sie als Schwärmer, als Zoogonidien auf. *Vaucheria* hat große polyenergide Schwärmer, die wir, nach Analogie von Cönogamet u. s. w., Cönozoogonidien nennen könnten. — *Volvox* soll übrigens nach M. Hartmann (l. c. S. 37) bei der Eibildung Reifungserscheinungen erkennen lassen, also einen diploiden Vegetationskörper besitzen. Eine genauere Beschreibung dieser Vorgänge scheint aber nicht veröffentlicht worden zu sein, und für den Botaniker, der in *Volvox* eine Grünalge, nicht ein Protozoon zu sehen gewohnt ist, klingt die Angabe nicht sehr wahrscheinlich.

Wo der ganze Vegetationskörper einzellig ist, wie bei den Desmidiaceen, finden wir unter normalen Bedingungen immer eine größere oder kleinere Zahl von ungeschlechtlichen Zellgenerationen zwischen den Gonen und der Zygote. Dass besonders die Gonen selber, etwa bei *Cylindrocystis*, einer Kopulation stark abgeneigt sind, ist recht wahrscheinlich; sie könnten ja durch ihre Nachbarschaft mit der Zygote irgendwie physiologisch induziert sein, ähnlich wie die Primärblätter eines Farns, wohl infolge der Nachbarschaft mit dem Prothallium, ein anderes Regenerationsvermögen besitzen als die entfernteren Folgeblätter. Aber ebenso wahrscheinlich ist, dass es durch geeignete Behandlung glücken wird, diese Induktion zu beseitigen. Es geht also wohl an, alle diese haploiden Einzelzellen als potentielle Gameten, oder wenn wir sie als Individuen respektieren, als potentielle Gamonten¹⁹⁾ anzusehen. Sollte das Experiment nie gelingen, so können wir die Individuennatur der Zellen in den Hintergrund schieben und das obligate Auftreten von Agamonten vor den Gamonten mit der Differenzierung der Zellen im Thallus einer vielzelligen Alge in Parallele setzen. Auf jeden Fall ist es ganz unzweckmäßig, ein solches, in der Zahl der Schritte nie streng geregeltes Abwechseln von ungeschlechtlich und geschlechtlich sich verhaltenden, im übrigen morphologisch identischen Individuen dem Begriff des Generationswechsels, wie wir ihn bisher gebraucht haben, als der streng gesetzmäßigen Alternanz gegensätzlicher Erscheinungsformen, unterzuordnen. — Ganz analoge

18) Vgl. auch hier die oben zitierte Arbeit von Klebs, 1899.

19) Der Ausdruck Gamont (Hartmann, 1904, S. 25) ist sehr bequem für ein geschlechtliches Individuum, das wir nicht Gametophyt nennen wollen oder können. Es ist ja üblich und auch empfehlenswert, Gametophyt nur als Korrelat von Sporophyt anzuwenden, also zu vermeiden beim Fehlen eines Generationswechsels. Agamont ist das ungeschlechtliche Individuum, das aber in vielen Fällen als potentieller Gamont angesehen werden muss.

Erscheinungen treffen wir in der diploiden Phase bei den pennaten Diatomeen, und unter den Protozoen z. B. bei den Infusorien. Während Korschelt²⁰⁾ hier wie Hartmann von Generationswechsel spricht, lehnt Doflein²¹⁾ die Bezeichnung ab.

Einen echten Generationswechsel, allerdings ganz besonderer Art, besitzen aber gewisse Spezies von *Oedogonium* und die nächstverwandte Gattung *Bulbochaete* im männlichen Geschlecht. Die männlichen Gameten werden hier nämlich nicht von den gewöhnlichen Zellfäden gebildet, sondern diese erzeugen neben den Oogonien zunächst bewegliche „Androsporen“, die sich, meist in der Nähe der Oogonien, festsetzen und zu Spermatozoiden erzeugenden Zwergmännchen auswachsen. Diese Androsporen sind obligate Haplosporen. Der zwitterige Vegetationskörper erzeugt nur die weiblichen Gameten auf dem geraden Weg, statt der männlichen Gameten bildet er aus besonderen Keimzellen männliche Gamonten, die selbständig werden und dem potentiell zwitterigen, der Funktion nach weiblichen Mutterfaden als gleichgeordnet gegenübertreten, so wie sonst männliche und weibliche Individuen, die aus verschiedenen, gleichgeordneten Keimzellen hervorgegangen sind, nebeneinander stehen.

Wir stoßen damit auf das Problem der Geschlechtsdifferenzierung, dem wir bis jetzt aus dem Weg gegangen sind, aber in dem besonderen Fall nicht ausweichen können. Es spielt im Generations- und Kernphasenwechsel der Pflanzen nirgends entfernt dieselbe Rolle wie bei manchen Tieren, und es wird bei der Darstellung des pflanzlichen Generationswechsels häufig gar nicht berührt²²⁾. Tatsächlich werden bei allen diözischen Gewächsen die zyklischen Erscheinungen gegenüber denen bei den zwitterigen erheblich kompliziert. Außer dem Hintereinander der Phasen und Generationen gibt es bei den Diözischen noch ein Nebeneinander der gleichgeordneten Zustände von Männchen und Weibchen, die Kette verzweigt sich streckenweise, oder es laufen gar, bei den auch im diploiden Zustand streng diözischen Formen, zwei Ketten dauernd getrennt nebeneinander her, um nur die Gameten kreuzweise auszutauschen²³⁾. Gegenüber den tiefgreifenden Unterschieden zwischen haploider und diploider Kernstruktur, zwischen geschlechtlicher und unge-

20) Korschelt, Handwörterbuch der Naturw., 4. Bd., S. 307.

21) Doflein, Lehrbuch der Protozoenkunde, 3. Aufl., S. 223, 225.

22) Anders z. B. bei J. Bonnet (Reproduction sexuée et alternance des générations chez les Algues, Progr. Rei Bot. 1915, 5. Bd., 1. Heft), der in seinen graphischen Schemata auch die Geschlechtsverhältnisse berücksichtigt.

23) In nicht sehr glücklicher Weise sind diese Verhältnisse bei Burgeff dargestellt, in „Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erbllichkeit bei *Phycomyces nitens*“. Habilitationsschrift, Jena 1915, S. 74 ff. Auch Flora 1915, Bd. 108, S. 426 ff. — Auf gewisse terminologische Vorschläge (z. B. Definition des Gametenbegriffs) einzugehen, dürfte nicht nötig sein, weil sie schwerlich Zustimmung finden werden.

schlechtlicher Fortpflanzungsweise erscheint aber der Gegensatz der Geschlechter so geringfügig, dass er bei der Vergleichung weit verschiedener Organisationstypen mit Fug und Recht vernachlässigt wird. Bei den „gynandrosporischen“ Ödogoniaceen drängt sich dagegen die Geschlechtsdifferenzierung in die einfache Kette der Fortpflanzungserscheinungen ein. Das kollaterale Verhältnis zwischen Männchen und Weibchen entsteht durch Umformung des serialen Verhältnisses zwischen Erzeuger und Erzeugtem²⁴⁾. So kommt es, dass der Weg von Zygote zu Zygote notwendig über eine ungeschlechtlich erzeugte Keimzelle, eine Spore führt. Die Erscheinung verliert freilich etwas von ihrer Merkwürdigkeit, wenn wir uns daran erinnern, dass jede Fadenzelle von *Oedogonium* als Schwärmer ihren Ort wechseln kann. Die Androsporen sind mit Oltmanns (Algen, Bd. 2, S. 273) „am leichtesten als vorzeitig ausgeschlüpfte Spermatozoid-Mutterzellen zu verstehen, welche an anderer Stelle ihre Entwicklung fortsetzen“.

Die Verhältnisse bei den Phycomyceten stimmen mit den bei den Grünalgen geschilderten so nahe überein, dass wir sie nicht eigens zu behandeln brauchen. Die Bildungsweise der Gonidien ist sehr mannigfaltig. Vielkernige, behäutete Entogonidien in großen Gonidangien bilden *Mucor* und seine Verwandten. Nackte Zoogonidien, die natürlich immer in Gonidangien entstehen, finden sich bei den wasserbewohnenden Saprolegniaceen. Ektogonidien treffen wir bei den parasitischen Peronosporaceen. Und endlich werfen manche Vertreter der letztgenannten Gruppe kleine Gonidangien ab, aus denen bei der Keimung Zoogonidien austreten. — Viele in der ungeschlechtlichen Form weitverbreiteten Mucorineen zeigen selten Zygotenbildung, weil die Mycelien getrennt-geschlechtlich sind; von einem Generationswechsel ist natürlich keine Rede. Die Cönozygote keimt allerdings gewöhnlich zu einem Faden aus, an dem sich gleich ein Gonidangium bildet. Aber dieses „Keimsporangium“ muss nicht notwendig durchlaufen werden, bevor wieder Zygotenbildung möglich ist. Die Zygote von *Sporodinia* z. B. lässt sich leicht dazu bringen, in gewöhnliches, verzweigtes Nährmycel auszukeimen, an dem gleich wieder die kopulierenden Cönogameten auftreten. Es gibt also auch hier keine obligaten Sporen.

Dasselbe gilt merkwürdigerweise sogar für den heterothallischen (diözischen) *Phycomyces nitens* (nach Burgeff l. c. S. 63). Der Keimschlauch der Zygote enthält zahlreiche diploide Kerne, die normalerweise erst in dem jungen „Keimsporangium“ in Reduktionsteilung eintreten, ohne vorher Äquationsteilungen durchgemacht zu haben. Bei der Reduktionsteilung scheint auch die Trennung der Geschlechtsqualitäten zu erfolgen, und weil die Gonenkerne auf ver-

24) Ein popularisierender Schriftsteller würde sagen: Die Schuld des Ödipus zum Gesetz erhoben.

schiedene „Sporen“ verteilt werden (in denen sie sich erst weiter teilen, so dass die reife Spore mehrkernig ist), können die aus den „Ursporen“ hervorgehenden Mycelien geschlechtlich bestimmt sein; teilweise sind sie allerdings aus noch nicht sicher aufgeklärten Gründen geschlechtlich neutral, nicht kopulationsfähig. Wird nun die Zygote gezwungen, zu einem verzweigten Mycel statt zu einem Keimsporangium auszukeimen, so scheint die Reduktionsteilung der Kerne an morphologisch nicht besonders gekennzeichneten Stellen des Mycels vorgenommen zu werden, wie bei *Sporodinia*. Während aber das homothallische, zwitterige *Sporodinia*-Mycel, sobald es haploide Kerne besitzt, Geschlechtsorgane zu bilden vermag, ist der getrenntgeschlechtige, heterothallische *Phycomyces* dazu nicht ohne weiteres imstande. Die geschlechtlich verschieden determinierten Gonenkerne bleiben ja in dem polyenergiden Mycel in einer und derselben Plasmamasse vereinigt, das Mycel ist dazu verurteilt, geschlechtlich inaktiv, neutral zu bleiben. Dieses a priori zu erwartende Verhalten hat Burgeff mehrfach beobachtet, aber auffallenderweise fand er fast ebenso oft das Keimmycel der Zygoten sexuell aktiv. Es muss hier also irgendwie eine Trennung, Entmischung der mit verschiedenen Geschlechtsqualitäten begabten Kerne eingetreten sein. Bei dem komplexen Charakter des Zygotenkeimschlauchs, der nicht nur zahlreiche Zygotenkerne, sondern auch die sämtlichen Gonenabkömmlinge dieser Zygotenkerne einschließt, wäre es nicht zu verwundern, wenn wenigstens bei den heterothallischen Formen die in „Keimsporangien“ gebildeten „Ursporen“ obligat wären; das Auftreten solcher als echte Sporen zu bezeichnenden Keimzellen stünde eben in Zusammenhang mit der Geschlechtsdifferenzierung, ähnlich wie das Vorkommen der Androsporen bei *Oedogonium*. Burgeff's Beobachtungen zeigen aber, dass selbst bei *Phycomyces* das „Keimsporangium“ entbehrlich, ein Gonidangium ist. — Burgeff bezeichnet den Keimschlauch von *Phycomyces* als diploide Generation, als Sporophyten. Die diploide Phase hat hier allerdings, mit den Grünalgen und mit anderen Algenpilzen verglichen, eine ungewöhnliche Ausdehnung, aber weil im diploiden Zustand keine Kernteilung eintritt und der Übergang vom diploiden zum haploiden Zustand während des nur in Streckung bestehenden vegetativen Wachstums eintreten kann, sehe ich keinen Zwang, hier von Generationswechsel zu sprechen.

Noch sind einige Worte über die „Oosporen“ und „Zygo-sporen“ der Algen und Algenpilze zu sagen. Für Sachs ist schon das befruchtete Ei von *Fucus*, sobald es sich mit einer Membran umgeben hat, eine Oospore. Nach dem gegenwärtig landläufigen Usus bezeichnen die Namen nur solche Zygoten, die sich mit einer derben Haut umkleiden und längere Zeit ruhen. Sonst gehören aber die Derbhäutigkeit und das Ruhebedürfnis keineswegs zum

alten Begriff der Spore; es genügt an die Zoosporen zu erinnern. Neuerdings kommen die beiden Termini immer mehr außer Gebrauch; Oltmanns und Wille z. B. vermeiden sie fast grundsätzlich. Dem ist entschieden beizustimmen, denn in einem nach modernen Bedürfnissen rationell umgrenzten Sporenbegriff hat eine Zygote unmöglich Platz. Das Paradigma pflanzlicher Entwicklung ist und bleibt uns der Hofmeister'sche Generationswechsel, der Prototyp der Spore dementsprechend die Gonospore der Moose. Die Zygote als die geschlechtlich erzeugte Keimzelle ist hier der genaue Gegenpol der Spore als der ungeschlechtlich erzeugten Keimzelle. Die älteren Autoren legen allerdings Gewicht darauf, dass der Bildung der Moosspore ein Befruchtungsvorgang vorangeht. Sachs z. B. spricht sich dafür aus²⁵⁾, „dass wir als Sporen (wenn dieses Wort in demselben Sinne wie bei den Muscineen und Gefäßkryptogamen gelten soll) nur solche Fortpflanzungszellen bei den Thallophyten bezeichnen sollen, welche so wie die Sporen der Muscineen und anderer Kryptogamen erst infolge eines Befruchtungsaktes entstehen, sei es unmittelbar, sei es vermittelt durch Vegetationsvorgänge, welche eine zweite Generation nach der Befruchtung darstellen, und so den gesamten Entwicklungslauf der Pflanze abschließen“. Damit ist aber die Vorstellung des Generationswechsels bei den höheren Formen, als der Alternanz geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Individuen zugunsten der Vorstellung eines einheitlichen Entwicklungsganges, wie er etwa bei *Fucus* vorliegt, in den Hintergrund geschoben, während sonst auch bei Sachs die entschiedene Tendenz hervortritt, umgekehrt den Entwicklungsgang von *Fucus* und *Spirogyra* dem Generationswechselschema einzuordnen. Diese Inkonsequenz beruht auf nichts anderem als der historisch notwendigen Verken- nung der Zygote von *Spirogyra* u. s. w., die, trotzdem sie Gonoto- kont ist, einen einzigen Keimling, ebenso wie eine Moosspore, erzeugt. Bei der Darstellung des uns jetzt als ursprünglich erscheinenden Typus von *Oedogonium* kommt Sachs mit seiner Definition schon in die Enge. Er sagt (l. c. S. 239): „Eine Oospore, welche in Schwärmzellen zerfällt, lässt sich mit einer Moosfrucht vergleichen, an welcher alle übrigen Teile, ausgenommen die Sporen, unterdrückt sind . . . In diesem Fall ist also die Oospore eigentlich eine mehr- sporige Frucht in demselben Sinne wie die Mooskapsel; die von ihr erzeugten Schwärmsporen sind als echte Sporen im Sinne der Muscineen und Farne zu deuten.“ Man sieht, wie nahe Sachs daran war, die „Oosporen“ aus seinem Sporenbegriff auszuschließen. Wir Heutigen können gar nicht anders als so verfahren, wenn wir auf Grund unserer zytologischen Erfahrungen das Wesentliche vom Un- wesentlichen sondern. Ob eine Zygote sich frei entwickelt wie bei

25) Lehrbuch der Botanik, S. 237.

Fucus und den Desmidiaceen, oder aber innerhalb einer lebenden Hülle wie schon bei *Coleochaete* und weiter vollends bei den Florideen, Ascomyceten, Moosen, erscheint uns als ein ganz unwesentlicher Unterschied. Wir bezeichnen ja auch umgekehrt den Embryosack von *Pinus* als Megaspore, trotzdem er nicht wie eine normale Spore aus dem Gewebeverband ausgestoßen wird.

Dass kaum ein Bedürfnis besteht die früher als Oo- bzw. Zygo-sporen bezeichneten Zygotenformen besonders zu benennen, zeigt die moderne Algenliteratur. In gewissen Fällen, vor allem bei parthenogenetischer Entwicklung der Gameten zu Dauerzellen, sollten wir aber doch einen Ersatz für das verworfene Wort Spore haben. Nun ist für derbhäutige Ruhezustände bei Botanikern wie bei Zoologen seit langem der Ausdruck Cyste im Gebrauch, und zoologische Autoren haben auf gewisse Formen von Zygoten schon die Bezeichnungen Cystozygote und Oocyste angewandt²⁶). Dem könnten wir uns anschließen. Der Begriff der Cyste hat im Sprachgebrauch der Biologen noch keine feste Umgrenzung erfahren, und es dürfte sich empfehlen, mit dem Wort habituelle und physiologische Eigentümlichkeiten, nicht den morphologischen Wert eines Gebildes anzu-deuten, also unter Cyste jede keimfähige Ruhezelle mit derber Membran zu verstehen: Gemmen, Akineten, „Chlamydosporen“, derbhäutige echte Sporen wie die der meisten Farne, derbhäutige Hypnozygoten. Wir könnten dann bei *Oedogonium* und *Saprolegnia* von Oocysten, bei den konjugaten Grünalgen von Zygozysten, bei den Mucorineen von Cönozygozysten sprechen, wenn wir die Entstehung und Form der Zygote spezifizieren wollen. Vor allem könnte das, was man bis jetzt Parthenospore bzw. Azygospore nennt, als Parthenocyste bzw. Azygozyste bezeichnet werden.

In gar keiner Hinsicht haben mit Sporen etwas zu tun die „Auxosporen“ der Diatomeen. Sie sind vergrößerte vegetative Zellen, Auxocyten, die bei den pennaten Formen in ursprünglichen Fällen als Zygoten, in abgeleiteten parthenogenetisch entstehen, bei den zentrischen Formen keinen Zusammenhang mit den Geschlechtsvorgängen haben. — Wenn die „Mikrosporen“ der zentrischen Dia-

26) Vgl. Hartmann, 1904, S. 34, 45. — Vuillemin (Progr. Rei Bot. 1908, Bd. 2, S. 104) nennt die Sporangien der Pilze Sporocysten; Cyste ist ihm ein einzelliger Sporenbehälter im Gegensatz zu den vielzelligen der Farne u. s. w. — Davis (Bot. Gaz. 1904, Bd. 48, S. 241) hat diese Bezeichnungsweise auf die Gametangien übertragen; das Oogon von *Vaucheria* ist für ihn eine Oocyste, das Antheridium derselben Alge eine Spermatocyste. Der Vorschlag von Vuillemin scheint sonst nicht viel Anklang gefunden zu haben. Der Autor selber behält das Wort Cyste auch bei für sporenartige Dauergebilde, nur schreibt er es in diesem Fall Kyste (S. 128, 130; ebenso enkystement S. 131, mit Beziehung auf die derbe Umhüllung der Telentospore der Uredineen). Eine ideale Terminologie ist das sicher nicht, die dasselbe Wort in etwas verschiedener Schreibweise für grundverschiedene Begriffe verwendet.

tomeen überall Gameten sind, dürfen sie natürlich auch nicht länger als Sporen bezeichnet werden.

Während der Kernphasenwechsel immer zweigliedrig ist, kann der Generationswechsel mehr Glieder enthalten. Dreigliedrig ist er z. B. bei den tetrasporenbildenden Florideen. Die Haplophase ist wie im Hofmeister'schen Generationswechsel der Gametophyt, die Diplophase besteht aber aus zwei ungeschlechtlichen Generationen, nämlich dem auf dem Gametophyten parasitierenden Gonimoblasten und der frei lebenden Tetrasporenpflanze. Der Gonimoblast verdient zweifellos die Wertung als besondere Generation: er hat einen bald mehr bald weniger ausgedehnten Vegetationskörper, an dem besondere Keimzellen, die Karposporen, gebildet werden. Innerhalb des Generationswechsels haben Karposporen und Tetrasporen insofern eine ähnliche Bedeutung, als sie beide den Übergang von einer Generation zu einer anderen vermitteln, also obligate, in unserem Sinn echte Sporen sind. Für den Kernphasenwechsel bedeuten die beiden Sporenformen etwas sehr Verschiedenes. Die Tetrasporen sind wie sonst Gonen. Die Karposporen von *Polysiphonia* und den sich ähnlich verhaltenden Florideen dagegen bezeichnen keine Veränderung des Kernzustandes; wir können sie nach der Kernphase, der sie angehören, Diplosporen nennen. — Vermehrung der Gonosporen dürfte bei *Pleonosporium Borreri* vorkommen, dessen „Polysporen“ (Nägeli) wohl den Tetrasporen der übrigen Formen entsprechen.

Der Kernphasenwechsel der einfacheren Florideen, der Mehrzahl der *Nemalionales*, hat kürzlich durch Svedelius²⁷⁾ eine überraschende Aufklärung gefunden. Nach früheren Angaben nahm man bisher an, dass der Gonimoblast auch hier diploid sei, dass aber bei der Bildung der Karposporen die Reduktionsteilung eintrete. Denn die Karposporen liefern gleich wieder Geschlechtspflanzen, Tetrasporenpflanzen fehlen. Nach den Untersuchungen von Svedelius ist aber die Zygote von *Scinaia* Gonotokont, wie bei den Grünalgen, und der Gonimoblast ist schon haploid. Wahrscheinlich verhalten sich *Batrachospermum*, *Nemalion* u. s. w. ebenso. Wäre der Gonimoblast der *Nemalionales* diploid, so würde sich niemand bedenken, ihn als eigene Generation, als Sporophyten, anzusprechen und ihn mit dem Sporogon der Moose zu vergleichen. Dass er nun sich als haploid entpuppt, kann ihm seinen Anspruch darauf, als Generation und als Sporophyt anerkannt zu werden, nicht nehmen. Man hat von einem Generationswechsel, von Gametophyt und Sporophyt gesprochen, lange bevor man etwas von einem Kernphasenwechsel wusste. Dass der Generationswechsel in den aller-

27) Svedelius, Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata*. Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal. Ser. IV, Vol. 4, Nr. 4, 1915.

meisten Fällen nach dem Hofmeister'schen Typus mit dem Kernphasenwechsel zusammengelegt wird, sichert dem Pflanzenreich die außerordentliche Gleichförmigkeit des Entwicklungsmodus. Aber Ausnahmen sind da, und die Entdeckung von Svedelius hat uns mit einer besonders interessanten Abweichung bekannt gemacht. Wir haben hier einen zweigliedrigen Generationswechsel innerhalb der haploiden Phase, unabhängig vom Kernphasenwechsel, entfernt ähnlich dem, wie ihn die Zoologen seit lange als Metagenesis in der diploiden Phase kennen. Die Karposporen sind wieder echte Sporen, als Bindeglieder zwischen zwei Generationen, aber diesmal Haplosporen; Gonosporen fehlen ganz. — Biologisch entsprechen die haploiden Karposporen von *Scinaia* ganz den diploiden von *Polysiphonia* u. s. w., wenn wir weiter gehen wollen auch den Gonosporen der Moose: ist die Zygotenbildung einmal geglückt, so wird die Zygote, deren Ernährung durch ihre dauernde Verbindung mit dem Gametophyten sichergestellt ist, zur Erzeugung einer größeren Zahl von Keimzellen verwendet. Dass die Aussichten für das Aufkommen von Sporenkeimlingen z. B. bei unserem *Batrachospermum* gar nicht günstig sind, geht daraus hervor, dass die Bestände oft sehr klein und dünn sind und sich in Jahren nicht merkbar vergrößern, trotzdem die Alge zu jeder Jahreszeit unzählige Karposporenhaufen trägt. Ob die Meiose gleich bei der Zygotenkeimung erfolgt wie bei *Scinaia*, oder erst in den Gonotokonten wie bei den Moosen, ist für die Spore gleichgültig. Ob allerdings der haploide oder diploide Zustand für die vegetativen Elemente des Sporophyten ganz gleichgültig ist, wissen wir nicht. Bei *Polysiphonia* und den anderen „diplobiontischen“ (Svedelius) Florideen ist der Zyklus gegenüber der „haplobiontischen“ *Scinaia* und ihren Verwandten nur noch dadurch kompliziert, dass aus den Sporen des parasitischen Diplosporophyten der freilebende Tetrasporophyt hervorgeht statt des Gametophyten.

Die Bekanntschaft mit *Scinaia* kann uns dazu Mut machen, auch die viel besprochene Grünalge *Coleochaete* auf einen etwaigen Generationswechsel hin zu untersuchen. Der Fall liegt ganz ähnlich wie der der *Nemalionales*. So lange man glaubte, der 16—32 Zellen starke, aus der Zygote hervorgehende Zellkörper sei wenigstens in seinen Anfängen diploid, so lange war er als eigene Generation, als Sporophyt, als „Vorläufer“ des Moosporogons hochwillkommen. Es hat sich herausgestellt, dass die erste Mitose in der keimenden Zygote eine Reduktionsteilung ist; der Schwärmzellen liefernde Körper ist also haploid, ebenso wie die freilebenden *Coleochaete*-Scheiben, die sich aus den Schwärmern entwickeln. Wir werden ihn trotzdem mit Oltmanns²⁸⁾ als ungeschlechtliche Gene-

28) Algen, 2. Bd., S. 270. — Wenn allerdings Oltmanns später (Handwörterbuch d. Naturw., 4. Bd., S. 178) „von einer wenn auch kleinen 2x-(diploid)Generation

ration gelten lassen. Die beträchtliche Zahl der Schwärmer genügt allein noch nicht zu dieser Einschätzung; wir erinnern an die acht Gonen im Askus und an die vielen Spermatozoiden im Antheridium von *Fucus*. Aber die Schwärmer von *Coleochaete* entstehen nicht durch freie Zellbildung, wie es sonst bei den Gonen der Algen allgemein üblich ist, sondern die Zygote zerlegt sich durch solide Wände in die betreffende Zahl von Zellen, aus denen die Schwärmer ausschlüpfen. Es lässt sich deshalb rechtfertigen, wenn wir in dem Zellkörper die erste haploide, obligat ungeschlechtliche Generation sehen, die Schwärmer Haplosporen statt Gonen nennen und der *Coleochaete* einen zweigliedrigen, in der haploiden Phase sich abspielenden Generationswechsel zusprechen, der natürlich mit dem Hofmeister'schen Typus nichts zu tun hat.

Die Unterschiede zwischen dem Sporophyten von *Scinaia* und dem von *Coleochaete* sind nicht gering. Einmal sind dort, anders als bei *Coleochaete*, auch sterile, vegetative Zellen vorhanden, die nicht in der Karposporenbildung aufgehen. Zweitens bleibt in dem Gonimoblasten der *Scinaia* von den vier Gonenkernen nur einer am Leben, wie in der keimenden Zygote von *Spirogyra*, während der Keimkörper der *Coleochaete* alle vier Gonen als gleichwertig enthält. Der Gonimoblast von *Scinaia* ist einem *Oedogonium*-Thallus zu vergleichen, der Sporophyt der *Coleochaete* ist einer Vierheit solcher Thalli gleichwertig²⁹⁾; wollen wir den letzteren mit einem sinngemäßen Attribut schmücken, so drängt sich dafür das Wort sygon auf.

Der komplexe Charakter dieses „Sporophyten“ könnte uns darin schwankend machen, ob wir die Schwärmzellen nicht doch vermehrte Gonen nennen sollen. Aber eine ganz andere, zweifellos einheitliche Bildung hat dieselbe Genese, nämlich der achtkernige Embryosack von *Tulipa* u. s. w., der das Äquivalent von vier Megasporen einschließt, weil die Tetradenteilung in den Embryosack hinein verlegt ist. Das Megaprothallium hat ganz normale Ausbildung, der Generationswechsel ist also nicht beeinträchtigt, aber es ist eine Art Aposporie ohne Apomeiose eingetreten; wenn wir wollen meiotische Aposporie im Gegensatz zu der gewöhnlicheren apomeiotischen. Der Gonotokont hat unter Übersprungung der Sporen einen sygonen Gametophyten erzeugt, der sich seiner Entstehung nach von dem achteiligen Gametangium von *Fucus* nicht unterscheidet. Dass irgendwo auch noch die Zahl der Kerne in einem derartig

reden“ will, so kann ich ihm hier nicht zustimmen. Diploid ist ja nur die Zygote selber, die ganze aus ihr hervorgehende „Generation“ ist von ihren ersten Anfängen an haploid.

29) Ausnahmsweise soll die Zygote von *Oedogonium* mit einem Zellfaden keimen, der, wie es scheint, die vier Gonen als Glieder enthält. Über die Weiterentwicklung sind mir keine Angaben bekannt,

entstandenen Embryosack auf das für die Gonenbildung mögliche Minimum heruntergedrückt wird, war bis vor kurzem theoretisches Postulat jedes über Generationswechsel Lesenden. Jetzt ist dieses letzte Glied der Reduktionsreihe in dem vierkernigen, syngonen Embryosack von *Plumbagella* Ereignis geworden (nach Dahlgren). Die „apospore“ Entstehung trifft in allen diesen Fällen natürlich nur den weiblichen Gametophyten; die Pollenkörner sind normale Sporen und müssen solche sein. Syngon ist auch der vierkernige Embryosack von *Cypripedium*, aber nicht in der extremen Art wie bei *Tulipa* und *Plumbagella*, weil nur zwei Gonen statt vier sich an seiner Bildung beteiligen. Bis zur Sporenbildung kommt es auch hier nicht, doch wird wenigstens die heterotypische Teilung außerhalb des Gametophyten abgemacht: meiotische Hemiaposporie.

Chamberlain³⁰⁾ steht allerdings nicht an, zu sagen, dass im Embryosack von *Plumbagella* „eine Megaspore geradewegs als Ei fungiert“. Die tatsächlich gegebene Einheit ist aber hier wie bei *Tulipa* doch der Embryosack, der Gametophyt, und wenn wir in dem achtkernigen Embryosack schlechterdings keine Sporen mehr unterscheiden können, so dürfen wir das in dem vierkernigen von *Plumbagella* nicht. Der letztere enthält vier Gonen, die vom Standpunkt des Kernphasenwechsels betrachtet den Megasporen gleichwertig sind, aber ebensowenig mehr Sporen sind wie die Eier von *Fucus* oder *Pelvetia*. — Auch die diploiden Embryosäcke, die bei habituell parthenogenetischen Angiospermen wie *Antennaria alpina* aus der ungeteilten Embryosackmutterzelle hervorgehen, werden, genau betrachtet, ohne den Umweg über die Spore gebildet. Die Aposporie — sie ist hier apomeiotisch — ist nur nicht auffällig, weil die, meiotisch oder apomeiotisch gebildeten, Megasporen der Angiospermen sich nicht aus dem Gewebeverband lösen. Aber wo wir noch typisch ausgebildete diploide Sporen finden, wie bei der parthenogenetischen *Marsilia Drummondii*, werden diese noch unter Tetradenteilung, wenn auch apomeiotisch, erzeugt, und so lange wir keine freie Pteridophytenspore kennen, die geradewegs aus der ungeteilten Sporenmutterzelle hervorgeht, so lange müssen wir den Embryosack von *Antennaria alpina* mit dem von *Tulipa* vergleichen und seine Entstehung apospor nennen. Von den bisher allein als apospor bezeichneten *Hieracien* unterscheidet sich der *Antennaria*-Typus allerdings insofern, als bei *Antennaria* wenigstens das Archespor zur Bildung des Gametophyten herbeigezogen wird, während bei den *Hieracien* Zellen der Megasporangienwand (des Nucellus und des Integuments) eintreten. *Taraxacum* entwickelt seinen Embryosack ähnlich wie *Cypripedium* aus zwei Gonen, also hemiapospor, aber dazu apomeiotisch.

30) Bot. Gazette, 1915, Bd. 60, S. 326.

Batrachospermum und einige verwandte Florideengattungen zeigen mit den Laubmoosen auffallende Ähnlichkeit darin, dass aus der Spore nicht gleich die morphologisch hoch gegliederte Geschlechtspflanze hervorgeht, sondern ein unregelmäßig verzweigtes Fadengebilde, dort die *Chantransia*, hier das *Protonema*. In Gestalt stärkerer Äste entwickelt sich dann auf der „Jugendform“ erst die „Folgeform“ (Goebel). Als eigene Generation kann die Jugendform nicht angesprochen werden, weil sie ohne Keimzellbildung in die Folgeform übergeht. Fakultative Organe der ungeschlechtlichen Vermehrung finden sich allerdings an den Gametophyten der genannten Florideen wie der Moose, bei *Chantransia* und *Batrachospermum* als „Monosporen“, bei den Lebermoosen und Laubmoosen (wie auch an gewissen Farnprothallien) als Brutzellen oder mehrzellige Brutkörper. Soweit die Brutorgane einzellig sind, fallen sie ohne weiteres unter den Begriff der Haplogonidien. Die mehrzelligen Brutkörper können als auf der Mutterpflanze gekeimte Gonidien angesehen werden, ähnlich wie wir im Sporogon des Lebermooses *Pellia* gekeimte Sporen finden.

Unter den Ascomyceten hat einen dreigliedrigen Generationswechsel die schon erwähnte wirtwechselnde *Sclerotinia heteroica* (vgl. oben S. 345, Anm. 5). Die Diplophase ist hier wie sonst der Komplex der ascogenen Hyphen, die Haplophase zerfällt aber in zwei Generationen, eine ungeschlechtliche, die aus der Ascospore hervorgeht und den Haplogonidien der übrigen Ascosporen entsprechende, hier aber obligat gewordene Haplosporen („Konidien“) erzeugt, und eine geschlechtliche, die von der Haplospore ihren Ausgang nimmt und mit der Ascogonbildung abschließt. Dass die Haplosporen aus Gonidien hervorgegangen sind, ist nicht zu bezweifeln. Aber der Umstand, dass sie auf der ersten Wirtspflanze, auf der sie selber entstehen, nämlich auf *Vaccinium uliginosum*, nicht zu keimen vermögen, sondern auf die Narben von *Ledum palustre* übertragen werden müssen, und dass die Geschlechtsorgane erst auf dem zweiten Wirt zur Ausbildung kommen, stempelt die „Konidien“ zu echten Sporen. Ohne sie kann der Kernphasenwechsel nicht abgewickelt werden.

Bei den Basidiomyceten treffen wir auf Erscheinungen, die sich teilweise recht schwer in das Schema des Generationswechsels einfügen lassen. Bei denjenigen Hymenomyceten, deren haploide Phase noch verhältnismäßig gut ausgebildet ist — von weiter abgeleiteten Formen haben wir oben, S. 349, schon gesprochen —, scheint die Diplose in einer Form zu erfolgen, dass haploide und diploide Phase kaum mehr als Generationen zu unterscheiden sind. Das morphologisch definierte Ende einer haploiden Generation, die Geschlechtszellen, oder was dasselbe sagt, der markierte Beginn einer diploiden Generation, die differenzierte Zygote, scheint zu

fehlen. Die Rückkehr vom diploiden zum haploiden Zustand ist so scharf lokalisiert wie nur irgendwo, in der Basidie, die vier Ektogonosporien erzeugt. Gonidien kommen an beiden Phasen vor, zweikernige Diplogonidien z. B. bei *Dacryomyces* neben den Basidien, Haplogonidien sehr früh bei der Keimung der Basidiosporien. — Tritt Apogamie ein, wie bei *Hygrophorus conicus*, so bleibt von einem Generationswechsel natürlich keine Spur übrig, weil schon bei den diploischen Formen die Phasen sich kaum mehr als Generationen erkennen lassen.

Etwas günstiger für die Schematisierung steht es bei den Ustilagineen (Brandpilzen). Nach Rawitscher sind zwei recht verschiedene Typen zu unterscheiden. Der eine, durch *Ustilago Maydis* repräsentiert, besitzt haploides parasitisches Mycel, die Brandsporen sind allein diploid, sie sind Zygoten und (wohl ziemlich sicher) zugleich Gonotokonten. Ein Hofmeister'scher Generationswechsel fehlt also. Die Gonotokonten erzeugen ein haploides „Promycel“, in dem die Gonocyten zu einem Zellfaden angeordnet sind. Gewöhnlich vermehren sich die Gonen durch Sprossung, sie können saprophytisch leben und eine große Zahl von „Sporidien“ oder „Konidien“ erzeugen. Es ist aber kaum zu bezweifeln, dass schon die Gonen unter geeigneten Bedingungen zu parasitischem Leben übergehen können, was gewöhnlich erst die Produkte der Sprossung tun. Ob man das Promycel als erste, ungeschlechtliche syngone Generation und damit die Sporidien als Haplosporen auffassen, oder in den Sporidien vermehrte Gonen sehen will wie in den Ascosporen von *Taphrina*, ist Geschmackssache.

Der zweite Typus, zu dem *Ustilago carbo* und die Gattung *Tilletia* gehören, hat ebenfalls diploide „Brandsporen“, die wohl auch Gonotokonten sind, und ein haploides Promycel. Die Zellen dieses Promycels oder die daran gebildeten „Sporidien“ kopulieren aber paarweise, sie sind also Gameten. Wenn das Promycel nur ein vierzelliger Keimfaden ist und je zwei Gonen, die demselben oder verschiedenen Promycelien angehören können, miteinander in Verbindung treten, zu einer paarkernigen Zelle verschmelzen, können wir in Konsequenz mancher früheren Deutungen das Promycel nicht gut als haploide Generation gelten lassen. Eher ist das möglich bei *Tilletia*; hier entstehen die „Sporidien“, gewöhnlich zu acht, als Kranz an der Spitze eines kurzen Keimschlauchs, und dieser Träger bleibt als plasmaloser Rest der haploiden Phase übrig, wenn die Sporidien kopuliert haben. In beiden Fällen wird das parasitische Mycel von den Zygoten erzeugt und ist paarkernig bis zu den Brandsporen, in denen die Kernverschmelzung erfolgt. Das Auffallendste an dem Entwicklungsgang ist, dass die diploide Phase die Gonotokonten in Cystenform abgliedert, nicht erst wie gewöhnlich die Gonen. Wenn wir das Promycel von *Tilletia* eine haploide,

syngone Generation nennen wollen, haben wir einen Generationswechsel vor uns, der mit dem Hofmeister'schen große Ähnlichkeit hat, aber mit ihm doch nicht identisch ist. Der Sporophyt von *Tilletia* erzeugt ja als Keimzellen noch diploide Organe, wenn wir wollen Tokosporen, nicht wie das Sporogon eines Mooses haploide Gonosporen. Mit Rücksicht auf den Kernphasenwechsel allein, ohne ein Urteil über einen etwa vorkommenden Generationswechsel — nur in einem solchen haben diploide Sporen einen Platz —, können wir die Brandsporen aller Ustilagineen Tokocysten nennen. — Die nicht cystenförmigen Gonenmutterzellen, wie wir sie gewöhnlich antreffen, könnten statt der etwas schwerfälligen Bezeichnung Gonotokot den Namen Tokocyte erhalten.

Unter den Uredineen (Rostpilzen) hat *Endophyllum* noch einen verhältnismäßig einfachen Entwicklungsring. Das parasitische Mycel ist haploid, die daran gebildeten Zygoten werden aber nicht abgegliedert, sondern sie liefern je eine Kette von paarkernigen Cysten, von Äcidiosporen, die durch sterile Zwischenzellen getrennt sind; der aus einer ganzen Schichte von Zygoten hervorgehende Komplex von Sporenketten ist das Äcidium. Die Äcidiosporen sind Gonotokonten, sie liefern bei der Keimung einen haploiden, normal vierzelligen Faden, das Promycel (auch Basidie genannt), an dem vier Ektosporen („Sporidien“, Basidiosporen) entstehen. Diese geben wieder dem parasitierenden Mycel den Ursprung. Die Sporidien sind Gonosporen, und das gesamte Plasma des Promycels wird in sie übergeführt. Nach der Fertigstellung der Gonen ist vom Promycel infolge seines Schrittwachstums nur noch ein leeres Membrangerüst übrig, ähnlich wie von dem „Sporophyten“ der *Coleochaete* nach dem Ausschlüpfen der Zoosporen, aber wir können das Promycel doch als eigene Generation gelten lassen. Hier ist der „Protogametophyt“ von Maire einmal wirklich gut entwickelt; tatsächlich ist Maire³¹⁾ zur Aufstellung des Begriffs Protogametophyt nur durch das Studium der Uredineen gekommen. Das von Maire gewählte Wort ist aber nicht glücklich; das Gebilde erzeugt ja Sporen. Weil es sich in der Bildung von Gonosporen ganz erschöpft, kann es als Gonophyt bezeichnet werden, wenn es um jeden Preis einen den wesentlichen Charakter wiedergebenden Namen haben soll. Außerdem lässt sich dem Äcidium der Wert einer diploiden Generation nicht absprechen. Nehmen wir diese Wertung der Abschnitte an, so haben wir einen dreigliedrigen Generationswechsel vor uns. Das parasitische Mycel entspricht dem Gametophyten im Hofmeister'schen Generationswechsel, das Äcidium ist ein diploider Sporophyt, der nicht haploide Gonosporen, sondern diploide Tokosporen abgliedert,

31) Maire, L'évolution nucléaire chez les Endophyllum. Journ. de bot. 1900, Bd. 14, S. 96.

und damit ist die Gelegenheit gegeben, noch den Vegetationskörper einer haploiden Zwischengeneration vor der Abgliederung der Gonen einzuschieben.

Bei den meisten Uredineen, wie *Puccinia*, ist der Entwicklungsring noch um einen Abschnitt reicher, der Generationswechsel ist viergliedrig, haploide und diploide Phase zerfallen in je zwei Generationen. Die Äcidiosporen werden nämlich nicht Gonotokonten, sondern sie liefern als Diplosporen ein paarkerniges Mycel, das gewöhnlich auf einem anderen Wirt schmarotzt als das haploide, zygotenbildende Mycel und das Äcidium. Diese zweite, diploide Mycelgeneration vermehrt sich oft durch Diplogonidien („Uredosporen“) und bildet zuletzt immer Gonotokonten in Cystenform, also Tokosporen, die „Teleutosporen“. Aus diesen geht bei der Keimung gewöhnlich ein gut entwickeltes vierzelliges und vier-sporiges Promycel hervor (besonders stattlich z. B. bei *Gymnosporangium juniperinum*); selten (z. B. bei *Coleosporium*) teilt sich die Teleutosporenzelle selber durch Querwände in vier Zellen, die je auf einem besonders langen und dicken Sterigma eine Gonospore (Basidiospore, Sporidie) bilden. Von der Sporidie zum Äcidium führt derselbe Weg wie bei *Endophyllum*.

Die Basidiomyceten im allgemeinen haben die nur ihnen zukommende Eigentümlichkeit, dass wenigstens die Gonen als Ektosporen aus dem Gonotokonten (der einzellig bleibenden oder sich teilenden Basidie) herausgeschoben werden, statt wie sonst überall sich in dessen Innern auszubilden; so bei den Hymenomyceten, bei *Coleosporium* unter den Uredineen. Dieses Ausdehnungsbestreben des mit der Meiose beschäftigten Gonotokonten erscheint, durch dessen Cystematur und Reichtum an Reservestoffen begünstigt, noch weiter gesteigert bei den Ustilagineen und den typischen Uredineen; der Inhalt der Tokocyste wächst zu einem veritablen, mehrzelligen, syngonen Mycelfaden aus, der dann wie eine Basidie die Gonen in Form von Ektosporen erzeugt.

Nach der Betrachtung der einzelnen Typen sind wir jetzt imstand zu definieren, was wir unter Generationswechsel und Generation verstehen. Ein Generationswechsel ist da vorhanden, wo außer der Zygote mindestens eine zweite obligate Keimzellenform, eine echte Sporenform, vorhanden ist, die nicht unmittelbar bei der Keimung der Zygote entsteht. Eine Generation ist ein von zwei verschiedenen obligaten Keimzellformen eingefasster Entwicklungsausschnitt, der einigermaßen ansehnliches vegetatives Wachstum zeigt. Die Zahl der Generationen, der Glieder im Generationswechsel, ist gleich der Zahl der obligaten Keimzellformen, oder, weil die Zygote immer eine von diesen Keimzellen ist, um 1 größer als die Zahl der Sporenformen, falls keine von diesen gleich bei der Zygoten-

keimung auftritt; die höchste bis jetzt bekannte Zahl von Generationen ist 4, die höchste Zahl von Sporenformen 3. Ein Generationswechsel fehlt, wo Sporen ganz fehlen oder wo zwischen der Zygote und den Sporen kein vegetatives Stadium liegt.

Ein Rückblick über die unterschiedenen Formen selbständiger Generationen wird nicht ohne Nutzen sein.

A. Der Gametophyt beginnt allermeistens mit der Gonospore und endigt mit den Gameten; bei *Sclerotinia heteroica* nimmt er seinen Ursprung von der Haplospore. Der syngone Gametophyt (gewisse Embryosäcke von Angiospermen, Promycel von *Tilletia*) geht statt von der Gonospore vom Gonotokonten aus.

B. Sporophyten sind zu unterscheiden: 1. Haploide, deren Keimzellen immer Haplosporen sind; a) der Haplosporophyt von *Sclerotinia heteroica* geht aus einer Ascospore (Gonospore) hervor; b) der Gonimoblast der Florideen vom *Scinaia*-Typus geht aus von der einzigen Gone, die von der keimenden Tokozygote übrig bleibt; c) syngon ist der Keimkörper der Zygote von *Colcochaete*. 2. Diploide, deren Keimzellen haploide oder diploide Sporen sein können; a) der Gonosporophyt (meistens Tetrasporophyt) geht aus von der Zygote und erzeugt haploide Gonosporen (meistens Tetrasporen); b) der Tokosporophyt geht aus von der Zygote (Äcidium von *Endophyllum*, Mycel von *Tilletia*) oder von einer Diplospore (Teleutosporenmycel von *Puccinia*) und erzeugt diploide Tokosporen; c) der Diplosporophyt (Äcidium von *Puccinia*, Gonimoblast der diplobiontischen Florideen) geht aus von der Zygote und erzeugt Diplosporen.

C. Weder Gametophyt noch Sporophyt (wenn wir wollen Gonophyt) ist das Promycel der Uredineen. Es geht aus von der Tokospore und liefert nichts als vier Gonosporen. Etwas vergrößert, vielsporig erscheint dieselbe Bildung in dem Promycel von *Ustilago Maydis*, das von der Zygote seinen Ursprung nimmt. Als Amplifikation des Gonophyten kann auch der syngone Haplosporophyt von *Coleochaete* angesehen werden.

Damit sind die bis jetzt bekannt gewordenen Typen des Generations- und Kernphasenwechsels erschöpft. Auf die angewandten Termini lege ich natürlich wenig Gewicht, wenn schon der Versuch gemacht wurde, die Nomenklatur so einfach und konsequent wie möglich zu gestalten. Wesentlicher scheint mir die Bildung gewisser Begriffe, von denen kaum einer wirklich neu ist, deren präzise Formulierung aber doch für die Hervorhebung der uns Modernen wichtig erscheinenden Gemeinsamkeiten im Kreislauf der Kernzustände fruchtbar gemacht werden kann. — Dass Gebilde, die nach ihrem jetzigen Ort im Kernphasenwechsel einander entsprechen, keineswegs immer „homolog“, d. h. nachbarlichen Ursprungs in der Phylogenie sind, braucht kaum betont zu werden. Augenscheinlich

hat in verschiedenen recht natürlich aussehenden Gruppen gerade der Kernphasenwechsel bei gewissen Vertretern tiefgreifende Wandlungen erfahren, während in den äußeren Zügen die Formenzyklen sehr konservativ zu sein scheinen. Dass die Sporidien von *Ustilago Maydis* und von *U. carbo* ganz verschiedenen Ursprungs sind, wird niemand glauben, trotzdem jetzt die einen (noch?) Sporennatur, die anderen Gametencharakter haben. Darum ist es auch fraglich, ob die konjugaten Grünalgen und die pennaten Diatomeen deshalb als verwandtschaftlich weit entfernt angesehen werden dürfen, weil die einen haploide, die anderen diploide Vegetationszellen haben. Wenn es sich bestätigt, dass die zentrischen Diatomeen haploid sind, würden sogar schon innerhalb des so natürlich erscheinenden Diatomeenstammes in Beziehung auf den Kernphasenwechsel dieselben tiefen Gegensätze bestehen wie bei den Ustilagineen.

Während die Erscheinungen des Kernphasenwechsels eindeutig sind, wird die Definition von Generation und im Einzelfall die Abgrenzung der Generationen immer willkürlich bleiben. Die einzige Norm kann hier sein, dass die zu wählenden Festsetzungen für die Verständigung zweckmäßig sind.

München, März 1916.

Nachschrift. Nach Abschickung des Manuskriptes sind zwei Mitteilungen über den Kernphasenwechsel von Algen erschienen: F. Öhlker's³²⁾ berichtet, dass bei *Chara* (vgl. oben S. 139) die Reduktionsteilung in der keimenden Zygote stattfindet und dass dabei, wie zu erwarten war, von den vier Gonenkernen nur einer am Leben bleibt; also ganz wie bei *Spirogyra*. H. Kylin³³⁾ hat die Kernverhältnisse der Floridee *Nemalion* studiert, die mit *Scinaia* (vgl. oben S. 146) nahe verwandt ist, und ermittelt, dass auch hier die Zygote die einzige diploide Zelle darstellt. Die erste Kernteilung in dem befruchteten Karpogon ist heterotypischer Art, die homöotypische Mitose wird nur in der einen der beiden Tochterzellen der Zygote ausgeführt, so dass nur zwei Gonen fertig ausgebildet werden, die sich aber, wenn ich den Autor recht verstehe, in gleicher Weise zu entwickeln scheinen. Liegen die Gonenzellen übereinander, was in Ausnahmefällen vorkommt, so entstehen zwei deutlich gesonderte Gonimoblasten. Gewöhnlich stoßen die Gonen aber seitlich aneinander, und dann entsteht ein scheinbar einheitlicher Gonimoblast, der als Produkt zweier Gonen mit den oben (S. 149, 150) als hemiapospor bezeichneten Embryosäcken verglichen werden kann.

32) Beitrag zur Kenntnis der Kernteilungen bei den Characeen. Berichte der Deutsch. botan. Ges. 1916, Bd. 34, S. 223.

33) Über die Befruchtung und Reduktionsteilung bei *Nemalion multifidum*. Ebenda S. 257.

In einer schon vor zwei Jahren erschienenen, mir aber leider erst während der Drucklegung der vorliegenden Ausführungen bekannt gewordenen Arbeit setzt sich M. Hartmann³⁴⁾ neuerdings mit dem Generationswechselproblem auseinander. Von Tatsachenmaterial, das dort mitgeteilt und für uns wertvoll ist, seien folgende Angaben hervorgehoben. Bei der Volvocacee *Stephanosphaera* hat es Hartmann erreicht, „dass aus den befruchteten Zygoten (so) direkt wieder Geschlechtsformen hervorgingen“ (S. 32). Das ist wohl so zu verstehen, dass die 8 Gonen (für solche halten wir die Keimlinge der Zygote) sich gleich wieder in Gameten zerlegten, doch nicht etwa selber als Gameten fungierten. Die Beobachtung sagt aber doch so viel, dass die Einschaltung agamer Kolonien zwischen die geschlechtlichen beseitigt werden kann. Ähnlich sind bei Infusorien „Fälle von Wiederkonjugation von Exkonjugaten beobachtet worden“; das ist ungefähr dasselbe, wie wenn die Auxocyten einer pennaten Diatomee unmittelbar wieder zur Reduktionsteilung und Gametenbildung übergingen. Vermehrung der Gonenkerne über die Vierzahl hinaus (vgl. oben S. 129, 138) ist die Regel bei den typischen Infusorien; hier teilt sich einer der Gonenkerne noch mindestens einmal in „Wanderkern“ und „stationären Kern“, bevor die Wanderkerne von den konjugierenden Individuen kreuzweise ausgetauscht werden; bei *Opalina* sollen sogar 5–6 Teilungen an den Gonenkernen sich abspielen (S. 45, 46).

Hartmann unterscheidet drei Formen von Generationswechsel (mit Ausschluss von Metagenesis und Heterogonie). Der „obligatorisch-antithetische“ Generationswechsel „entsteht durch eine... korrelative Verknüpfung von Reduktion mit einer besonderen ungeschlechtlichen, festgelegten Generation“ (S. 46). Das heißt in unserer Ausdrucksweise, er ist gekennzeichnet durch das Zusammenfallen mit dem Kernphasenwechsel, er entspricht also unserem Hofmeister'schen Generationswechsel. Der „obligatorisch-homologe“ Generationswechsel entsteht „durch eine ... korrelative Verknüpfung durch Festlegung einer oder mehrerer besonderer agamen Generationen neben der geschlechtlichen Fortpflanzung“, das heißt, er spielt sich, unabhängig vom Kernphasenwechsel, innerhalb einer Phase ab. Bei Pflanzen wird er also vermittelt durch obligate Sporen, die nicht Gonosporen sind; er kann die einzige Form von Generationswechsel sein, wie in der Haplophase der Nemalionales unter den Florideen, oder in den Hofmeister'schen Generationswechsel eingeschaltet sein, wie bei den tetrasporenbildenden Florideen. Der „fakultativ-homologe“ Generationswechsel besteht in dem nicht streng festgelegten Wechsel von

34) Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges., 24. Jahresversamml. zu Freiburg i. Br. 1914, S. 15.

geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Individuen, natürlich innerhalb derselben Phase, wie bei der Grünalge *Oedogonium*; in den Hofmeister'schen Generationswechsel eingeschaltet ist er z. B. bei vielen Ascomyceten. Wir haben für diese Erscheinung die Bezeichnung Generationswechsel abgelehnt, für die Keimzellen, die die ungeschlechtliche Vermehrung vermitteln, die Benennung fakultative Sporen oder Gonidien gewählt. So weit decken sich die von Hartmann und die von mir unterschiedenen Gruppen von Erscheinungen.

Gegenüber dem fakultativen Wechsel von Gamonten und Agamonten sind unsere Standpunkte etwas verschieden. Für Hartmann ist der Geschlechtsvorgang hier ebenso fakultativ wie die ungeschlechtliche Vermehrung, weil die Befruchtung sich im Experiment oft fast unbeschränkt lange hinausschieben läßt. Dagegen ist von der Seite der Entwicklungsphysiologie nichts einzuwenden; doch ist dann auch der Hofmeister'sche Generationswechsel z. B. eines Mooses als fakultativ zu bezeichnen, weil auch der Moosgametophyt verhindert werden kann, sich anders als auf vegetativem Weg fortzupflanzen. Für die im wesentlichen vergleichend-morphologischen Betrachtungen unseres Versuchs bedeutet aber die Fähigkeit zu geschlechtlicher Fortpflanzung alles, und unter den zyklischen Entwicklungsvorgängen haben wir, eingestandenmaßen willkürlich, den Kernphasenwechsel als obligat par excellence festgesetzt. Die Befruchtung ist in diesem Sinn unentbehrlich, als fakultativ erscheint uns die ungeschlechtliche Vermehrung der potentiellen Gamonten.

Wir haben in Bezug auf die Fortpflanzungsverhältnisse einen Unterschied zwischen der einzelligen *Spirogyra* und dem vielzelligen *Oedogonium* nicht gemacht. Hartmann streitet der *Spirogyra* eine geschlechtliche Fortpflanzung überhaupt ab — sie hat für ihn nur Befruchtung — und erkennt ihr deswegen auch den fakultativ-homologen Generationswechsel nicht zu. Fortpflanzung und ebenso Generation (als Abstraktum) ist für ihn so viel wie Vermehrung, und wenn zwei Zellen, die Individuen der Spezies darstellen, zu einer Zygote sich zusammentun, so wird die Zahl der Individuen ja zunächst vermindert, nicht vermehrt. Dagegen läßt sich verschiedenes einwenden. Fortpflanzung hat nach dem landläufigen Gebrauch und nach dem Sinn des Wortes nicht notwendig etwas mit Vermehrung zu tun; z. B. wird Fortpflanzung der Art als Synonym von Erhaltung der Art angewendet. Ob die Befruchtung ursprünglich mit Vermehrung etwas zu tun hat oder nicht, ist eine andere Frage, die uns hier nicht beschäftigt. Weiter: Bei den einzelligen Algen hängt die Befruchtung dicht mit der Reduktionsteilung zusammen; die Meiose kann dabei metagam sein, wie bei den Grünalgen, oder progam, wie bei den pennaten Dia-

tomeen. Bei den Mesotäniaceen, die sämtliche vier Gonocyten ausbilden, führt die Befruchtung notwendig zu einer Verdopplung der Individuenzahl, wenn auch auf einem Umweg und mit beträchtlicher Verzögerung gegenüber der gewöhnlichen Zweiteilung. Bei *Closterium* allerdings bleibt die Zahl der Individuen gleich, und bei *Spirogyra* ist sie tatsächlich auch nach der Reduktionsteilung vermindert. Bei den durch progame Reifeteilung ausgezeichneten Diatomeen finden wir nur Gegenstücke zu den beiden letzten Fällen, weil jedes der kopulierenden Individuen entweder zwei Gameten liefert oder gar sich ganz zum Gameten umwandelt. Die Zahl der gebildeten Gonocyten (Konjugaten) oder Zygoten (Diatomeen) ist augenscheinlich von ganz geringer Bedeutung, und die Botaniker werden es sich kaum nehmen lassen, auch bei *Spirogyra* und *Surirella* von geschlechtlicher Fortpflanzung zu sprechen. Einen „fakultativ-homologen“ Generationswechsel im Sinne von Hartmann scheinen uns deshalb die Konjugaten sämtlich zu haben, auch die Formen, deren Zygote bei der Keimung nur ein einziges haploides Individuum liefert. Einen „antithetischen“ Generationswechsel haben wir den Konjugaten aber abgesprochen (S. 138), weil die Zygote sich nicht im diploiden Zustand teilt; desgleichen den diploiden Diatomeen, weil hier nur die Gameten haploid sind.

Es ist bei genauer Betrachtung nicht zu leugnen: wenn wir, wie es oben geschehen ist, für *Spirogyra* überhaupt die Frage erörtern, ob sie einen „antithetischen“ Generationswechsel besitzt, wenden wir Begriffe an, die für die Vielzelligen geschaffen sind und auf die Einzelligen gar nicht passen. Ein wesentliches Kennzeichen des Hofmeister'schen Generationswechsels liegt darin, dass der geschlechtliche Entwicklungsabschnitt vom ungeschlechtlichen als selbständiges, neues Individuum und nicht als Glied erzeugt wird und ebenso der Agamont vom Gamonten. Wesen des Individuum wieder ist, dass es von einer Keimzelle ausgeht, ohne auf dem einzelligen Zustand stehen zu bleiben; von den nichtzellulären, polyenergiden Formen brauchen wir nicht besonders zu reden. Bei den Einzelligen fällt der Unterschied zwischen Individuum und Zelle weg, es gibt nur Zellgenerationen, nicht die höheren Körpergenerationen, und deshalb kann es auch keinen Wechsel von solchen Generationen höherer Ordnung, wie etwa bei den Archegoniaten, geben. Bei Fadenalgen wie *Oedogonium* tritt wenigstens die haploide Phase als Körpergeneration in Erscheinung, die diploide dagegen bleibt Zellgeneration; bei den Fucaceen, Metazoen ist nur die Stellung der beiden Kernphasen gegenüber den Grünalgen vertauscht.

Sobald wir bei den Einzelligen von Generationen reden, kann es sich, streng genommen, nur um Zellgenerationen handeln. Und dann stellt natürlich die Zygote von *Spirogyra* ebensogut eine diploide Generation dar, wie die vegetative bzw. Gametenzelle

eine haploide. In Wirklichkeit haben aber die Botaniker von Sachs bis auf Claußen augenscheinlich bei der Erörterung der Generationswechselfrage die Individuennatur der vegetativen Zellen der Einzelligen ignoriert, den Komplex der Zellgenerationen zwischen Zygote und Zygote als mehrzelliges Individuum, etwa wie den *Oedogonium*-Faden, aufgefasst und die einzellige Diplophase der ausgedehnteren Haplophase gegenübergestellt. — Für die im vegetativen Zustand diploiden Diatomeen gilt mit der entsprechenden Modifikation dasselbe.

Die Auslöschung der Individualität des aus einer Zygote hervorgehenden Sporophyten ist es auch, die — zusammen mit der rudimentären Form der Diplose — den Generationswechsel bei den Hymenomyceten so sehr verwischt. An dem einkernigen, aus einer Spore hervorgehenden Mycel entstehen zahlreiche paarkernige Zellen als Initialen der zuletzt Basidien bildenden Hyphen. Eine ganze Zahl von „Zygoten“ baut also mit einander den Fruchtkörper auf, der einem Komplex von Gonosporophyten entspricht. Wenn wir wollen, können wir darin eine entfernte Ähnlichkeit mit den syngon gebildeten Gametophyten und Haplosporophyten sehen.

Namen und Wesen des harmonisch-äquipotentiellen Systems.

Von Julius Schaxel.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Durch äußere Umstände verspätet erhalte ich erst jetzt Kenntnis von einer Äußerung H. Driesch's¹⁾ zu dem Kapitel „Regulation“ meines Buches über die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen (Jena 1915, G. Fischer). Ich hatte dort einen Teil der tatsächlichen Grundlagen des Neovitalismus einer kritischen Erörterung unterzogen und musste daher eine Erwiderung des bedeutendsten vitalistisch orientierten Biotheoretikers erwarten. Nun, da ich sie vor Augen habe, kann ich das Gefühl der Enttäuschung nicht unterdrücken; denn ich vermag aus ihr keine neue Einstellung zu Driesch's Lehre zu gewinnen. Trotz sorgfältigster Selbstprüfung kann ich dem Vorwurf, dass ich mir „selbst unbewusste theoretische Deutungen von vornherein in die Beurteilung der Sachverhalte hineinbringe“ (p. 552), nicht recht geben, und Driesch sagt auch nicht, unter dem Drucke welcher „uneingestandener Theorien“ (p. 551) ich stehe. Ich verdanke also Driesch's Erwiderung nicht mehr als den Hinweis auf eine überschene Publikation (p. 550) und einen stehengebliebenen Druckfehler (p. 554).

1) H. Driesch, Gibt es harmonisch-äquipotentielle Systeme?, in: *Biolog. Centralbl.*, Bd. XXXV, p. 545—555, 1915.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Renner Otto

Artikel/Article: [Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels.
337-374](#)