

Ueber den  
**Generationswechsel**  
im Pflanzenreiche.

Von

PROF. DR. FRANZ RITTER VON HÖHNEL.

---

Vortrag, gehalten den 16. Februar 1887.

Mit zwölf Abbildungen im Texte.



Still und geräuschlos vollzieht sich in der organischen Welt nach ewigen Gesetzen der Wechsel der Generationen. Geschlechter kommen und gehen; ein ewiger Formenwechsel belebt die Erde und das Hinsterven begründet das Leben. Scheinbar einfach und klar vollzieht sich das Ganze, und doch wie viele Räthsel birgt nicht dieser Wechsel, wie viele Geheimnisse deckt er nicht! Ist die Entwicklung zweier Geschlechter bei derselben Art nicht eine der merkwürdigsten und räthselhaftesten Thatsachen? Und doch, wie viel sonderbarer sind nicht die Verhältnisse bei einer grossen Reihe von thierischen und pflanzlichen Organismen, wo nicht zwei, sondern mehrere von einander verschiedene Individuen die Gesammtheit der Art ausmachen, oder wo nicht gleiche Generationen aufeinanderfolgen, sondern von einander verschiedene in regelmässigem Wechsel.

In der ganzen Natur zeigt es sich, dass der eigentliche Ausdruck des Lebens der Wechsel ist; wo kein Wechsel, da kein Leben. Stoffwechsel, Kraftwechsel, Formenwechsel, kurz stetige Veränderungen aller Art, auf allen Gebieten des organischen Lebens — sie sind

das Leben selbst. In jedem Wechsel steckt aber nicht nur Leben und Gedeihen, sondern auch der höchste und schönste Ausdruck desselben — Poesie. Oefter als durch irgend ein anderes Motiv wurde der Dichtergeist durch den Wechsel in irgend einer Form geweckt. Denn der Wechsel ist die Seele der Anregung und der dichterische Erguss der schönste Ausdruck einer solchen.

Und so mag es uns fast selbstverständlich erscheinen, wenn wir finden, dass Naturforschung und Dichtung einen viel engeren Connex zeigen, als dies wohl in der Literatur hervortritt. In der That ist jeder Forscher ein Dichter und jeder Dichter ein Forscher. Wer erinnert sich bei dieser Gelegenheit nicht an die Heroen und Dichter-Forscher Goethe und Humboldt, die ein unvergänglicher Kranz von dichterischen und wissenschaftlichen Thaten verbindet? Und wem fällt bei dieser Gelegenheit nicht die liebevolle und reine Dichternatur eines Adalbert v. Chamisso ein?

Adalbert v. Chamisso war es in der That, der eine der interessantesten und folgenreichsten Entdeckungen auf dem Gebiete der Biologie machte, nämlich die des sogenannten Generationswechsels.

Als unser Dichter in den Jahren 1815—1818 die Weltreise auf der Brigg „Rurik“ machte, fand er auf der Fahrt im stillen Ocean, dass gewisse, mit unseren Muscheln und Schnecken nahe verwandte Thiere, die Salpen, sich in gar eigenthümlicher Weise vermehren.

Er selbst drückte das Wesen der Erscheinung so aus, dass er sagte, die Mutter gleiche bei diesen Thieren nicht der Tochter, sondern der Enkelin, und die Tochter der Grossmutter.

Die Entdeckung, dass es Thiere gibt, welche im Wege der Fortpflanzung andere erzeugen, die ihnen nicht gleichen, musste zu einer Zeit, wo man anzunehmen gewohnt war, ja als selbstverständlich betrachtete, dass jede Art nur ihresgleichen hervorbringen könne, von ganz gewaltiger Bedeutung sein. Und doch konnte man nicht ahnen, welche Verbreitung und Wichtigkeit der Generationswechsel in der organischen Welt besitzt!

In der That gehört der Generationswechsel zu den allgemeinsten Erscheinungen im Pflanzenreiche. Lange dauerte es, bevor er hier erkannt wurde. Es bedurfte des ausdauernden Fleisses und hohen Genies eines der hervorragendsten deutschen Botaniker: Wilhelm Hofmeister's, den Nachweis zu führen, dass namentlich alle höheren Pflanzen einen Generationswechsel besitzen. Sie werden mich fragen, wie ist das möglich? Aus dem Samen eines Baumes entwickelt sich wieder derselbe Baum, wo bleibt da der Generationswechsel? Um diese naheliegende Frage zu beantworten genügt es nicht, die Verhältnisse, wie sie bei den höchsten Gewächsen thatsächlich vorliegen, zu erklären, sondern ist es nothwendig, vergleichend sich zu niedriger stehenden Pflanzen, und zwar zu den Moosen und Farnen zu wenden. Denn bei unseren

Blüthenpflanzen ist der Generationswechsel in einer so verborgenen Form vorhanden, dass er bei ihnen gar nie entdeckt worden wäre, wenn die niedrigen Formen von den Moosen durch die Farne und Schachtelhalme aufwärts zu den Nadelhölzern nicht alle nöthigen Bindeglieder und Erklärungen zum Verständnisse der Geheimnisse der Blüthen gegeben hätten.

Und so müssen auch wir hier von unten anfangend die Erscheinungen des Generationswechsels hinauf verfolgen; wir müssen die Moose und Farne studiren, um zu den Geheimnissen der Rosen zu gelangen.

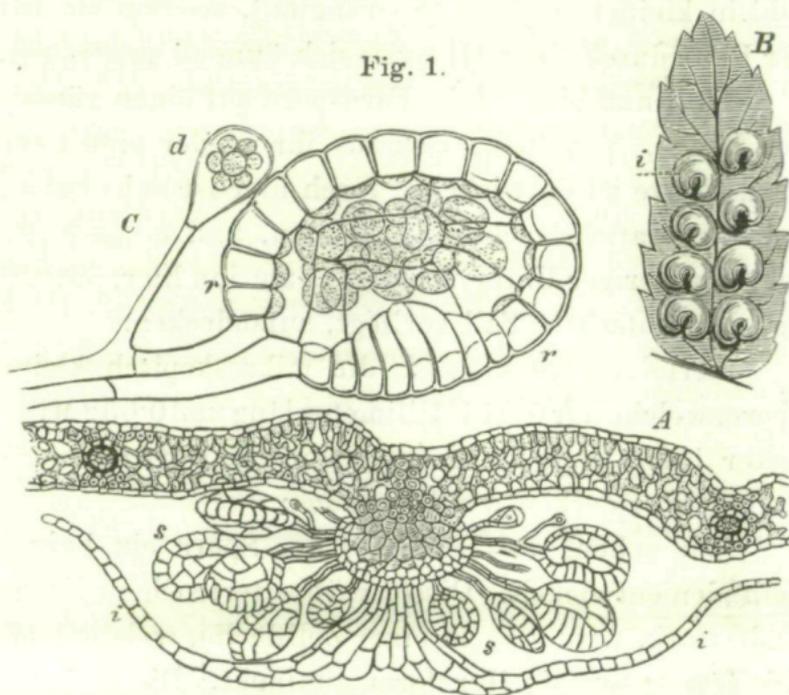
Am schönsten und instructivsten sind die Verhältnisse bei unseren Farnkräutern entwickelt. Wir wollen daher zuerst diese betrachten.

Es ist bekannt, dass die Farne, welche durch die schönen und mannigfaltigen Formen der Blätter, sogenannte Wedel, ausgezeichnet sind, trotz ihrer Grösse — manche, die Baumfarne der Tropen, sind wahre Bäume — der Blüthen entbehren. Hingegen zeigen sie eine andere Erscheinung, nämlich die, dass auf der Unterseite der Blätter kleine braune Zellen, Sporen genannt, in grosser Zahl entwickelt werden. Andere Fortpflanzungsorgane kann man an einem gewöhnlichen Farnkraute nicht entdecken. Die Sporen sind einfache Zellen, meist von tetraëdrischer Gestalt. Betrachten wir ihre Entstehungsart etwas näher, so sehen wir, dass sie einfach auf vegetative Weise zu Stande kommen, ohne irgend eine Spur einer Erscheinung, welche man als sexuelle deuten könnte. Es besitzt also das grosse

Farnkraut keinerlei Organe, welche man als männliche oder weibliche betrachten könnte.

Man sagt daher, dass das Farnkraut geschlechtslos ist. Wie aus beistehender Zeichnung (Fig. 1) er-

Fig. 1.



B Blattzipfel von *Polystichum Filix mas*,

dem männlichen Wurmfarne, von der Unterseite betrachtet, mit zwei Reihen von Sporenhäufchen, welche mit dem Schleier *i* bedeckt erscheinen. A Querschnitt durch das Blatt und ein Sporenhäufchen. In dem letzteren sieht man die Sporangien *s* und den Schleier *i*. Oben *C* ein Sporangium vergrößert, mit der sporenführenden Kapsel *r* und einem Drüsenhäre *d*. (Nach Sachs.)

sichtlich ist, entwickeln sich die Sporen (um bei Besprechung von Details einen bestimmten Fall ins Auge zu fassen) des sogenannten grossen Wurmfarns (*Polystichum Filix mas* Roth.) auf der Unterseite der Blätter

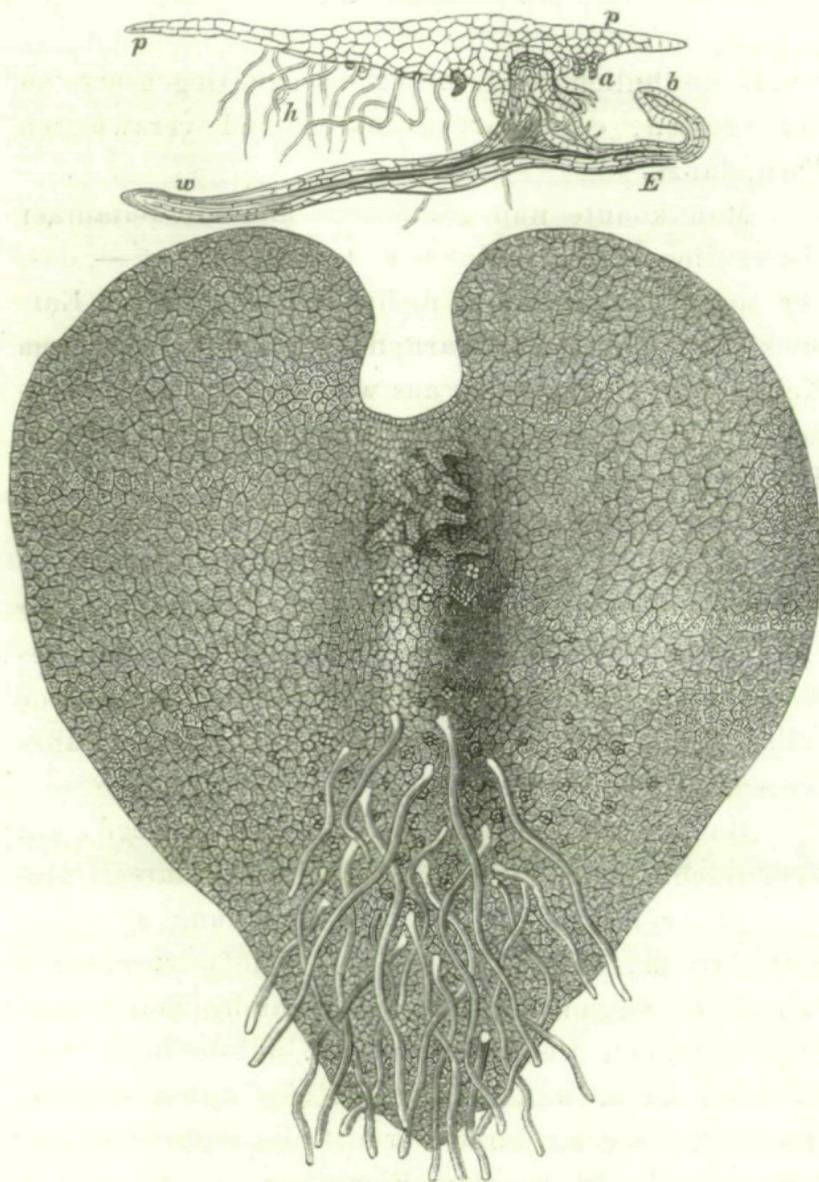
in kleinen Häufchen (*Sori* genannt). Jedes Häufchen ist von einem Schüppchen bedeckt (Schleier, *velum*), das mit einer Seite an einem Fortsatze des Blattes angewachsen ist. Die Sporen entstehen nun in grosser Anzahl in kleinen Kapseln (Sporangien), welche sie bei der Reife durch einen Querriss sich öffnend ausstreuen.

Fällt nun eine solche Farnspore auf einen günstigen Boden, so vermag sich aus ihr wieder eine neue Farnpflanze zu entwickeln. Auch hier ist scheinbar kein Generationswechsel vorhanden, und es bedurfte sehr schwieriger Untersuchungen, um ihn hier, obwohl nur der einfachste Fall vorliegt, aufzudecken.

Verfolgen wir nämlich die mikroskopisch kleine Spore, welche nur 0·046 Millimeter lang und 0·032 Millimeter breit ist, ganz genau in ihrem Entwicklungsgange, so bemerken wir Folgendes:

Wir sehen, dass sich aus der Spore ein kurzer Zellfaden entwickelt. Dieser verbreitert sich an einem Ende stark, wird also zu einer Zellfläche, welche endlich fast genau die Herzform annimmt. Dieses herzförmige Blättchen wird Vorkeim oder *Prothallium* (Fig. 2) genannt. Es ist in der Regel nur 4—5 Millimeter breit und lang, von grüner Farbe und sieht aus wie ein sogenanntes Lebermoos. An der Unterseite treibt dieser Vorkeim eine grosse Zahl von farblosen Härchen (Wurzelhärchen, Rhizoiden), mittelst welcher er einerseits am Boden befestigt ist und sich andererseits ernährt. Dieser Vorkeim hat nun mit einer Farnpflanze gar keine Aehnlichkeit. Es ist eine minutiöse

Fig. 2.



*Venuscharfarn, Adiantum Capillus Veneris.*

Senkrechter Längsschnitt durch einen Vorkeim *pp* und das junge Farnkraut *E*; *a* weibliche Organe, *h* Wurzelhäre, *b* Blatt, *w* Wurzel. Vergr. 10. (Nach Sachs.) Die untere Figur zeigt ein herzförmiges Prothallium vom männlichen Wurmfarne von der Unterseite mit den dreierlei Organen

lebermoosähnliche einfache Pflanze, im Gegensatze zu der grossen, complicirt gebauten und verzweigten Farnpflanze.

Man könnte nun glauben — und die Botaniker thaten dies factisch so bis vor etwa 40 Jahren —, dass der sogenannte Vorkeim nichts Anderes als ein Entwicklungsstadium der Farnpflanze ist, ähnlich dem Keime z. B. einer Bohne, aus welcher schliesslich einfach durch Weiterwachsen die Bohnenpflanze entsteht. Der Keim einer höheren Pflanze aber besteht in der That nur aus einigen Blättern, einem kurzen Stengel und einer einfachen Wurzel. Ein Keim trägt nie Blüthen oder Früchte. Durch diesen Mangel höherer Organe qualificirt er sich sofort als ein unvollkommenes Entwicklungsstadium. Er ist nichts Fertiges, keine selbstständige Pflanze, die etwa von der reifen Pflanze wesentlich verschieden wäre.

Ganz anders aber verhält es sich hingegen mit dem geschilderten Prothallium des Farnkrautes.

Bevor ich indess in der Besprechung desselben fortfahre, muss ich noch die Frage beantworten, wann wir einen Organismus als selbstständig betrachten? Offenbar dann, wenn sich derselbe selbstständig fortpflanzen kann, und zwar nicht blos durch einfache Theilung, sondern durch Vermittlung besonderer Organe, seien es Sporen oder Eier u. dgl.

Wenn wir daher an unserem scheinbar so einfachen Prothallium Organe aufzufinden im Stande sind, welche vermöge ihres Verhaltens als besondere Fort-

pflanzungsorgane gedeutet werden müssen, so werden wir schliessen, dass das Prothallium eine selbstständige Pflanze und daher auch eine selbstständige Generation repräsentirt.

Und so ist es denn auch in der That.

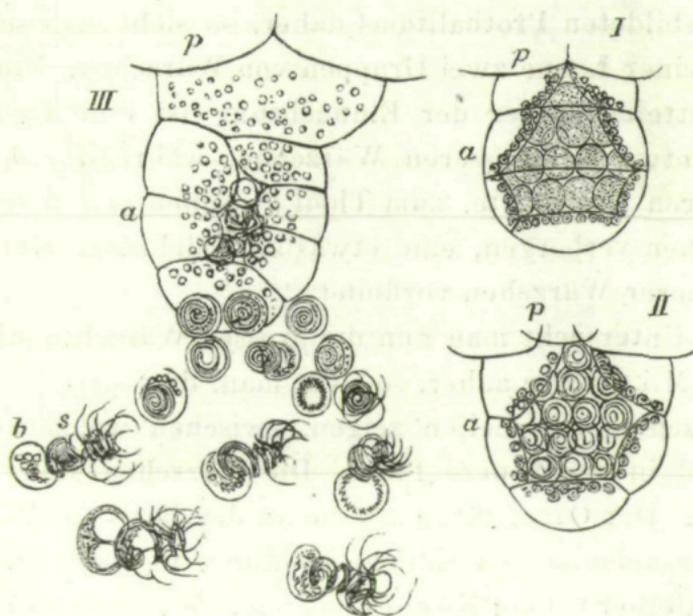
Betrachtet man nämlich die Unterseite eines ausgebildeten Prothalliums näher, so sieht man schon mit einer Loupe zwei Gruppen von Wärzchen. Vorne, unmittelbar unter der Einbuchtung ist eine Gruppe von etwa 20 grösseren Wärzchen, während sich im unteren Abschnitte, zum Theil zwischen den Wurzelhärchen verborgen, eine etwas ausgedehntere Gruppe kleinerer Wärzchen vorfindet.

Untersucht man nun die grossen Wärzchen unter dem Mikroskope näher, so sieht man, dass sie von oben betrachtet vier Zellen zeigen, zwischen welchen ein Canal in das Innere führt. Die Wärzchen sind also hohl. Der Canal führt in eine an der Basis des Wärzchens befindliche rundliche Höhlung, in welcher sich ein kleiner runder Körper befindet. Wenn man diesen Bau in näheren Betracht zieht, so wird man sehr bald auf den Gedanken geführt, dass der rundliche Körper wohl nichts Anderes als ein Ei ist und mithin die grossen Wärzchen nichts Anderes als weibliche Blüten sind, allerdings von der denkbar einfachsten Form. Man nennt sie Archegonien.

Betrachtet man nun die kleineren Wärzchen in ihrem reifen Zustande, so findet man, dass sie geschlossen sind, dass sie ferner im Innern auch einen

grösseren Hohlraum aufweisen, der aber nicht eine einzelne grössere Kugel, sondern eine grössere Anzahl kleinerer rundlicher Körperchen enthält, die wir nun etwas näher ansehen wollen. Man bemerkt sofort bei

Fig. 3.



Venuscharfarn, *Adiantum Capillus Veneris*.

Männliche Organe des Vorkleimes. I, II, III, drei verschiedene Entwicklungsstadien. III, schon geplatzt, mit den ausgetretenen Samenthierchen *b*.

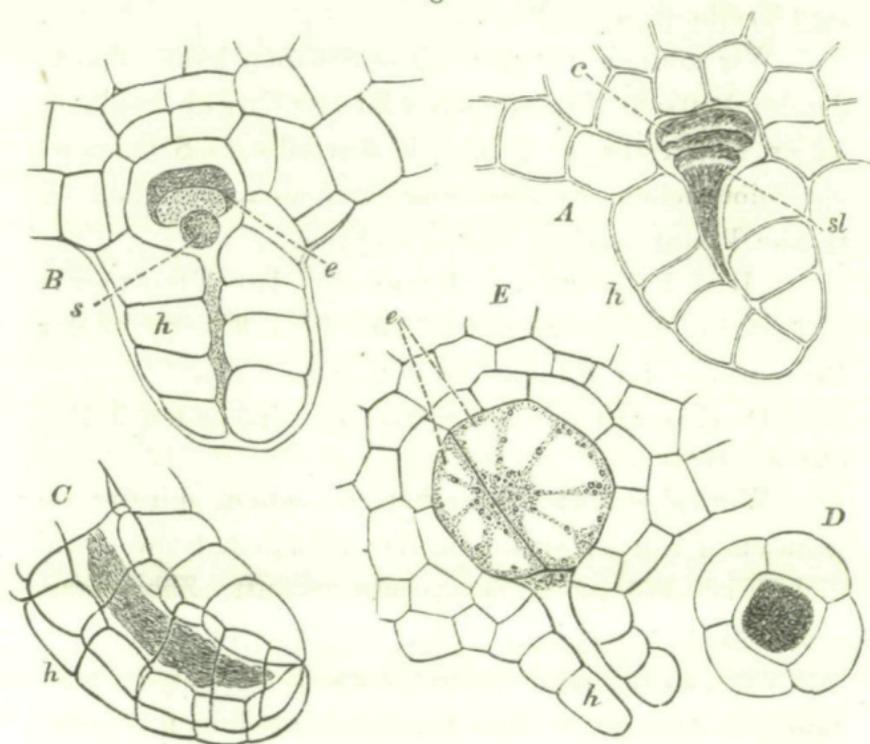
Vergr. 550. (Nach Sachs.)

stärkerer Vergrösserung, dass jedes Kugelchen einen eigenthümlichen spiralig gewundenen Körper enthält. (Fig. 3 und 4.)

Während wir nun aber ahnungslos beobachten, vollzieht sich unter unseren bewaffneten Augen ein

merkwürdiges Schauspiel: plötzlich platzt ein Würzchen, die scheinbar leblos oder schlafend nebeneinander liegenden Kügelchen sind wie zu neuem Leben erwacht, anfänglich bewegen sie sich nur langsam und

Fig. 4.



#### Venusfliegenfarnkraut.

Weibliche Organe des Vorkeimes im optischen Längsschnitte *A*, *B*, *C*, *E*. *D* Hals desselben im optischen Querschnitte. *e* Embryo, *s*, *sl* Schleimmassen, *h* Hals. Vergr. 800. (Nach Sachs.)

träge, rasch wird aber das Treiben lebhafter, und endlich drängt sich aus dem Thor ein buntes Gewimmel hervor. Es gibt kaum etwas Ueberraschenderes als

dieses Schauspiel. Es ist als wenn sich ein Theil der trägen Pflanzensubstanz der vegetativen Fesseln entledigt hätte — zu neuem höherem Leben. Freudebebend verfolgt der glückliche Beobachter dieses Spiel und neue Hoffnung bewirkt in seiner Brust dieses winzige Treiben: seine Welt.

Wir können das sprachlose Staunen kaum ahnen, das der deutsche Naturforscher Franz Unger empfand, da er als Erster so glücklich war, dieses Schauspiel der plötzlichen Entfesselung von neuem Leben in trägen Pflanzenzellen zu beobachten.

„Die Pflanze im Momente der Thierwerdung“, beschrieb er es, und eine neue Epoche in der Erkenntniss der Pflanzenwelt begann hiemit!

Doch zergliedern wir die schwärmenden Zellen etwas näher.

Wir sehen, dass dieselben aus einem spiralig gewundenen Körper bestehen, der an einem Ende etwas dicker ist und am andern spitz zuläuft. Zahlreiche, sich lebhaft bewegende Wimpern sitzen an demselben, und es bewegt sich derselbe so rasch mit dem spitzen Ende nach vorwärts, dass wir ihm kaum folgen können. Verfolgen wir nun aber diese Körperchen — welche Spermatozoiden genannt werden —, so finden wir alsbald zu unserer Ueberraschung, dass sie nicht ziellos herumschwärmen, sondern dass sie alle, oft auf dem kürzesten Wege den Archegonien, welche die Eier enthalten, zueilen. Einzelne, welche so glücklich waren, die ersten anzukommen, drängen sich durch den Hals

des Archegoniums, dringen bis zum Ei vor und verschwinden unter dem Auge des Beobachters, indem sie mit dem Ei zu einem Körper verschmelzen. Dieser ganze überraschende Vorgang kann aber nur dann stattfinden, wenn die Unterseite des Prothallium mit Wassertropfen bedeckt ist, durch welche allein die Spermatozoiden schwimmend ihr Ziel, die Archegonien, erreichen können.

Verfolgen wir das Prothallium weiter, so sehen wir, dass es zwar anfänglich nach dem Stattgefundenhaben dieses Vorganges noch etwas weiter wächst, dass es aber schliesslich abstirbt. Das Ei hingegen, welches mit dem Spermatozoid verschmolzen ist, zeigt plötzlich neues Wachsthum. Während die von den Spermatozoiden nicht gefundenen Eier einfach mit dem Prothallium absterben, entwickelt sich aus dem einen oder anderen der fertilisirten Eier, und nur aus solchen, eine ganz neue Pflanze, welche gar keine Aehnlichkeit mit dem Prothallium besitzt, und die wir als Farnkraut bereits kennen.

Wir sehen aus dem Ganzen, dass die Farnpflanze nicht etwa so wie die Bohnenpflanze aus dem Bohnenkeimling durch einfaches Fortwachsen entsteht, sondern dass das Prothallium eine ganz selbstständige Pflanze ist, welche eigene, von denen des Farnes verschiedene Reproductionsorgane, nämlich eierzeugende Archegonien und Spermatozoiden bildende Antheridien besitzt, durch deren merkwürdiges Zusammenwirken endlich ein fertilisirtes Ei entsteht,

aus dem durch einfaches Wachstum das Farnkraut hervorgeht.

Es entsteht daher aus der Spore des Farnkrautes eine selbstständige männliche und weibliche (also zwitterige) Pflanze, Prothallium genannt, aus deren Eiern Farnkräuter erwachsen.

Es besitzt also jedes Farnkraut zwei Generationen, welche von einander, sowohl was den Bau, als auch was die Art der Fortpflanzung anlangt, gänzlich verschieden sind. Das eigentliche Farnkraut pflanzt sich durch Sporen asexuell oder ungeschlechtlich fort, es stellt die ungeschlechtliche Generation dar. Das Farnprothallium reproducirt sich durch Eier, welche fertilisirt werden müssen, es besitzt geschlechtliche Fortpflanzungsorgane und stellt die sexuelle Generation dar.

Aus einem Farnkraut kann durch Vermittlung der Sporen kein ähnliches Farn direct entstehen. Es ist auf die Vermittlung einer anders beschaffenen sexuellen Generation angewiesen. Es besitzt also nothwendigerweise zwei Generationen, welche miteinander regelmässig abwechseln, und daher einen echten Generationswechsel.

Es ist von vorneherein wahrscheinlich, dass ein ähnlicher Vorgang auch bei den nächsten Verwandten der Farnkräuter stattfinden wird.

Zu den Verwandten der Farne werden die Schachtelhalme, Bärlappe, Selaginellen und die Wasserfarne oder Wurzelfrüchtler gerechnet.

Alle diese Pflanzen besitzen, so wie die Farne, Sporen, aus welchen sich Prothallien entwickeln. Ein wesentlicher Unterschied tritt aber sofort hervor; wir sehen nämlich, dass die Selaginellen und die Wasserfarne zweierlei Sporen besitzen, während die Farne, Schachtelhalme und Bärlappe nur eine Gattung von Sporen aufweisen.

Betrachtet man eine sogenannte Fruchtlöhre eines Schachtelhalmes oder eines Bärlappes, so findet man in derselben nur eine einzige Gattung, und zwar lauter sehr kleine stäubende Sporen, welche einerseits sofort, und wir werden später sehen, mit Recht an den Blüthenstaub der höheren Pflanzen erinnern und andererseits den braunen Farnsporen analog sind.

Ganz anders verhalten sich hingegen die Sporenstände der Selaginellen. Da sieht man im unteren Theile der Sporenöhre grosse samenähnliche Sporen, während der obere Theil die kleinen stäubenden Sporen trägt.

Man nennt die kleinen Sporen Kleinsporen (Mikrosporen), und die grösseren Grosssporen (Makrosporen).

Was hat nun dieses doppelte Vorkommniss von Sporen zu bedeuten?

Den Schlüssel zur Lösung dieser Frage liefern uns nun schon jene Pflanzen, welche nur Mikrosporen besitzen. Wir haben oben gesehen, dass aus einer Farnspore ein Prothallium erwächst, das männlich und weiblich zugleich ist; oder vielmehr ein Prothallium,

Fig. 5.

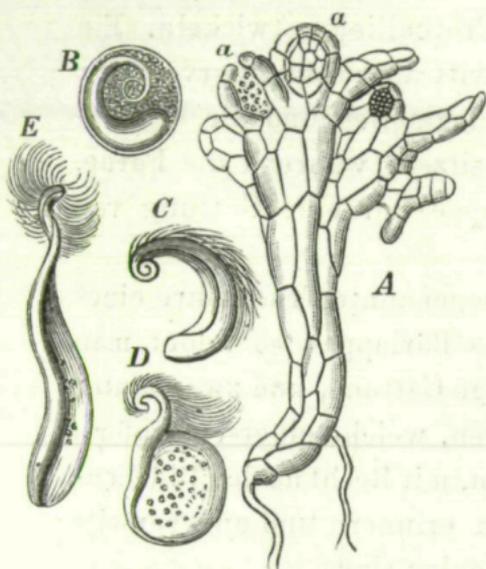
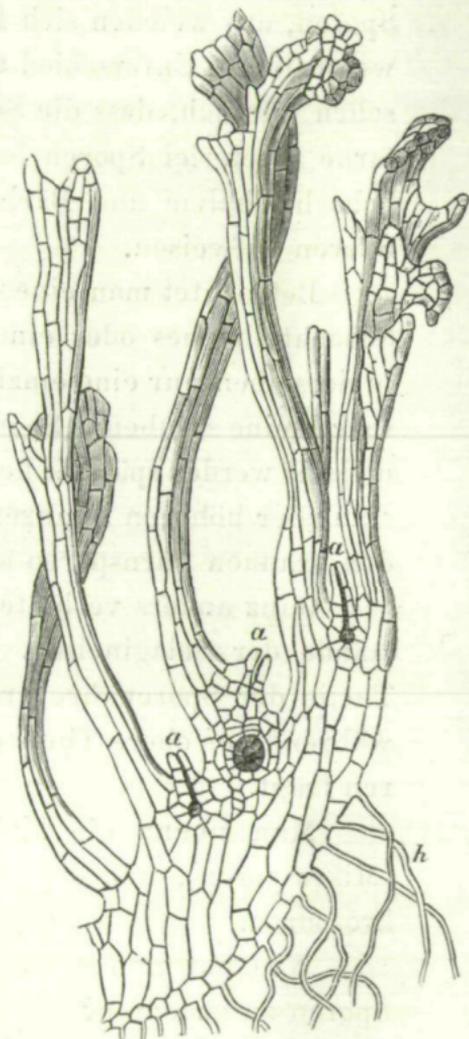


Fig. 6.



#### Ackerschachtelhalm.

Ein grosses weibliches und ein kleines männliches Prothallium. *a* Geschlechtsorgane. *B*, *C*, *D* und *E* sind Spermatozoiden. Vergr. verschieden stark, 60 bis 1500. (Nach Hofmeister und Schacht.)

das in der einen Hälfte männlich und in der anderen Hälfte weiblich ist. Würde man es quer durchschneiden, so hätte man zwei sexuell von einander verschiedene Hälften.

Wenn man nun aber einige Sporen eines Schachtelhalmes in der Weiterentwicklung verfolgt, so sieht man schon nach ein paar Wochen, dass sich nicht alle

gleich verhalten. Manche bilden nur ein kleines Prothallium aus, welches männlich ist, also nur Antheridien entwickelt. Andere wachsen zu einem mehrmals grösseren Prothallium aus, das rein weiblich bleibt. (Fig. 5 und 6.)

Während also die echten Farne zwittrige Prothallien besitzen, zeigen die Schachtelhalme (fast nur) männliche und weibliche.

Es findet also zwischen den einzelnen Sporen der Schachtelhalme, obwohl sie äusserlich nicht von einander verschieden sind, doch ein innerer Unterschied statt, weil die einen männlich und die anderen weiblich sind. Dies voran-

Fig. 7.

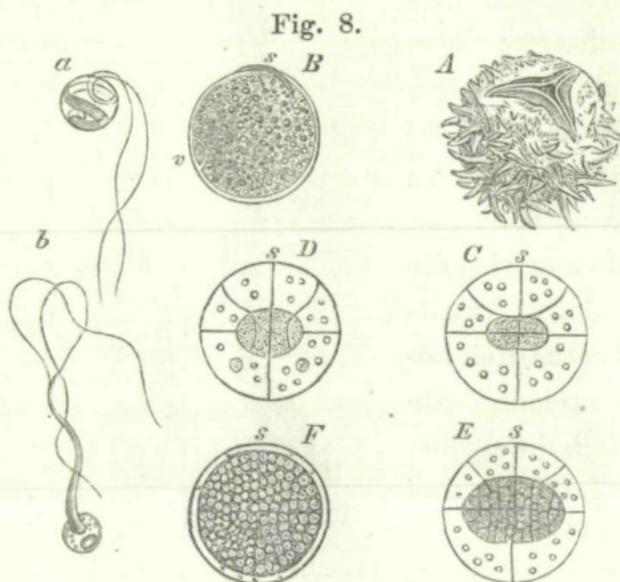
Bärläppchen, *Selaginella*.

A sporentragender Zweig; B Spitze desselben mit Kapseln, welche theils Gross-, theils Kleinsporen zeigen. (Nach Sachs.)

geschickt, wollen wir nun die Keimung der Mikro- und

Makrosporen bei einem Bärläppchen (*Selaginella*) näher verfolgen (Fig. 7).

Vor allem Anderen fällt hierbei auf, dass sowohl die kleinen, als auch die grossen Sporen nur ganz unbedeutende Prothallien liefern. Ja, diese Prothallien



Keimung der Kleinsporen eines Bärläppchens. (Nach Millardet.)  
 A Kleinsporen von aussen; B bis E Kleinsporen in Keimung begriffen, mit Zelltheilungswänden versehen; a b Spermatozoiden.

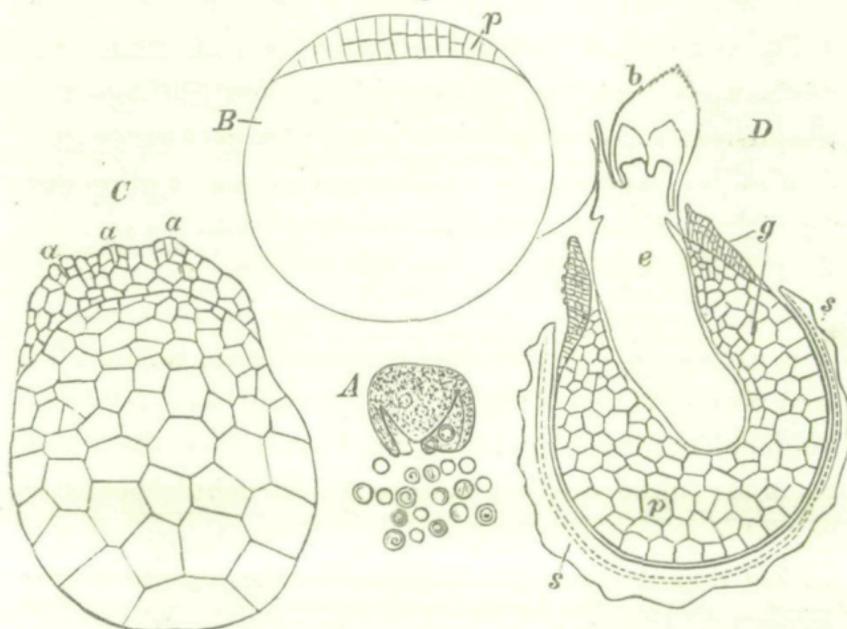
sind so klein, dass sie in der Spore eingeschlossen bleiben. Man kann aber in den kleinen Sporen mit Sicherheit die Entstehung von Spermatozoiden und in den grossen leicht die Bildung von Eiern und Archeogonien constatiren. (Fig. 8 und 9.)

Man sieht also, dass die kleinen Sporen männlich sind und die grossen weiblich. Und dieser Unterschied

drückt sich schon in der Grösse aus. Aus den befruchteten Eiern entwickeln sich genau so wie bei den Farnen die asexuellen Individuen.

Wir haben daher bei den Bärläppchen (oder Selaginellen) ebenso wie bei den echten Farnen einen Ge-

Fig. 9.



*B* bis *D* Grosssporen vom Bärläppchen im centralen Längsschnitte. (Nach Hofmeister.) *A* Kleinspore, reif und Spermatozoiden entleerend. *C*, *a* weibliche Organe; *p*, *g* Vorkeime, *e* Embryo, *b* Blatt.

nerationswechsel, und der Unterschied besteht nur darin, dass erstens zweierlei Sporen (männliche und weibliche) vorhanden sind, und zweitens, dass die entwickelten Prothallien ganz klein bleiben, so dass sie in der Spore eingeschlossen verharren.

Offenbar wird durch diese Kleinheit und Unkenntlichkeit der verborgenen Prothallien der ganze Generationswechsel schwer auffindbar und versteckt. Die geschlechtliche Generation ist fast ganz unterdrückt; aber sie existirt nichtsdestoweniger ebenso wie bei den Farnen.

Wir sehen überhaupt, dass je weiter wir in der Reihe von den Moosen zu den Farnen und durch die Bärlappgewächse und Wasserfarne zu den Bärläppchen hinaufsteigen, desto kleiner und unscheinbarer die Prothallien werden. Je höher wir in der Reihe der Gewächse hinaufsteigen, desto mehr wird die sexuelle Generation unterdrückt, desto mehr tritt die asexuelle in den Vordergrund. Bei den Moosen ist die sexuelle Generation die stets vor die Augen tretende. Betrachtet man einen grünen Moosteppich, so sieht man eine zusammenhängende Vegetation von Prothallien. Das, was als Moos (ohne die sogenannte Moosfrucht!) bekannt ist, ist die sexuelle Generation, ist der Vorkeim. Er ist bei den Moosen, quantitativ, die Hauptsache. Die Mooseier, welche sich in den an der Spitze der Moosstämmchen befindlichen Archegonien entwickeln, liefern nach der Befruchtung die sogenannten Moosfrüchte. Diese Moosfrüchte bestehen nur aus einer Kapsel mit Deckel, in welcher die Sporen entwickelt werden, und aus einem Stiele. Sie sind also sehr unvollkommen entwickelt, so unvollkommen, dass sie für sich allein gar nicht existiren könnten; sie bleiben daher mit dem Mutter-Prothallium in Verbindung,

werden von demselben ernährt. Das, was uns also in der vollständigen Moospflanze entgentritt, ist nicht eine einzige Pflanze, sondern besteht aus zwei Individuen derselben Art, die aber zwei verschiedenen Generationen angehören und voneinander wesentlich verschieden sind. Der untere Theil besteht aus dem meist einen Stengel und Blätter aufweisenden, grünen, fortwachsenden, sexuellen Prothallium; der obere Theil besteht aus der ungeschlechtlichen Generation, die die Sporen erzeugt und fast nur auf die Kapsel reducirt ist.

Während also bei den Farnen beide Generationen vollständig getrennt sind und die sexuelle Generation die reducirt ist, verhält sich die Sache bei den Moosen gerade umgekehrt; beide Generationen sind hier miteinander zu einem Scheinindividuum verwachsen, und die asexuelle ist die reducirt; so wie die Mistel auf den Bäumen, schmarotzt sie auf dem Prothallium.

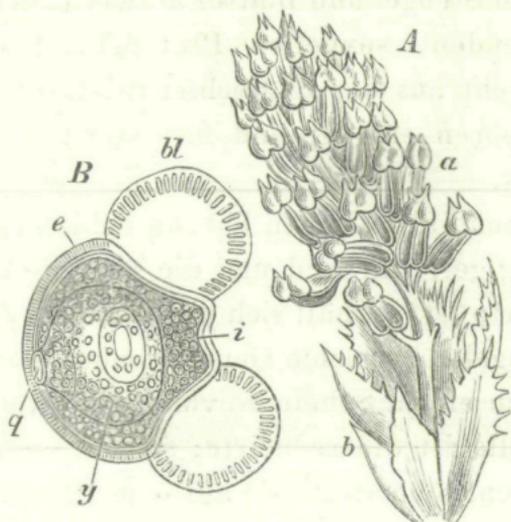
Von den Bärläppchen hinauf sind die nächsthöheren Pflanzen die Zapfenbäume (Cycadeen), dann die Nadelhölzer (Coniferen), die Gnetaceen und die monocotylen und dicotylen Angiospermen.

Die Nadelhölzer sind allbekannt. Eine monocotyle Angiosperme ist z. B. die Schwertlilie, eine dicotyle der Hopfen. Die Gnetaceen und Cycadeen sind weniger gewöhnliche Pflanzen und sollen weiterhin nicht berührt werden.

Wollen wir nun bei diesen Gewächsen, also hauptsächlich bei den Nadelhölzern und Angiospermen nach

dem Generationswechsel suchen, so müssen wir uns selbstverständlich an jene Organe halten, welche der Fortpflanzung dienen, also an die Blüten. Untersuchen wir z. B. eine blühende Tanne, so bemerken wir sofort, dass der Baum zweierlei Blüten hat. Die

Fig. 10.



Edeltanne.

*A* Kleinsporenstand (sogenannte männliche Blüthe); *B* eine Kleinspore (sogenanntes Pollenkorn), mit zwei blasigen luffterfüllten Anschwellungen der Aussenhaut und mehreren Zellen im Innern. (Nach Sachs und Schacht.)

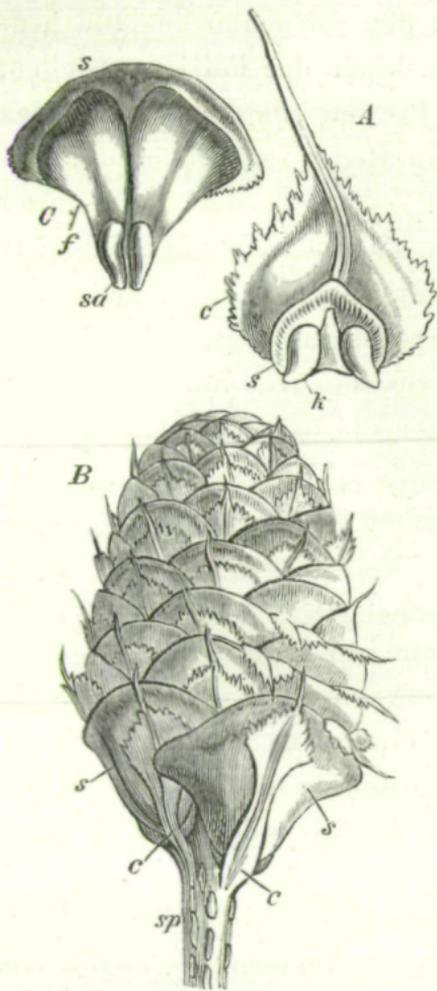
einen sehen aus wie Kätzchen, beim Schütteln stäuben sie stark und entlassen hiebei eine grosse Menge kleiner Körnchen (hier Blütenstaub genannt), welche uns sofort an die Mikrosporen erinnern. (Fig. 10.) Wir wissen in der That, dass dieser Blütenstaub zum Befruchten der Blüten dient, und erinnern uns hiebei daran, dass ja auch die Mikrosporen der Selaginellen

und verwandten Pflanzen denselben Zweck haben. Finden wir nun noch in den Körnchen des Blütenstaubes, wie dies thatsächlich der Fall ist, Zellen, welche als rudimentäres Prothallium gedeutet werden können, so werden wir mit Recht sagen können, dass der sich entwickelnde Pollenstaub der Nadelhölzer nichts Anderes sein kann als die sehr stark reducirte männliche Generation, während das Blütenkätzchen nichts Anderes als ein Sporenstand ist, völlig analog dem oberen Theile der Sporenähre von Selaginella. Der ganze Baum ist daher die asexuelle Generation, welche die Sporen erzeugt.

Wo finden wir nun aber die (weiblichen) Makrosporen?

Offenbar dort, wo sich die Frucht entwickelt. Diese ist aber bei der Tanne ein Zapfen, der schon zur Blüthezeit deutlich zu erkennen ist. Man bemerkt leicht, dass derselbe aus einer Axe oder Spindel von zahlreichen spiralig angeordneten und sich deckenden Schuppen aufgebaut ist. Am Grunde jeder Schuppe finden sich, wie allgemein bekannt ist, am reifen Zapfen zwei Samen. Diese Samen sind hier nicht in einer Frucht eingeschlossen, sondern sie liegen frei und nackt da, weshalb die Nadelhölzer zu den nackt-samigen Gewächsen gezählt werden. (Fig. 11.) Diese zwei Samen entwickeln sich nun aus zwei kleinen eiförmigen Körpern, welche nebeneinander am Grunde der Schuppen des jungen Zapfens sich finden. Diese Körper werden Samenknospen genannt. Sie bestehen

Fig. 11.



Edeltanne.

A Schuppe mit zwei Samenknospen (Grosssporenbältern), aus welchen schliesslich (Fig. C, sa) die Samen werden. B oberer Theil eines sogenannten weiblichen Blütenzapfens, d. h. Grosssporenbälterstandes. (Nach Schacht.)

aus einer Hülle und einem Kern. In dem letzteren befindet sich eine Zelle (Embryosack genannt), in welcher einerseits Zellen auftreten, die als Prothallium gedeutet werden, anderseits Gebilde, welche ganz so aussehen wie die Archegonien der Bärläppchen, so dass kein Zweifel obwalten kann, dass der Embryosack in der Samenknospe der Tanne nichts Anderes als die mit der Mutterpflanze in Verbindung bleibende Makrospore ist, in welcher deutliche Archegonien und ein rudimentäres Prothallium entstehen. Der weitere Verlauf lehrt nun in der That, dass nach der Befruchtung der Samenknospe die

junge ungeschlechtliche Pflanze in dem Archegonium entsteht. Sie entwickelt sich aber nur bis zum Keime, der in dem Samen, welcher indessen aus der Samenknospe erwachsen ist, einen Ruhezustand eingeht, aus welchem er erst beim Auskeimen erwacht.

Wir haben nun die Samenknospe als ein Behältniss kennen gelernt, welches eine Makrospore einschliesst, in welcher Makrospore sich Archegonien entwickeln, in denen die neue Generation entsteht.

Was ist nun also der Nadelholzsame? Nichts Anderes als der Behälter der Makrospore, welcher während der Entwicklung eines Eies zum ruhenden Keime sich auch weiter verändert hat und nun den letzteren einschliesst.

Man bemerkt sofort, dass solch ein Same demnach ein höchst merkwürdiges Gebilde ist, denn er besteht aus Theilen von drei verschiedenen Generationen. Die Hülle des Samens gehört der (1.) ältesten Generation an; das Gewebe des Kernes, in welchem der Embryo liegt, besteht aus dem weiter entwickelten Prothallium (2., geschlechtliche Generation), der Keimling endlich ist die 3. Generation, das Product der zweiten.

Man ersieht aus der ganzen Darstellung, dass von den Moosen angefangen alle Bindeglieder bis zu den Nadelhölzern vorhanden sind, so zwar, dass wir im Stande sind, alle Organe der einen Gruppe auf die der andern zurückzuführen, ohne dass ein begründeter Zweifel vorhanden wäre, so verschieden auch diese Organe aussehen mögen. Wir haben aber auch durch

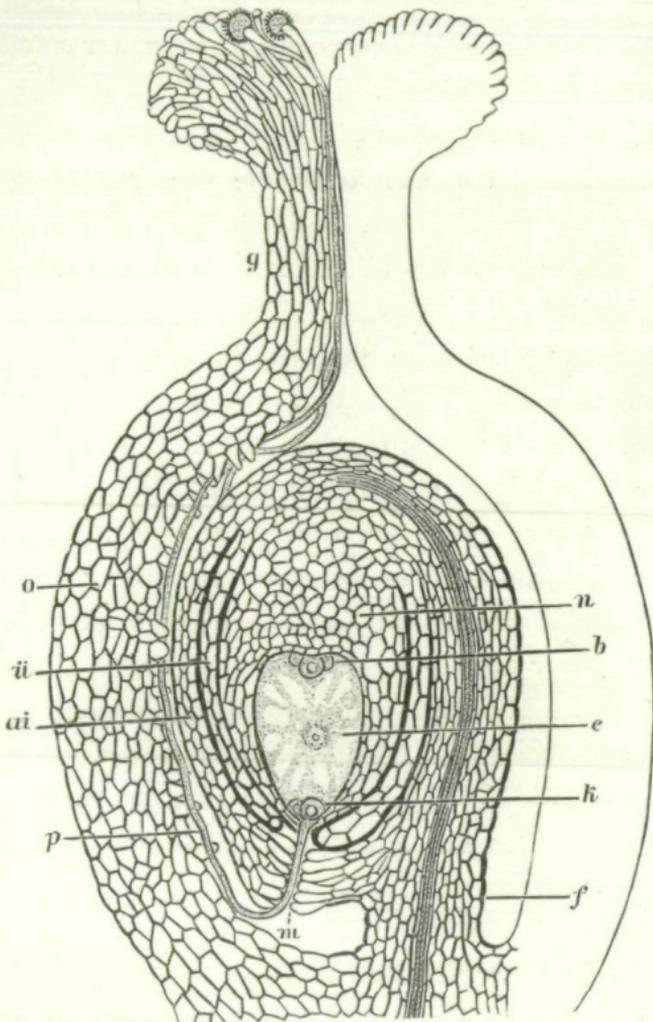
die aufgedeckten Thatsachen die grosse Kluft, welche scheinbar zwischen den Pflanzen, welche Samen bilden, und jenen, welche nur Sporen besitzen, überbrückt und uns überzeugt, dass die samenbildenden Nadelhölzer eigentlich auch Sporenpflanzen sind, aber Sporenpflanzen, deren Makrosporenbehälter sich zu Ruhezuständen entwickeln, die die junge dritte Generation einschliessen. Haben wir nun den Generationswechsel der Nadelhölzer erkannt, so wird es uns nun zum Schlusse auch nicht schwer werden, den noch verschlosseneren unserer gewöhnlichen Blütenpflanzen zu verstehen.

Betrachten wir uns zu dem Ende eine blühende Rose. Wir sehen zunächst aussen den Kelch und dann die wohlriechende Blumenkrone. Kelch und Krone sind offenbar nur Hüll- und Schutzorgane für die edleren und wichtigeren Theile, welche sie in der Knospe umschliessen. Ich meine hiemit die Staubgefässe und den Fruchtknoten. Die ersteren sind bei der Rose sehr zahlreich, und es ist ohneweiters klar, dass die Staubbeutel Sporenbehälter sind und dass der Blütenstaub so wie bei den Nadelhölzern die Mikrosporen darstellen, aus welchen die männlichen Prothallien der zweiten (sexuellen) Generation entstehen. Aber es kommt gar nicht zur Entwicklung eines Mikroprothalliums, denn das auf der Narbe des Fruchtknotens zum Pollenschlauche auswachsende Pollenkorn besteht nur aus einer einzigen Zelle, welche also das Antheridium selbst darstellt, und ein eigentliches männliches Prothallium fehlt.

Die weiblichen Makrosporen werden wir natürlich im Fruchtknoten suchen. Dieser besteht bei der Rose aus zahlreichen von einander völlig getrennten Theilfruchtknötchen, von welchen jedes eine einzige kleine Samenknospe einschliesst. In der Samenknospe werden wir, so wie bei den Nadelhölzern, den Makrosporenbälter (*Macrosporangium*) erkennen, der eine Grossspore einschliesst. Jede Samenknospe besteht nämlich aus zwei dünnen Hüllen und einem Kerne. Dieser letztere schliesst nun eine rundliche Zelle ein (Embryosack), in welcher das Ei entsteht. Neben dem Ei zeigen sich hier aber noch fünf andere Zellen, welche theils als Rudimente eines Archegoniums, theils als solche vom Prothallium betrachtet werden können. (Fig. 12.) Wir haben also auch in dem Fruchtknoten der Rose die Makrosporangien, Makrosporen, Archegonien und weiblichen Prothallien erkannt. Aus dem Ei entsteht der Keim, die dritte (ruhende) Generation, welche beim Auskeimen der Früchtchen zur neuen asexuellen Pflanze wird.

Während die männlichen Sporen in Folge ihrer Freiheit und Beweglichkeit ein gewisses selbstständiges Dasein führen und thatsächlich selbstständige Pflanzen darstellen, bleiben die weiblichen Makrosporen im Fruchtknoten eingeschlossen und lassen sich noch lange von der Mutterpflanze ernähren. Sie trennen sich erst als junge Keime, an denen man Blatt, Wurzel und Stengel unterscheiden kann, von dem Muttergewächse ab, in Form von Samen oder (z. B. gerade bei

Fig. 12.



Schematischer Längsschnitt eines Fruchtknotens (Kapsel mit Grosssporenbehältern), welcher nur eine Samenknospe (Grosssporenbehälter) enthält.

Oben die Narbe, *g* Griffel, *v* Wandung des Fruchtknotens, *f* Stiel (*funiculus*), *n* Kern, *ii* innere, *ai* äussere Hülle der Samenknospe, *e* Embryosack (Grossspore) mit dem Ei *k* und den Antipodenzellen *b* (Vorkeim?). An der Narbe sitzen zwei stachelige Pollenkörner (Kleinsporen), welche lange Pollenschläuche *p* zum Theil den Kanal (Mikropyle) *m* bis zum Ei *k* treiben, dieses befruchtend. (Nach Lürssen.)

der Rose) Früchtchen durch mannigfaltige Hüllen vor der rauhen Aussenwelt geschützt.

So sieht es mit dem Generationswechsel im Pflanzenreiche aus! Und nun ist es verständlich, welch' ein Fleiss und Genie dazu gehörte, die Fülle von verborgenen Thatsachen aufzudecken, ihren Zusammenhang zunächst zu ahnen und dann zu beweisen, Thatsachen, welche den Generationswechsel bei den höchsten Pflanzen bilden. Ein Vorgang, der vor urdenklichen Zeiten, als die Moose, Farne und Bärlappe die höchststehenden Organismen der Pflanzenwelt waren, als noch nicht fertige Blumen und die Königin dieser, die Rose, die Fluren belebten, klar und deutlich zu Tage lag, hat sich bis in die höchsten Regionen der heutigen Pflanzenwelt erhalten, ein mächtiges Bindeglied aller höheren Gewächse, der rothe Faden der Herkunft und Abstammung, der uns zeigt, wie alle höheren Gewächse von den Moosen aufwärts einen grossen Verwandtschaftskreis bilden, so verschieden sie auch sein mögen. Vor dem geistigen Auge eines Wilhelm Hofmeister verschwanden zuerst alle die hochaufgethürmten Schranken, welche die Sporen- und Samenpflanzen, die Blütenlosen und Blütenpflanzen, die Phanerogamen und Kryptogamen voneinander trennten! Wie zwei Fremdlinge standen früher Farnkraut und Blumen nebeneinander! Weit von einander wies sie der Forscher und nicht zu ahnen vermochte er die mächtige Kette des Generationswechsels, welche beide einander so nahe bringt.

Die klare Erkennung des Generationswechsels der höheren Pflanzen ist eine der grössten Errungenschaften wissenschaftlicher Natur dieses Jahrhunderts!

Drum Ehre und Bewunderung seinem Entdecker:  
Wilhelm Hofmeister!

---

#### Literatur.

1. Adalbert von Chamisso. Von G. Hesekei.
  2. Reise um die Welt mit der Romanzoff'schen Entdeckungsexpedition in den Jahren 1815—1818 auf der Brigg „Rurik“, Capitän Otto von Kotzebue. Von A. v. Chamisso.
  3. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. 1851. Von Wilhelm Hofmeister.
-

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Höhnel Franz Xaver Rudolf Ritter von

Artikel/Article: [Ueber den Generationswechsel im Pflanzenreiche. 399-430](#)