

# Ueber Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten.

Von

**N. Pringsheim.**

(Mit Taf. I. und II.)

## I. Ueber Sprossung der Moosfrüchte.

Zerschneidet man die Fruchtstiele reifer Moose und cultivirt man dieselben unter den geeigneten Maassregeln gegen Vertrocknung längere Zeit auf feuchtem Sand, so wachsen aus ihren Querschnitten Protonemafäden hervor, an welchen, ganz wie an anderen Protonemafäden, die aus Sporen, Stengeln oder Blättern der Laubmoose entstehen, sich Blatt- und Brutknospen bilden können. —

Wie ich bereits in einer kurzen vorläufigen Mittheilung<sup>1)</sup>, die hier in erweiterter Form wiederholt werden soll, angedeutet habe, ist man so im Stande die beblätterte Moospflanze mit Umgehung der Sporen unmittelbar aus dem Gewebe der Moosfrüchte zu erzeugen.

In manchen Fällen entstehen die Knospen an dem Protonemafaden schon unmittelbar dort, wo derselbe aus dem Gewebe des Fruchtstiels hervortritt (Taf. I., Fig. 2. 4.) und dann kann die Erscheinung sogar den täuschenden Eindruck hervorrufen, als ob die Blattknospe eine unmittelbare Adventivknospe des Stiels wäre, was jedoch, so weit meine Beobachtungen reichen, niemals der Fall ist.

Das Protonema der Seta gleicht in allen wesentlichen Eigenschaften, in der Richtung der Scheidewände, in der Umwandlung

<sup>1)</sup> Monatsbericht der Berliner Academie der Wissensch. vom 10. Juli 1876.

primärer und secundärer Zweige in Rhizoide und in der Bildung von Blatt- und Brutknospen vollkommen den gewöhnlichen protonematischen Bildungen der Laubmoose.

Untergeordnete inconstante Differenzen, die mit der Beschaffenheit der Zellen des Gewebes zusammenhängen, aus welchen das Protonema unmittelbar hervortritt, betreffen unwesentlichere Dimensions- und Färbungs-Unterschiede seiner ersten Zellen und verdienen keine weitere Ausführung.

Der anatomische Zusammenhang des Protonema mit dem Gewebe der Seta ist auf guten Längsschnitten leicht nachweisbar (Taf. II., Fig. 3. 4. 5.). Allein es scheint, dass nicht jede beliebige Gewebeszelle ein Protonema erzeugen kann. Denn in allen meinen bisherigen Beobachtungen sah ich nur die mittleren, zwischen dem peripherischen Rindengewebe und dem Centralstrange liegenden Zellreihen zu Protonemafäden auswachsen. Es hängt dies, wie ich glaube, mit dem Reichthum dieser Zellen an Reservestoffen zusammen. Vergleichende, genaue Angaben über die Verbreitung der Reservestoffe in dem Gewebe der reifen Moosfrüchte liegen nicht vor. Doch weist schon eine flüchtige anatomische Durchmusterung reifer Moosfrüchte aus den verschiedensten Gattungen nach, dass das Zurückbleiben von Reservestoffen in den verschiedenen Theilen der Moosfrucht — in der Seta, in der Kapselwand, im Operculum — auch nach völliger Ausstreuung der Sporen eine weit verbreitete Erscheinung ist. Schon diese Thatsache an sich weist auf die Möglichkeit einer Regeneration der Pflanze aus den Geweben der Moosfrucht hin oder legt doch wenigstens die Vermuthung nahe, dass die Function der Kapsel und der Seta mit der Reifung der Sporen nicht nothwendig abgeschlossen ist. —

Was zunächst die Seta betrifft, so finden sich selbst in den stark verdickten, englumigen Zellen ihrer peripherischen Rindenlagen noch Reservestoffe vor. Reichlicher treten diese in den mittleren Gewebepartien zwischen Rindenschicht und Centralstrang auf (Taf. I., Fig. 6.). Sie sind jedoch auch hier sehr ungleich und unregelmässig vertheilt, so dass inhaltreichere und inhaltärmere, ja inhaltleere Zellen hier scheinbar ohne Ordnung neben und unter einander zu liegen kommen. Unter diesen mit Reservestoffen gefüllten Zellen finden sich dann bei vielen von mir untersuchten Moosen (Arten von Poly-

trichum, Bryum, Funaria, Hypnum) auch solche, die neben Reservestoffen noch Chlorophyll führen (Taf. I., Fig. 6.). Diese halte ich nach Beschaffenheit ihres Inhaltes für vorzugsweise entwickelungsfähig.

Werden nun die zerschnittenen Stücke der Seta andauernd cultivirt, so findet unter tiefer Bräunung der Membranen zunächst in der Nähe des Querschnitts, später auch in tieferen Regionen, eine starke Inhaltsvermehrung in diesen Zellen statt. So entstehen an cultivirten Seta-Stücken regelmässig etwas unterhalb des Querschnitts dunklere, unregelmässig abgegrenzte Gewebepartien in den inneren Lagen, von welchen hin und wieder Stränge inhaltsreicher und stärker ergrüunter Zellen in unregelmässigen Richtungen ausgehen und bei halbdurchsichtigen Seten schon durch die peripherischen Rindenlagen, die an ihnen keinen Antheil nehmen, hindurchscheinen.

Die hervorstehenden Protonemafäden sind nun Verlängerungen oder Zweige einzelner Zellen dieser inhaltsreicheren Gewebepartien, die nahe am Querschnitte liegen (Taf. I., Fig. 4.; Taf. II., Fig. 1. 3. 4. 5.).

Es mag noch bemerkt werden, dass diese proliferirende, mittlere Gewebzone der Seta ihrem genetischen Werthe nach derjenigen Zone in der Kapselregion zwischen Columella und Kapselwand entspricht, in welcher die Urmutterzellenschicht der Sporen liegt. Obgleich die Zellenfolge der Sporogonien in der Region der Seta nicht so durchsichtig klargelegt ist, als in der Region der Kapsel, so ist doch wohl anzunehmen, dass die proliferirende Mittelzone der Seta aus der Entwicklung des Grundquadrats hervorgeht und daher dem fertilen Zellencomplexe<sup>1)</sup> angehört.

Man könnte hierin einen principiellen Unterschied sehen wollen zwischen der Protonema-Sprossung der Seta und der der Stämme, bei welchen letzteren die Protonemabildung ja vorzugsweise an die peripherischen Rindenzellen gebunden scheint. Allein ich lege hierauf weniger Werth. Schon die Brutknospenbildung aus der Spitze der Stämme lehrt, dass auch die mittleren Gewebepartien der Stämme proliferiren; auch werden Versuche mit durchschnittenen Stämmen ohne Zweifel zu dem Ergebniss führen, dass sie ebenso wie die Seten aus ihren mittleren Geweben Protonemafäden hervortreiben können.

<sup>1)</sup> V o u k, Entw. d. Sporog. v. Orthotrichum, pag 4 des Separatabdrucks. Sitzb. der K. Acad. d. Wiss. in Wien, Maiheft Jahrg. 1876.

Wenn dagegen die peripherischen Zellen der Seta bisher keine Entwicklung zu Protonemafäden gezeigt haben, so liegt dies offenbar nur daran, dass sie histologisch, so zu sagen, früher alt werden, als die mittleren Zellen, das heisst ihren bildungsfähigen Inhalt schon früher verlieren.

Denn die Seta stimmt in ihrer anatomischen Structur, man kann sagen, genau mit den Stämmen überein. Schon die Vergleichung der Querschnitte der Stämme und der Seten derselben Moose in den Abhandlungen von Unger<sup>1)</sup> und Lorentz<sup>2)</sup> lässt hierüber keinen Zweifel und jede eigene umfassendere Untersuchung bestätigt dies. Die grösseren Structur-Abweichungen der Seten von den höher entwickelten Moosstämmen sind nur durch das Auftreten der Blattspuren in diesen hervorgerufen und auf den Mangel der Blattbildung bei den Seten zurückführbar. Kurz, schon nach ihrem anatomischen Bau ist die Seta nur als ein blattloser, kümmerlich entwickelter Moosstamm zu betrachten und steht in dieser Beziehung trotz der constanten Anwesenheit des Centralstranges anatomisch durchaus nicht höher, eher niedriger als dieser.

Dies bestätigt die protonematische Sprossung der Seta auch morphologisch; denn sie weist nach, dass Stamm und Seta sich in den Formen vegetativer Reproduction gleichverhalten.

Schon hierdurch erhält die Lehre vom Generationswechsel der Moose eine berichtigende Einschränkung.

Die beiden Wechselabschnitte der Moose erscheinen nicht mehr, wie bisher, als nach Propagation und Gestaltung durchweg verschiedenartige Gebilde, sondern nur als relativ verschieden entwickelte Glieder gleichartiger Organisation, von denen das eine die Sporangien, das andere die Sexualorgane trägt.

Ferner zeigt die Erscheinung, dass unter Umständen im Generationswechsel der Moose die Sporenbildung übersprungen werden kann.

<sup>1)</sup> Ueber den anatomischen Bau des Moosstammes in: Sitzungsberichte der math.-naturw. Klasse der Kais. Acad. d. Wiss. in Wien. Band 43. Abtheilung 2. (1861) pag. 497.

<sup>2)</sup> Grundlinien einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose in: Jahrbücher f. wiss. Bot. Band VI. pag. 363 und Abhandlung. der Königl. Acad. d. Wiss. zu Berlin aus dem Jahre 1867. pag. 1.

Früher schon hat die Beobachtung der Prothalliensprossung von Farlow für die Farnkräuter einen Fall kennen gelehrt, in welchem bei diesen im Generationswechsel die sexuelle Zeugung ausfällt.

In beiden Fällen kann daher unter Umständen, dort durch Ausfall der Sporenbildung, hier durch Ausfall der Zeugung, die sonst regelmässige Abwechselung zwischen Sporen- und Eibildung unterbleiben.

In soweit ergänzen sich die beiden Beobachtungen gegenseitig. Sie tragen beide zu einer genaueren Bestimmung des Entwicklungsverhältnisses bei, welches im Generationswechsel seinen Ausdruck findet. Sie heben jedoch den Generationswechsel der Moose und Farn nicht auf, sondern erleichtern nur seinen Anschluss an diejenigen Entwicklungsvorgänge bei Thallophyten, welche auch hier den wahren, sexuellen Generationswechsel in die Erscheinung bringen. Sie erhalten endlich in den genetischen Beziehungen zu diesem Generationswechsel der Thallophyten ihr richtiges Verständniss und ihre ausreichende Erklärung.

Aber nicht in der Fruchtbildung, sondern in der Aufeinanderfolge freier, dimorpher Generationen finde ich den Generationswechsel bei den Thallophyten vertreten.

Diese von den verbreiteten Vorstellungen abweichende Anschauung, welche auch meinen Versuchen mit Moosen zu Grunde gelegen hat, soll nun in dem nachfolgenden Aufsätze ausführlicher und im Zusammenhang mit den Homologien der Sporangien und sexuellen Früchte ihre Begründung finden und, soweit dies jetzt thunlich ist, für die einzelnen Thallophytenkreise durchgeführt werden. Eine willkommene Bestätigung der Thatsache selbst — der Sprossung der Moosfrüchte — ist inzwischen bereits durch die Beobachtungen von Stahl in der Botanischen Zeitung vom 3. November 1876 erfolgt.

Zur Erklärung der Abbildungen der hierher gehörigen Tafeln I. und II. welche Sprossungen der Seten mehrerer Moose und Längs- und Querschnitte sprossender Seten darstellen, wird das Folgende genügen:

#### Tafel I.

Fig. 1. 4. 5. *Hypnum serpens*.

Fig. 2. *Hypnum cupressiforme*.

Fig. 3. *Bryum caespitosum*.

Fig. 6. Querschnitt sprossender Seta von *Hypnum serpens*.

Tafel II.

Fig. 1. *Hypnum serpens*.

Fig. 2. *Hypnum cupressiforme*.

Fig. 3. Längsschnitt d. sprossende Seta von *Hypnum serpens*.

Fig. 4. 5. Längsschnitt d. sprossende Seta von *Bryum caespitosum*.

## II. Ueber den Generationswechsel der Thallophyten und seinen Anschluss an den Generationswechsel der Moose.

Die Lehre vom sexuellen Generationswechsel<sup>1)</sup> der Pflanzen, durch Hofmeister's umfassende Untersuchungen für die Cormophyten begründet, verlangt eine auf die Thallophyten ausgedehnte, einheitliche Behandlung.

Bisher hat man die dem Generationswechsel der Cormophyten gleichwerthige Erscheinung in der Fruchtbildung der Thallophyten gesucht. Hieraus ist dann für Florideen und Ascomyceten die Lehre von den „sexuellen Sprossgenerationen“ entstanden.

Die Wechselgenerationen der Thallophyten haben jedoch durchweg einen viel selbständigeren Character als die der Cormophyten. Ihre

<sup>1)</sup> Unter „sexuellen Generationswechsel“ verstehe ich im Gegensatze zur Sprossfolge alle Erscheinungen einer durch das Eingreifen des Geschlechtsactes bedingten Succession von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen (neutralen) Individuen oder Stöcken. Gegen den Ausdruck „antithetischen Generationswechsel“ (Čolakovsky: über die verschiedenen Formen und die Bedeutung des Generationswechsels der Pflanzen. Sitzungsber. d. math.-naturw. Classe d. böhmischen Gesellsch. d. Wiss. 6. März 1874) hat bereits Al. Braun (Gymnospermie der Cycadeen Monatsber. d. Königl. Academie d. Wiss. zu Berlin, April 1875 pag. 294) Einsprache erhoben. Er ist am allerwenigsten für die Wechselgenerationen der Thallophyten in meinem Sinne anwendbar. Allein auch die Bezeichnung „embryonaler Generationswechsel“ (Braun a. a. O.) würde höchstens für die Cormophyten Geltung haben können, nicht für die Thallophyten, bei welchen von einem Embryo nicht die Rede sein kann. Die Bezeichnung der hierher gehörigen Erscheinungen als „sexueller Generationswechsel“ erscheint daher als die umfassendste und drückt zugleich den wesentlichsten Character aus, welcher sie hervorruft. Neben diesem eigentlichen Generationswechsel giebt es bei Pflanzen nur noch die Aufeinanderfolge verschiedenartiger Axen einer Generation, die Sprossfolge, die man als „vegetativen Generationswechsel“ bezeichnen kann. Während der sexuelle Generationswechsel, wie ich ihn begreife und in diesem Aufsätze für die Thallophyten festzustellen suche, ganz in die Sphäre der Fructification, fällt der Sprosswechsel ganz in die der Vegetation. —

Früchte sind keineswegs die homologen Gebilde der neutralen Generationen der Cormophyten — des Sporogoniums der Moose und der Farnpflanze.

Der Generationswechsel der Moose schliesst sich vielmehr unmittelbar an diejenigen Erscheinungen der Aufeinanderfolge freier Generationen bei Thallophyten an, von denen die einen die neutralen, die anderen die sexuellen Pflanzen darstellen; eine Aufeinanderfolge, deren regelmässige Wiederkehr ich schon in meinen ersten algologischen Abhandlungen an Saprolegnien, Vaucherien, Oedogonien, Coleochaeteen ausführlich beschrieben habe.<sup>1)</sup>

Die Erweiterung, welche seitdem unsere Kenntnisse über die Sexualität und den Entwicklungsgang der Thallophyten erfahren haben, weisen die Uebereinstimmung der beiden Erscheinungsreihen nach und die Identität der Seta und des Moosstammes, wie sie aus der vegetativen Sprossung der Seta erschlossen werden darf, ist nur eine weitere Bestätigung derselben.

In diesem Anschluss treten dann auch die wahren Homologien der sexuellen Früchte mit den neutralen Sporangien deutlich hervor, und die Homologien der Mooskapsel mit den Sporangien der Farnkräuter und den Pollensäcken der Gymnospermen und Phanerogamen, die bei der gegenwärtigen Betrachtung mehr zurücktraten,<sup>2)</sup> werden wieder in ihre alten Rechte eingeführt; die Früchte der Thallophyten aber erscheinen nicht mehr als die homologen Gebilde der neutralen Generationen der Cormophyten, — des Sporogoniums der Moose und der beblätterten Farnpflanze.

Um diesen im Folgenden näher ausgeführten Gedanken an einigen Beispielen sofort klar zu machen, so steht, wie ich meine, das Moossporogonium zur Moospflanze etwa in dem Verhältnisse, wie die Sporangien tragenden Saprolegnien-Exemplare zu den die Oogonien tragenden; oder wie unter den Florideen die Exemplare mit Vierlingsfrüchten zu den Exemplaren mit Kapsel Früchten. Ich wende mich daher hier zunächst gegen die Vorstellung von den Fruchtgenera-

<sup>1)</sup> Nova Acta. A. C. L. N. C. Vol. XXX. P. 1. pag. 428—433. Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. I. pag. 59—62; und II. pag. 25—27. Es fällt diese Aufeinanderfolge weder nothwendig noch immer mit den Reihen- und Uebergangs-Generationen von Naegeli (Einzellige Algen Seite 25) zusammen, welche schon ausserhalb der Fructification liegende Vorgänge mitbegreifen.

<sup>2)</sup> Man vergl. z. B. Sachs, Lehrb. d. Botanik IV. Auflage pag. 341.

tionen bei den Thallophyten überhaupt und im Besonderen gegen die Vorstellung von den „sexuellen Sprossgenerationen“ bei Florideen und Ascomyceten.

Unter den Früchten und Sporen der Oosporeen finden sich allerdings einzelne unzweifelhafte Anschlüsse an die Moosfrüchte. Schon einige Jahre nach Hofmeister's Untersuchungen habe ich auf diese Homologie einiger Algenfrüchte mit der Moosfrucht bei Coleochaete und Oedogonium<sup>2)</sup> aufmerksam gemacht. Vaucheria, Oedogonium, Coleochaete sind seitdem wiederholt zum Ausgangspunkt der Vergleichung der Thallophytenfrüchte mit den Moosfrüchten geworden. An die Oosporen von Vaucheria und Oedogonium knüpfen wieder die anderen sexuell entstandenen Oosporen und Zygosporanien an; diese sind theilweise wie einsporige Früchte angesehen worden, ein Punkt, auf den ich weiter unten zurückkommen werde. So zeigt die zusammenhängende Reihe dieser Sporen durch Coleochaete einen natürlichen Uebergang zu den Moosfrüchten. Denn die befruchtete Gonosphäre von Coleochaete ist offenbar einerseits der befruchteten Gonosphäre der Moose und andererseits den Oosporen von Oedogonium und Vaucheria und ebenso der durch Paarung entstandenen Oospore von Pandorina oder den Copulationssporanien der Spirogyren gleichwerthig.

Daraus folgt für Coleochaete die bereits in meiner ersten Veröffentlichung gegebene Deutung, dass der innere Gewebekörper der Frucht, in welchem die Schwärmsporen entstehen, die zweite Generation im Sinne des Sporogoniums der Moose bildet, dass ferner das berindete Oogonium dem Archegonium der Moose aequivalent und endlich dass die ganze Coleochaete-Frucht daher auch der ganzen Moosfrucht gleichwerthig ist, d. h. dem Sporogonium sammt Calyptra oder dem Sporogonium sammt Vaginula und Haube.

Diese Deutung schliesst sich genau an den Bau und die Entwicklung der einzelnen Theile der Moosfrucht an und ich halte sie noch heute für richtig.

Nun hat man aber später die Vergleichung mit der Moosfrucht auf die Früchte aller Thallophyten ausgedehnt, indem man bei ihnen überall den Gegensatz der Wechselgenerationen in einem Gegensatz von Pflanze und Frucht hat finden wollen, während ich glaube, dass

<sup>1)</sup> Monatsbericht der Berliuer Academie vom Mai 1856. Pag. 235.

derselbe in dieser Form, soweit bis jetzt bekannt, nur bei Coleochaete und rudimentär vielleicht noch bei wenigen niedrigen Algen und Pilzen besteht.

Zugleich haben die Befruchtungsvorgänge bei Florideen, bei welchen die Frucht sichtlich als ein Product des Sexualactes erscheint, den Anstoss gegeben, hier nicht mehr, wie bei Coleochaete, zwischen Sporenkörper und Fruchthäuse genau zu unterscheiden, sondern die ganze Frucht als das homologe Organ des Sporogoniums der Moose anzusehen, eine Anschauung, die ich gleichfalls nicht für zulässig halte, die aber allgemein verbreitet ist.

So finden die neueren Mycologen in dem Verhältniss der Pilzfrucht zum Mycelium einen ähnlichen durch die Zeugung bedingten Gegensatz, wie zwischen dem neutralen Moossporogonium und der sexuellen Moospflanze. Hierin stimmen wenigstens alle diejenigen überein, die das Geschlecht der Ascomyceten anerkennen.

Diese Auffassung theilen auch die Schriftsteller, welche in neuerer Zeit die Erscheinungen des Generationswechsels bei den Pflanzen zum Gegenstand vergleichender Betrachtungen gemacht haben und halten sie nicht nur für Ascomyceten und Florideen, sondern überhaupt ganz allgemein bei Algen und Pilzen aufrecht. So z. B. Celakowski<sup>1)</sup> und Alex. Braun<sup>2)</sup>.

Um die ganze Reihe dieser Fruchtbildungen in der Weise, wie es hier geschehen ist, an die Fruchtbildung der Moose anzuschliessen, musste man nothwendig den wesentlichsten Character der Wechselgenerationen, die Entstehung aus einer freien Zelle, fallen lassen und gewann scheinbar den Anschluss, indem man die Früchte der Florideen und Ascomyceten als „Sprossgenerationen“ den freien Generationen bei Moosen und Gefässcryptogamen an die Seite stellte.

Diese Sprossgenerationen hat Sachs<sup>3)</sup> alsdann sogar auf Chara und Coleochaete ausgedehnt. So erscheint nun bei Coleochaete gar nicht mehr das innere Sporengewebe, sondern die ganze Frucht als das homologe Organ des Sporogoniums. Wir stossen hier auf Abweichungen und Widersprüche in den Vorstellungen, die eine Klärung der Begriffe durchaus nothwendig machen, zumal wir sogar

<sup>1)</sup> Sitzungsber. d. böhm. Gesellsch. d. Wiss. vom 6. März 1874.

<sup>2)</sup> Monatsber. d. Berliner Academie der Wiss. April 1875. Pag. 298 u. f.

<sup>3)</sup> Lehrbuch der Botanik. II. Auflage.

innerhalb der gemeinsamen Vorstellung der „Sprossgenerationen“ bei denjenigen Schriftstellern, die sie theilen, zweien nicht nur ihrem Umfange, sondern auch ihrem Inhalte nach durchaus verschiedenen Anschauungsweisen begegnen. Denn die Einen betrachten die ganze Frucht, wie sie als einheitliches Gebilde an der Pflanze in die Erscheinung tritt, die Anderen nur einen Theil derselben — etwa das aus den Fruchtanfängen sich entwickelnde fertile Gewebe — für den neuen Spross, die „Sprossgeneration“ der Pflanze und dem Sporogonium der Moose gleichwerthig.

Allein meiner Ueberzeugung nach hat die Einführung des Sprossbegriffes in die klaren Vorgänge des sexuellen Generationswechsels den Blick von den realen Anfängen der neuen Generationen überhaupt abgelenkt.

Es ist kaum zu sagen und nirgends scharf und klar ausgesprochen, was eigentlich unter dem Begriff der zum sexuellen Generationswechsel gehörigen „Sprossgeneration“ verstanden werden soll.

In zahlreichen Entwicklungskreisen der Thallophyten sind die den Sprossen entsprechenden Bildungseinheiten unfassbar. Es ist daher der willkürlichen Deutung allerdings ein weiter Spielraum gegeben.

Allein man darf gewiss nicht jeden beliebigen Complex von Gebilden, Organen oder Theilen von Organen, der mehr oder weniger den Eindruck einer abgeschlossenen Gestalt gewinnt, als Spross oder Sprossgeneration bezeichnen. Es muss doch verlangt werden, dass auch die Sprossgenerationen der Thallophyten eine in der Entwicklung der Pflanze wiederkehrende Wachsthumseinheit repräsentiren. Und dies allein genügt auch nicht. Soll der Spross eine höhere, morphologische Einheit als die Zelle beanspruchen — und sonst hat er keinen Sinn — so muss er offenbar bereits eine gegliederte Wachsthumseinheit darstellen, innerhalb deren Sphäre differenzirte Theile als Organe des Sprosses erkennbar werden. Nun kommen zwar in vielen Thallophytenkreisen Wachsthumseinheiten vor, die dem cormophytischen Sprosse sich nähern und ich selbst habe mich bemüht für einige Fälle nachzuweisen, dass das gegliederte Thallom durch zunehmende Wachsthumabweichungen seiner ursprünglich gleichartigen Verzweigungen den Character von Sprossen gewinnen kann<sup>1)</sup>. Allein

<sup>1)</sup> Ueber den Gang der morphologischen Differenzirung in der Sphacelarien-Reihe: Abhandl. d. Königl. Acad. d. Wiss. in Berlin vom Jahre 1873.

dies ist für die Mehrzahl der Thallophytenkreise, in denen, wie ich es auffasse, die Differenzirung des Sprosses sich erst vorbildet, noch nicht durchgeführt und die Existenz von Thallomen, die noch keinen cormophytischen Werth haben, gilt namentlich für die grössere Reihe derjenigen Formen, deren Früchte man als Sprossgenerationen bezeichnet hat.

Endlich haben diese Früchte, selbst wenn man die Existenz von Sprossen überall supponiren wollte, und auch dort, wo sie wirklich anzunehmen sind, durchaus nicht nothwendig und nicht überall den Werth von Sprossen.

Für die Characeen, deren Aufbau eine bereits deutlich-cormophitische Gliederung zeigt, mag das gelten. Bei ihnen kann die Fruchtanlage als Spross betrachtet werden, allein auch hier fällt der Fruchtspross gar nicht mit der neuen Generation zusammen. Wir haben es hier mit der Metamorphose eines ganzen Sprosses — sofern man die Fruchtanlage für einen solchen hält — in ein weibliches Sporangium (Archegonium) zu thun.

Für Coleochaeteen, Florideen und Ascomyceten liegt das Verhältniss wieder anders.

Hier repräsentiren die Früchte in den meisten Fällen nicht einmal eine einzige in sich geschlossene Wachsthumseinheit.

Ihre Bildungsgeschichte zeigt, dass in ihnen, wie bei Coleochaete, drei mehr oder weniger ihrem Ursprung und ihrer Bedeutung nach wesentlich verschiedene Theile zusammentreten. Der Sporenkörper, seine Hülle und die neuen Generationen. Es bleibt hier nur der täuschende Eindruck der abgeschlossenen Gestalt, welcher diesen Früchten den Anschein von Bildungseinheiten giebt.

Diesen Character theilen jene Früchte jedoch nicht nur mit den einfacheren Fruchtformen der Oosporeen — den Oogonien —, bei welchen die Auffassung als sexuelle Sprossgenerationen ganz unhaltbar wäre, sondern überhaupt mit allen Fructificationsorganen — Sporangien- und Antheridienformen — derjenigen Thallophyten, deren Thallus eine über die einzelne Zelle hinausgehende Differenzirung erreicht. —

Die Uebereinstimmung in Stellung und Anordnung und die Analogien im Bau und in der Entwickelung zwischen Kapsel Früchten, Vielingsfrüchten und Antheridien der Florideen, oder zwischen den einfächrigen und den vielfächrigen Sporangien und den

Antheridien der Phaeosporeen oder auch zwischen den Peritheciën, den Pycniden und den Spermogonien u. s. w. lassen die verschiedene Deutung der einen als Generationen, der anderen als Organe kaum zu. Denn Sporangien, Antheridien und weibliche Früchte bilden drei parallel laufende Reihen von Organen, die in jeder Reihe von einer einfachen, einsporigen oder mehrsporigen Mutterzelle zu complicirter gebauten Formen ansteigen und schon in ihren einfacheren Formen eine deutliche Abgeschlossenheit und Selbständigkeit gegenüber der Mutterpflanze annehmen. —

Es ist kaum nöthig dies mit Beispielen zu belegen. Nur um den gleichartigen Gang dieser steigenden Differenzirung und Gewinnung einer selbständigeren Gestalt in den drei Reihen anzudeuten, greife ich einige Formen heraus.

Für die Sporangien: Mutterzellen der Schwärmosporen bei Oedogonium; Zoosporangien von Vaucherien, Saprolegnien, Codium; Oosporangien und Trichosporangien e. p. der Phaeosporeen; Vierlingsfrüchte und Schistidien der Florideen. Pycniden.

Für die Antheridien: Mutterzellen der befruchtenden Schwärmosporen bei Coleochaete. Antheridien von Vaucheria; von Farn; Cutlerien; Polysiphonien; Laurencien; Spermogonien der Flechten; Antheridien der Characeen.

Für die sexuellen Früchte: Oogonien von Vaucheria; von Dictyota; von Fucus; von Saprolegnia; Copulationsfrüchte der Zygnemeen, Desmidiaceen, Mucorineen; Oogonien von Zanardinia. Kapselfrüchte; Apothecien; Peritheciën; Sporenknöspchen der Characeen. —

Ueberblickt man die vielseitigen Analogien dieser drei Reihen von Organen, so drängt sich von selbst die Deutung auf, dass sie einen gemeinsamen Ursprung haben, dass sie nach drei Richtungen divergirende Gestaltungsreihen einer einzigen Grundform, eines ursprünglich einheitlichen Fructificationsorgans — des neutralen Sporangiums — darstellen, aus welchen sie bei der Differenzirung der Sexualität entstanden sein möchten.

Wir können in diesem Sinne daher von sächlichen, männlichen und weiblichen Sporangien, als drei Reihen von Organen reden, die eine genetische Correlation zu einander haben und deren Homologien

über die Thallophyten hinausreichen. In den Cormophyten verkümmern die weiblichen Sporangien — Calyptra der Moose; Gewebepolster des Embryo bei Gefäßcryptogamen — von den Moosen aufwärts, bis sie bei Gymnospermen nur noch spurweise vorhanden in den Phanerogamen verschwinden. In wie weit nun diesen Sporangienformen der drei Reihen der Werth von ganzen Sprossen, Theilen von Sprossen oder Spross-Complexen zukommt, oder in wie weit Theile verschiedenartiger Sprosse in ihre Bildung eingehen, muss für jeden einzelnen Fall genau unterschieden werden und hängt von der Höhe der sprossartigen Differenzirung ab, welche das Thallom auf dieser Stufe der Entwicklung überhaupt erreicht hat. —

Es rechtfertigt sich daher unter keinem Gesichtspunkte, der ganzen Frucht von Coleochaete und den ganzen Früchten der Florideen und Ascomyceten den Character von einheitlichen Sprossgenerationen zu vindiciren und sie mit den Generationen der Cormophyten zu vergleichen, die unter jedem Gesichtspunkte wahre und volle Bildungseinheiten repräsentiren.

Ebenso wenig können aber bestimmte Theile des Gewebes der Früchte — etwa das fertile Gewebe, wenn man dasselbe für sich allein als Ganzes betrachten wollte — als die zweite Generation, und diejenigen Gewebelemente, welche den befruchteten Einfluss direct erfahren haben, als die Anfänge dieser Generation gelten.

Bei Florideen nimmt immer, bei den Ascomyceten zum Theil das direct befruchtete Organ — Trichogynehaar; copulirende Zelle des Carpogon — gar nicht an der Bildung des eigentlichen Fruchtkörpers und des Sporenlagers Theil. Man könnte deshalb durchaus nicht ohne Weiteres und ohne genaue Scheidung den ganzen Trichophor oder das ganze Carpogon als die Anfänge der neuen Generation bezeichnen.

Als solche müssten vielmehr bald die Basis der Trichogyne allein, bald diese mit einer oder mehreren Zellen des Trichophor, bald das ganze Ascogon, bald eine oder mehrere Zellen des Carpogon gelten, sämmtlich oder vorwiegend Zellen, die den befruchtenden Einfluss gar nicht direct erfahren haben. Die Scheidung zwischen befruchteten und unbefruchteten Zellen wäre hier, sobald man einmal über die Stelle, wo die Copulation stattfindet, hinausgeht, in den meisten Fällen gar nicht scharf durchführbar. Und ebenso, wie diese

Anfänge an sich, so würden auch ihre Producte schon in nächst verwandten Formen keine gleichartige, und am allerwenigsten eine morphologische Einheit repräsentiren. Das fertile Gewebe z. B. für sich allein aus seiner Hülle geschält, würde in den verschiedenen Formen äusserst verschiedene Gebilde begreifen und nicht einmal jene abgeschlossene Einheit der äusseren Gestalt besitzen, welche man für die Auffassung der ganzen Frucht als Sprossgeneration noch anführen kann. —

In der That sind auch Trichophor mit Trichogyne und Carpogon nicht die Anfänge neuer Generationen, sondern Anfänge von Sexualorganen an der weiblichen Pflanze. Sie haben morphologisch genau den gleichen Werth wie die Archegonien der Moose und Farn, die gleichfalls nicht Anfänge neuer Generationen, sondern die Bildungsstätten der neuen Generationen sind. So auch hier. Der einzige Unterschied besteht darin, dass die Trichophore und Carpogone der Florideen und Pilze die Sporen nicht immer durch einen rein endogenen, sondern theilweise durch einen proliferirend endogenen Bildungsvorgang erzeugen.

Einige, z. B. die Ascogone von Eurotium, die Trichophore der wahren Favellen und Favellidien, sind selbst hierin von den Oogonien und Archegonien gar nicht oder nur wenig verschieden.

Man hat die unleugbare Bedeutung der Früchte der Florideen und Ascomyceten als Organe der Mutterpflanze und ihre vorhin weiter ausgeführten Homologien mit den anderen Fructificationsorganen — Sporangien und Antheridien — nur deshalb übersehen, weil hier die auffallende Erscheinung hinzutritt, dass das weibliche Organ direct und schon vor Anlage der neuen Generationen befruchtet wird.

Allein es findet bei den Pflanzen gar keine nothwendige Beziehung des Zeitpunktes der Befruchtung zu der Zeit der Entstehung der neuen Generation statt und der Act der Befruchtung kann ebenso gut vor der Anlage der neuen Generationen erfolgen, als er in anderen Fällen nach der Anlage derselben erfolgt. —

Man könnte daher selbst über Trichophor und Carpogon hinausgehen und die Mutterzellen der Kapselsporen oder die Asci der Ascomyceten als die neuen Sprossgenerationen bezeichnen und auch diese noch nirgends vertretene Ansicht könnte ebenso gut ihre Vertheidiger finden; allein es liegt Nichts näher, als der Hinweis auf die wahren Anfänge

der neuen Generationen in den Früchten. Nur sind dies nicht die ganzen Fruchtanfänge, auch nicht im Zusammenhange mit der Mutterpflanze verbliebene Gewebezellen, die den Einfluss der Befruchtung erlitten haben, sondern sie sind — wie die Oosporen — isolirte, freie Zellen, die die auf einander folgenden Generationen scharf von einander scheiden. Es sind die Sporen der Kapsel Früchte und die Sporen der Asci.

Nach dieser Auffassung entstehen daher die Anfänge der Generationen bei den Thallophyten überall als freie Zellen, die einen ohne Beziehung zur Befruchtung in den Sporangien (neutrale Sporangien oder auch neutrale Früchte); die anderen mit Beziehung zur Befruchtung in den Oogonien oder in und an den Archegonien jeder Art (weibliche Sporangien).

Die Letzteren werden entweder, wie die wahren Gonosphären der eigentlichen Archegoniaten, direct befruchtet oder sie entstehen wie bei Florideen und Ascomyceten unter dem Einfluss der Befruchtung in den befruchteten Sporangien, d. h. der materielle Einfluss der Befruchtung wird bei diesen Pflanzen im Gewebe des weiblichen Sporangiums von der eigentlichen Copulationsstelle bis auf die Sporen fortgeführt. —

Dieser Vorstellung liegen im Pflanzenreich weit verbreitete und allgemein bekannte Erscheinungen zu Grunde. Ueberall, wo es zur Entstehung einer höher entwickelten Frucht kommt, reicht der Einfluss der Befruchtung auch bei den Thallophyten über die Stelle, wo sie unmittelbar ausgeübt wird, hinaus und macht sich in zwei getrennten, von einander genau zu unterscheidenden Wirkungen geltend. Der einen unterliegen die Anfänge der neuen Generationen; der anderen ihre Bildungsstätten (weibliche Sporangien im weitesten Sinne — Trichophore, Carpogone, Archegonien). Durch die erstere werden die Anfänge der neuen Generationen sexuell vollendet; durch die zweite die verschiedenen Formen der sexuell beeinflussten Fruchtgehäuse<sup>1)</sup>)

<sup>1)</sup> Als sexuell beeinflusste Fruchtgehäuse gelten mir die Fruchthülle sammt Oogonium bei Coleochaete; das Sporenknöspchen der Characeen? die Kapsel frucht; die Perithezien; die Apothecien; die Calyptra mit einem Theil des Blütenbodens bei den Lebermoosen; Calyptra, Vaginula und ein Theil des Blütenbodens bei den Laubmoosen und das Gewebepolster, in welchem der Embryo der Gefässcryptogamen später eingebettet erscheint. In Gymnospermen und Phanerogamen verschmelzen die neutralen und die sexuellen Fruchtgehäuse zu einer einzigen Bildung.

hervorgerufen oder in ihrer Entwicklung gefördert. Obzwar diese beiden Wirkungen in den meisten Fällen zusammenfallen und durch einen einzigen Befruchtungsact ausgeübt werden, so treten sie dagegen doch in anderen Fällen sichtlich in zwei getrennte Acte auseinander.

Bei den Phanerogamen kann die Annahme eines sogenannten, von der Befruchtung unabhängigen Fruchtungsvermögens keineswegs die Thatsache umstossen, dass die Entwicklung der Frucht so gut wie die des Embryo unter dem Einflusse der Befruchtung steht. Es hiesse die Ausnahme zur Regel machen, wollte man diesen Einfluss leugnen, denn Niemand wird doch, weil Parthenogenesis besteht, die Existenz der Befruchtung bezweifeln.

Wie weit dieser Einfluss hier reicht, von welchen Bedingungen er abhängt, ob die Wirkung mittelbar durch den Embryo oder direct auf das Gewebe der Narbe, des Griffelcanals oder des Ovulums erfolgt mag zunächst dahin gestellt bleiben. Ich verweise hierüber auf die älteren Erfahrungen von Gärtner und die neueren Untersuchungen von Hildebrand an Orchideen<sup>1)</sup>.

Bei den Cryptogamen ist es dagegen unzweifelhaft, nicht nur dass die Befruchtung diese doppelte Wirkung hat, sondern dass dieselbe auch in verschiedenen Entwicklungsperioden und an verschiedenen Stellen des weiblichen Sexualorgans ausgeübt und hier von einer Stelle auf die andere übertragen wird.

Hiernach lassen sich mehrere Modificationen des Befruchtungsacts unterscheiden.

In der einen grossen Reihe von Formen wird direct die Gonosphäre befruchtet und die Wirkung überträgt sich von hier aus auf das Bildungsorgan, das Archegonium.

Dies ist bei Coleochaete und bei allen eigentlichen Archegoniaten der Fall. Die Entstehung der Hülle bei Coleochaete, die Wucherungen und Neubildungen in den Archegonien und dem Blütenboden, die bei den Moosen zur Entstehung der Calyptra oder Vaginula, sowie zur Erhebung des Blütenbodens führen, bei den Gefässcryptogamen aber die Bildung des Gewebepolsters hervorrufen, in welchem später der Embryo eingebettet liegt, sie alle stehen in gleicher oder

<sup>1)</sup> Man vergleiche hierüber: Gärtner, Beiträge zur Kenntniss der Befruchtung. (1844) Bd. I. Capit. X., XII. und: Ueber die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche (1849). Cap. XIX. — Ferner Hildebrand: Die Fruchtbildung der Orchideen etc., in der Bot. Zeitung 1863. Nr. 44. — und Darwin: Das Variiren der Thiere und Pflanzen (Deutsche Uebersetzung, Stuttgart 1868) Bd. I. pag. 511 u. f.

ähnlicher Abhängigkeit vom Befruchtungsact, wie die Entstehung des Sporogonium der Moose und des Embryo der Gefässcryptogamen. Sie unterbleiben, wenn die Befruchtung unterbleibt, treten dagegen in Folge derselben regelmässig ein<sup>1)</sup>.

Bei den Florideen und Ascomyceten sehen wir nun das umgekehrte Verhältniss.

Die Einleitung der Befruchtung, die Copulation, wird hier an dem Primordium der Bildungsorgane der Sporen, d. h. an der noch unentwickelten Anlage der Frucht ausgeübt, aber ihre Wirkung pflanzt sich von hier aus weiter auf das Bildungsorgan selbst und auf sein Product, die Sporen, fort. Ich betrachte daher die Kapselsporen der Florideen und die Ascosporen der Ascomyceten nicht — wie man bisher pflegte — als geschlechtslos erzeugte, sondern selbst als sexuell erzeugte Sporen, als wahre Oosporen. Während aber die durch Befruchtung von Gonosphären entstandenen Oosporen direct befruchtete Oosporen sind, sind die Kapselsporen der Florideen und die Ascosporen der Ascomyceten mittelbar, durch ihre Sporangien, befruchtete Oosporen. Trichophore und Carpogone aber sind nur unmittelbar befruchtete Archegonien-Formen.

Dass diese Betrachtung nicht etwa bloss eine morphologische Speculation, sondern der natürliche Ausdruck der Erscheinung ist, erweisen diejenigen Modificationen der Befruchtung, bei welchen sie deutlich in zwei, von einander getrennte Acte zerfällt, und ferner diejenigen Fälle, bei welchen die materielle Uebertragung der Befruchtung von einer Stelle auf eine andere sogar äusserlich sichtbar wahrgenommen werden kann.

Ich habe vor einigen Jahren den eigenthümlichen Befruchtungsvorgang bei Saprolegnia und Achlya beschrieben<sup>2)</sup> und nachgewiesen, dass die sonst in einen Act vereinigten Wirkungen der Befruchtung hier deutlich in zwei Acte getrennt in die Erscheinung treten. Bei

<sup>1)</sup> Wollte man hier an eine gleichzeitige directe Befruchtung des Archegoniums durch das Spermatozoid denken, wofür die unmittelbar beobachteten Erscheinungen nicht sprechen, so würde hierdurch für die Auffassung des Sachverhaltes bei Florideen und Pilzen doch Nichts geändert. —

<sup>2)</sup> Monatsberichte der Berliner Academie der Wissensch. vom 23. Juni 1873, und: Ueber die Bedeutung der hellen Stellen im Protoplasma der Oogonien und über den Modus des Befruchtungsganges bei Saprolegnia und Achlya in: Jahrbücher für wiss. Bot., Bd. IX. pag. 203 u. f.

den benachbarten Gattungen *Pythium*, *Peronospora*, *Cystopus* darf man den gleichen, nur in seinen Einzelheiten weniger durchsichtigen Vorgang voraussetzen.

Hier findet zuerst eine Copulation zwischen Antheridium und Oogonium, dann eine Befruchtung der Gonosphären durch die Antheridienschläuche statt. Die Befruchtung, wirkt hier unzweifelhaft gesondert auf die constituirenden Theile der weiblichen Frucht; zunächst auf die Mutterzellen der Gonosphären und von da wird sie durch die Antheridienschläuche weiter geleitet auf die Gonosphären selbst. Der Befruchtungsact ist sichtlich zerlegt in zwei gesonderte Processe, Copulation und Connubium. Die Copulation erscheint als eine befruchtende Beziehung der Mutterzellen der Zeugungselemente, das Connubium als eine solche der letzten Zeugungselemente selbst.

Eine sichtbare materielle Uebertragung der Befruchtung durch Gewebszellen der weiblichen Pflanzen hindurch, von der Stelle aus, wo sie unmittelbar zuerst ausgeübt wird, auf weit entlegene Fruchtprimordien wird ferner in der überzeugendsten Weise auch durch den von Thuret und Bornet entdeckten, scheinbar ohne jede Analogie dastehenden Befruchtungsvorgang bei *Dudresnaya* dargethan.

Ja selbst von der gegenwärtigen Annahme „sexueller Sprossgenerationen“ ist man schon bei Florideen zu der Vorstellung gezwungen, dass die materielle Uebertragung der Befruchtung vom Trichogynehaar aus in manchen Fällen durch eins oder mehrere Zellen hindurch, im Gewebe der weiblichen Pflanze fortgeleitet wird.

Die Fortführung des befruchtenden Einflusses bis auf die Kapselsporen selbst erscheint hiernach, auch von diesem Standpunkte aus, nur als eine folgerichtige Annahme. In consequenter Weise werden wir daher auch bei Ascomyceten den äusserlich differencirten Befruchtungsact, soweit derselbe hier als constatirt erscheint, als eine blosser Copulation von Urmutterzellen der Zeugungselemente betrachten dürfen, neben welcher gleichfalls noch ausserdem eine materielle Uebertragung der Befruchtung auf die Sporen histologisch durch das fertile Gewebe fort geleitet wird.

Diese complicirten Vorgänge der Befruchtung bei den Pflanzen werden einigermassen verständlich, wenn man versucht sie in ihrem genetischen Zusammenhange, und in ihren Beziehungen zur Entwicklung der Sexualorgane aufzufassen.

Die wesentlichsten Unterschiede in den Erscheinungsformen der Befruchtung werden offenbar bedingt, je nachdem dieselbe vor oder nach vollendeter Gestaltung der letzten geformten Zeugungselemente (Schwärmosporen oder Spermatozoide einerseits und Gonosphären oder Schwärmosporen anderseits) erfolgt oder eingeleitet wird. — Man kann die Befruchtung, wo sie unter dem einfachen Acte einer Vereinigung von Spermatozoid und Gonosphäre oder beide vertretenden Schwärmosporen erfolgt als „Connubium“ bezeichnen. Innerhalb der Connubiums machen sich dann die weiteren Unterschiede geltend nach dem Grade, in welchem die Befruchtung ihren Einfluss über die Gonosphären hinaus auf die weiblichen Sporangien erstreckt. In den einfacheren Formen, bei welchen die Befruchtung ausserhalb des mütterlichen Körpers stattfindet — bei der eigentlichen Paarung von Schwärmosporen und einigen sich nächst anschliessenden Formen der Gonosphären-Befruchtung (*Zanardinia*, *Fucus*) ist ein weitergreifender Einfluss der Befruchtung auf die weiblichen Sporangien oder die Mutterzellen der Gonosphären von vorn herein ausgeschlossen. Bei andern einfachen Formen der Gonosphären-Befruchtung (*Oedogonien*, *Vaucheria* selbst *Chara*), findet die Befruchtung zwar im Innern der weiblichen Sporangien, allein erst nach ihrer völligen Ausbildung statt, diese erleiden daher in ihrer Entwicklung gar keine oder eine kaum bemerkbare Einwirkung derselben. Dies sind die weiblichen Sporangien, welche als wahre Oogonien gelten können.

Dagegen zeigt sich der Einfluss der Befruchtung auf die Sporangien in allen Fällen, in welchen die Befruchtung eintritt, während das weibliche Sporangium sich noch auf einem jugendlichen Entwicklungszustande (*Archegonium*) befindet und erst das Primordium der künftigen Frucht darstellt. In diesen Fällen gelangt die Pflanze zu einer wahren Fruchtbildung.

Dem Connubium gegenüber steht die Copulation, als derjenige Vorgang, bei welchem die Befruchtung schon eingeleitet wird vor vollendeter Gestaltung der männlichen oder selbst vor jeder Anlage geformter, männlicher und weiblicher Zeugungselemente. Hier nehmen schon die Bildungsorgane der Zeugungselemente einen directen Antheil an der Befruchtung, oder führen sie sogar selbständig aus. Die Copulationsphänomene sind daher combinirte Befruchtungsacte, bei welchen neben der Copulation der

Mutterzellen noch die Verschmelzung ihrer geformten oder ungeformten Zeugungselemente als ein besonderer Vorgang besteht und zu unterscheiden ist.

In der dem Connubium näher verwandten Modification der Copulation, wie sie zum Theil bei Chytridien und Saprolegnieen, ferner bei Conjugaten und Mucorineen besteht, tritt die Befruchtung der Gonosphären oder die Vermischung geformter Sporoblasten noch als ein besonderer und von der Copulation der Mutterzellen (Sporangidien wenn diese gleich sind, oder Oogonium und Antheridium wenn sie ungleich sind) sichtbar getrennter Act in die Erscheinung.

Dagegen zeigt die Copulation schon eine weitergehende Abweichung bei der Mehrzahl der Florideen und Ascomyceten, bei welchen die Befruchtung der Gonosphären nicht mehr als besonders sichtbarer Act, sondern durch eine Uebertragung von Zelle zu Zelle, gleichsam histologisch ausgeübt wird, wobei sie bei Florideen zwischen dem schon gestalteten männlichen Zeugungselement und dem Primordium der Kapselfrucht stattfindet, während sie bei Ascomyceten sogar noch vor Gestaltung der Spermatozoiden eintritt.

In beiden Fällen aber steht, wie bei den wahren Archegoniaten, die Entwicklung der Fruchtanlage unter dem Einflusse der Befruchtung, und führt zur Entstehung eines complicirten Fruchtkörpers, während bei Saprolegnien Conjugaten und Mucorineen (*Ancylistes*, *Mesocarpus*, *Sirogonium*, *Pyptocephalis*) nur Anfänge einer Fruchtwegbildung bemerkbar sind, die in wenigen Fällen (*Phycomyces*, *Mortierella*) eine weitergehende Ausbildung erfahren.

Die Paarung der Schwärmsporen bezeichnet, wie ich bereits in meiner Abhandlung über *Pandorina* <sup>1)</sup> nachzuweisen versucht habe, eine der frühesten Formen geschlechtlicher Zeugung <sup>2)</sup>. Für die zweifellos

<sup>1)</sup> Monatsbericht der Berl. Acad. d. Wiss. October 1869.

<sup>2)</sup> Während dieser Aufsatz gedruckt wird, erhalte ich eine Abhandlung von Cienkowski: „Zur Morphologie der Ulothriche“ (*Mélanges biologiques t. d. Bullet. de l'Acad. Impér. d. sc. de St. Petersburg* <sup>20. Mars</sup> 1876), in welcher der <sup>1. Avril</sup>

Verfasser eine nicht ganz vollständige Beobachtung eines Befruchtungsvorganges an *Cylindrocapsa* (Reinsch), einer mit *Ulothrix* verwandten Conferve, mittheilt. Daraus dass hier Gonosphären-Befruchtung stattfindet, will Cienkowski schliessen, dass die Befruchtung auch bei *Ulothrix* in derselben Form stattfinden müsse und dass deshalb die von Cramer und Dodel beobachtete Paarung der Microgonidien

aus derselben hervorgegangene, dem Connubium in meinem Sinne angehörige Reihe, habe ich das durchgreifende Vorkommen eines Empfängnisflecks<sup>1)</sup> an den Gonosphären geltend gemacht.

Ich war jedoch nicht im Stande einige Ausnahmen — wie z. B. das Fehlen des Empfängnisflecks bei Saprolegnia, Peronospora etc. zu erklären.

Auch liessen offenbar die Befruchtungsvorgänge der Florideen und Ascomyceten, worauf ich selbst aufmerksam machte sich auf das Schema der Paarung nicht zurückführen<sup>2)</sup>.

Die hier dargelegten Gesichtspunkte über die Befruchtungsvorgänge heben diese Schwierigkeiten zum Theil.

Der dem farblosen Ende der Schwärmsporen entsprechende Empfängnisfleck der Gonosphären ist morphologisch homolog und seiner Function nach identisch mit dem Haar der Trichogyne bei den Florideen.

Ganz so, wie bei denjenigen Florideen-Früchten von einfachem Bau (Nemalion), bei welchen der gesammte Sporencomplex aus der durch den Isthmus begrenzten Basis der Trichogyne hervorgeht, die ganze Trichogyne, obgleich ursprünglich eine einzige Zelle, dennoch deutlich aus zwei getrennten Theilen besteht, dem für die Empfängnis bestimmten Organ (Trychogynehaar) und dem eigentlichen Primordium der Sporencomplexe (Trichogynezelle Solms-Laubach<sup>3)</sup>) so besteht jede Gonosphäre, welche einer directen Befruchtung unter-

---

bei Olothrix nicht als Befruchtungsact zu deuten sei. Dieser Schluss entbehrt jedoch jeder Begründung. Dass in verwandten Formen niedriger Organismen sehr verschiedene Modificationen des Befruchtungsactes auftreten zeigen Chytridien und Saprolegnien (man vergleiche Seite 37 dieses Aufsatzes) und die Beobachtung von Cienkowski würde nur dafür sprechen, dass die Befruchtungsvorgänge der Conferen sich schon in der Olothrix-Gruppe differenzirt haben, gerade wie die der Pilze in der Gruppe der Chytridien und Saprolegnien.

<sup>1)</sup> Ich gebrauche diesen später von Strasburger eingeführten Ausdruck an Stelle der ursprünglich von mir gebrauchten Bezeichnung „Befruchtungsfleck“ und „Keimfleck“, weil er keine Missdeutung zulässt.

<sup>2)</sup> In Bezug auf das Nähere hierüber verweise ich auf die Bemerkungen von De Bary zu meinem Aufsatz über Paarung (Bot. Zeit. 1870. pag. 90) und meine Erwiderung auf dieselben (Bot. Zeit. 1870. pag. 265).

<sup>3)</sup> Ueber die Ausdrücke „Isthmus“, „Trichogynezelle“, „Trychogynehaar“, vergleiche man die genaue und detaillirte Unterscheidung bei Solms-Laubach. (Ueber die Fruchtentwicklung von Batrachospermum Bot. Zeit. 1867 pag. 165.)

liegt, aus zwei Theilen, der eigentlichen materiellen Anlage der künftigen Oospore und dem am Vorderende befindlichen, das Trychogynehaar vertretenden, für die Empfängniss bestimmten Organ.

In allen Fällen nun, in welchen die Befruchtung in zwei Acte zerlegt und der einleitende Act der Empfängniss (Copulation) von der eigentlichen Befruchtung der Gonosphären getrennt ist, kann man daher auch den Empfängnissfleck nicht an der Gonosphäre, sondern muss ihn an der Stelle suchen, wo die erste Berührung der männlichen Zeugungselemente mit dem weiblichen Organ stattfindet.

Dies ist der Fall bei *Saprolegnia* und *Achlya*, wo das dem Empfängnissfleck der Oosporen oder dem Trychogynehaar der Florideen homologe Organ deutlich in den Copulationswarzen der Oogonien vertreten ist. Es liegt nahe, auch bei dem weniger durchsichtigen Befruchtungsacte von *Peronospora* und *Cystopus* das Erscheinen des Empfängnissfleckes an den Oogonien zu vermuthen.

Soweit ich es bis jetzt übersehe würden daher die Gonosphären von *Fucus* den einzigen Fall bilden, der sich dieser Anschauung noch nicht fügen will.

Treten wir nun der Frage nach dem Generationswechsel der Thallophyten wieder näher, so muss zunächst auch für diejenigen Thallophyten, deren Oosporen direct befruchtet werden und für diejenigen, welche Zygosporen haben, die Frage nach dem Anfange der neuen Generationen, so wie es für Florideen und Ascomyceten oben geschehen ist, genauer als bisher bestimmt werden.

Sind z. B. die Oosporen von *Vaucheria*, *Saprolegnia*, *Cystopus* u. s. w.; die aus Paarung oder Gonosphären-Befruchtung hervorgegangenen Sporen der Volvocineen; ferner die Zygosporen der Spirogyren, Desmidiaceen, Mucorineen u. s. w. als ein- und mehrsporige Früchte oder als Sporen zu deuten?

So lange man den Generationswechsel der Thallophyten nach dem Schema der Moose im Gegensatz von Frucht und Pflanze suchte, erschien es, um den Anschluss an die Moose zu gewinnen, fast folgerichtiger sie für ein- und mehrsporige Früchte zu erklären<sup>1)</sup>. Doch drängte sich das Bedenkliche dieser Vorstellung schon früh auf

<sup>1)</sup> A. L. Braun: Ueber Parthenogenesis bei Pflanzen in Abhandlungen der Berliner Acad. der Wiss. 1856. pag. 372—373. Celakowsky Sitz. d. mathem.-naturw. Classe d. Königl. böhm. Gesell. d. Wiss. am 6. März 1874.

und erhielt eine Milderung in der Annahme, dass hier nur eine Art Fruchtanfang, ein Rudiment einer Frucht vorliege<sup>1)</sup>).

Allein zugleich sollte die Spore doch den Schluss der alten, ihr Endosporium den Anfang der neuen Generation bilden. Dieser Unterscheidung zwischen der Spore und ihrem Endosporium stehen aber schon die verschiedenen Keimungsformen der Oosporen entgegen, und weiter ausgedehnt führt sie zu unhaltbaren Consequenzen. Wenn wir in dieser Weise bei den Oosporen zwischen Spore und Endosporium unterscheiden wollen, warum nicht auch bei den Moossporen, den Farnsporen, den Pollenkörnern, die ja sämmtlich gleichfalls mit ihrem Endosporium auskeimen? Dies würde aber eine Verwirrung in die Lehre vom Generationswechsel der Cormophyten hineintragen, die offenbar zu ganz unnatürlichen Vorstellungen hinführen müsste. Und doch ist die Erscheinung in allen genannten Fällen durchaus die gleiche und hat histologisch, physiologisch und morphologisch genau denselben Werth.

In der That sind hier die Mutterzellen der Gonosphären, die Oogonien und bei den copulativen Formen der ganze Copulationsapparat — d. h. beide mit einander copulirte Mutterzellen oder Sporangidien<sup>2)</sup> — die Früchte dieser Pflanzen; die Spore aber ist die erste, oder Anfangszelle der neuen Generation. — Dass sie in den meisten Fällen bei ihrer Keimung ihre äussere Membran abstreift, ist ein für ihren morphologischen Werth an sich gleichgültiger Umstand. So erscheint alsdann das Endosporium als das, was es ist, als die innerste Schicht einer Sporenmembran, die aufeinanderfolgenden Generationen treten scharf auseinander und auch der Anschluss an die Moosfrucht gewinnt an Klarheit. Denn die befruchtete Oospore der Thallophyten erhält genau die gleiche

<sup>1)</sup> A. L. Braun a. a. O.

<sup>2)</sup> Von dem Gesichtspunkte, dass die copulirenden Mutterzellen die homologen Gebilde derjenigen Organe sind, welche in anderen Fällen Gonosphären und Spermatozoide oder die weiblichen und männlichen Schwärmsporen erzeugen, also die homologen Organe der männlichen und weiblichen Sporangien in meinem Sinne; kann man die copulirenden Mutterzellen der rein copulativen Formen, wo sie einander ganz oder fast ganz gleichen geradz „Sporangidien“ nennen, wie ich dies im Laufe dieser Abhandlungen schon mehrfach gethan habe. Man kann daher von Copulation der „Sporangidien“ reden. Durch Gewebebildung in oder aus den Sporangidien in Folge der Befruchtung können dann complicirtere Fruchtformen entstehen.

Bedeutung, wie die befruchtete Gonosphäre im Archegonium der Moose und der ganze Unterschied besteht darin, dass sie bei den Thallophyten zu einer selbständigen, bei den Moosen zu einer mit der Muttergeneration im Zusammenhange verbleibenden neuen Generation auskeimt.

Wir werden daher auch bei diesen einfachen Formen zu dem Schlusse geführt, dass die neuen, sexuell erzeugten Generationen mit den Oosporen beginnen und es kann daher auch hier, wie bei Florideen und Ascomyceten, von einem sexuellen Generationswechsel nur in so weit die Rede sein, als derselbe zwischen Formen freier, selbständiger Pflanzen besteht.

Es fragt sich daher nur ob überhaupt ein Generationswechsel der freien Generationen bei den Thallophyten vorhanden ist, welches Abhängigkeitsverhältniss er hier ausdrückt, und ob dasselbe gleich oder ähnlich ist dem Abhängigkeitsverhältnisse der Entwicklungsabschnitte der Moose und Farn. Dies führt nun wieder zu dem Ausgangspunkte meiner Betrachtung, zu jener Reihe von Erscheinungen zurück, die ich schon in meiner Abhandlung über die *Achlya prolifera* beschrieben und später für Vaucherien, Oedogonien und Celeochäteen nachgewiesen habe und damals als Generationsfolge der Sprossfolge der Phanerogamen anzuschliessen noch geneigt war.

In dieser Generationsfolge finde ich bei Thallophyten dieselbe Erscheinung wieder, die man bei Cormophyten „Generationswechsel“ genannt hat. Sie ist nicht bloss auf die genannten Kreise beschränkt, sondern scheint bei denjenigen Thallophyten, welche neben Sexualität noch eine besondere Form ächter Sporangien und Sporen besitzen, weit verbreitet zu sein.

Der Generationswechsel erscheint hier in seiner frühesten Form, in welcher die Wechselgenerationen noch als völlig von einander getrennte Entwicklungsglieder die Dimorphie oder — bei Spaltung des sexuellen Abschnittes — die Trimorphie der selbständigen, zu derselben Art gehörigen Pflanzenformen hervorrufen. Denn die freien Generationen der Thallophyten unterscheiden sich nicht nur nach ihrer Entstehung aus unbefruchteten und befruchteten Sporen, sondern auch dadurch, dass in zahlreichen Fällen eine nahezu streng durchgeführte Scheidung der Generationen in solche mit ächten Sporen (neutrale Generationen) und

solche mit Sexualorganen (sexuelle Generationen) vorhanden ist. In engem Zusammenhange mit dieser strengeren Scheidung findet dann auch eine mehr oder weniger regelmässige Succession neutraler und sexueller Generationen im Entwicklungsgange statt.

Ich unterscheide hier, wie man sieht — in diesem Punkte in voller Uebereinstimmung mit Sachs<sup>1)</sup> und Celakowsky<sup>2)</sup>, — die zum Generationswechsel gehörigen Sporangien und Sporen als ächte Sporangien und Sporen von den anderen, ungeschlechtlichen Propagationen der Art. Diese Unterscheidung erhält eine gewisse Berechtigung, wenn man annimmt, wie ich dies durch die hervorgehobenen Homologien der drei Formen wahrer Fructificationsorgane — ächter Sporangien, Antheridien und Archegonien im weitesten Sinne — habe andeuten wollen, dass zwischen diesen ächten Sporangien und den sexuellen Organen eine genetische Verwandtschaft besteht d. h. dass sie wirklich aus einander hervorgegangen sind und dass diese Verwandtschaft im Generationswechsel sich durch die stellvertretende, correlative Succession der Generationen mit Sporen und der Generationen mit Sexualorganen offenbart.

In den beiden Formen des Generationswechsels, denen wir bei Tallophyten und Cormophyten begegnen und die man bisher als Generationsfolge und Generationswechsel unterschied<sup>3)</sup> und für wesentlich verschiedene Entwicklungsvorgänge ansah, handelt es sich jedoch nur um genau die gleiche Erscheinung, um die Aufeinanderfolge von Generationen oder von Entwicklungsabschnitten mit neutraler (ächter)

<sup>1)</sup> Lehrb. d. Botanik IV. Auflage, pag. 231, 234, 237.

<sup>2)</sup> a. a. O.

<sup>3)</sup> Celakowsky a. a. O. unterscheidet zum Beispiel

I. Antithetischen Generationswechsel.

1. Biontenwechsel bei Moosen und Gefässcryptogamen.
2. Sprosswechsel bei Florideen und Pilzen.

II. Homologen Generationswechsel.

1. Biontenwechsel bei Algen und Pilzen
2. Sprosswechsel bei Phanerogamen und Verhältniss von Protonema zum Caulom bei Moosen u. s. w. —

In meiner Auffassung fällt I. 2. ganz aus, soweit er nicht als wirklicher Sprosswechsel in die vegetative Sphäre fällt und daher unter II. 2. gehört. —

I. 1. und II. 1. bilden den wahren sexuellen Generationswechsel in meinem Sinne.

II. 2. umfasst alle Formen des Sprosswechsels oder vegetativen Generationswechsels gleichgültig, ob die Wechselabschnitte Thallome oder Caulome sind.

Sporenbildung und Generationen oder Entwicklungsabschnitten mit sexueller Sporenbildung (Oosporenbildung).

Bei den Thallophyten erscheint die Succession als eine Ablösung einer der Zahl nach unbestimmten Reihe neutraler Generationen — die für sich allein schon einen mehrgliedrigen Generationscyclus darstellt, — durch eine oder unter Umständen mehrere sexuelle Generationen. Bei den Cormophyten ist auch der Cyclus neutraler Generationen auf eine einzige reducirt; neutrale und sexuelle Generationen succediren in strengerer Abwechselung und treten in eine geschlossene Verbindung zu einander. Beide von diesem Gesichtspunkte schon wenig abweichende Formen werden noch durch Mittelglieder verbunden.

Die verschiedenen Formen der Succession, wie sie sich nach den neuesten Beobachtungen thatsächlich gestalten, sollen nun soweit möglich für die einzelnen Kreise kurz nachgewiesen werden.

#### A. Cormophyten.

Nachdem die Sprossung der Prothallien und die Sprossung der Moosfrüchte beakmt ist, kann der Generationswechsel der Moose und Farn zwar nicht mehr in jener unbedingt nothwendigen Abwechselung beider Abschnitte gesucht werden, die früher für den Generationswechsel dieser Cormophyten maassgebend erschien; allein nichtsdestoweniger besteht doch ein unleugbares, wenn auch nicht unbedingt gegenseitiges Abhängigkeits- und Ablösungs-Verhältniss zwischen der neutralen und der sexuellen Fruchtforn.

Bei den Moosen ist zwar die Eibildung schon in so weit unabhängig, als die sexuelle Pflanze unter nicht normalen Verhältnissen unabhängig von den Sporen durch Sprossung der Früchte zur Eibildung zurückkehren kann. Allein die Moosfrucht gehört doch unfraglich als integrireder Theil der bestehenden Moose<sup>1)</sup> in den Entwicklungsgang der Moospflanze. Die Existenz der Moosfrucht ist aber nach gegenwärtiger Kenntniss unbedingt an den sexuellen Abschnitt und an die Zeugung gebunden, selbst wenn man in einzelnen Fällen eine mögliche normale Verzweigung der Moosfrucht annehmen wollte. Dass übrigens die Sprossung der Moosfrüchte nicht wieder

<sup>1)</sup> Ob künftige Moose denkbar sind, denen die Moosfrucht fehlen wird, kann hier füglich unberücksichtigt bleiben.

zur Moosfrucht führt, zeigt sogar mit noch grösserer Entschiedenheit, als dies früher bekannt war, die Abhängigkeit derselben von dem sexuellen Abschnitt der Moospflanze.

Wiederum bei den Farn hat die Sprossung der Prothallien ganz in entgegengesetzter Weise wie bei den Moosen eine gewisse, unter Umständen bestehende, Unabhängigkeit der Sporen-Pflanze von der Zeugung nachgewiesen. Allein hier ist dagegen die Zeugung, d. h. die Bildung sexueller Organe und die Entstehung eines Embryo wieder zweifellos an die Existenz der Spore gebunden, so lange nicht jene zukünftigen Farne gefunden sind, auf die ich in meiner vorläufigen Mittheilung als denkbar möglich hinwies, bei welchen der Proembryo direct aus dem Wedel hervorsprossen wird.

Unzweifelhaft besteht demnach trotz Sprossung der Prothallien und der Moosfrüchte noch eine Abhängigkeit und eine Ablösung von Sporenbildung und Zeugung bei den Cormophyten, die bei Gymnospermen und Phanerogamen so gross wird, dass hier überhaupt keinerlei normale Fruchtbildung ohne Sporenbildung mehr möglich ist.

### B. Thallophyten.

Bei den Tallophyten entspricht dagegen der freieren Gestaltung ihrer dimorphen Entwicklungsabschnitte, die als selbständige, scheinbar von einander ganz unabhängige, sächliche und sexuelle Pflanzen auftreten, auch die unabhängigere und weniger strenge Form ihrer Ablösung und Succession im Generationswechsel.

Hier tritt, wie mir scheint, in den seltensten Fällen (Sphaeroplea) der Wechsel der dimorphen, sächlichen und sexuellen Generationen in jener bestimmten Alternation zweier Glieder ein, die wie a. b. a. b . . . auf einander folgen. Die Generationen lösen sich vielmehr gewöhnlich in einer ungebundeneren Folge ab, und der häufigste Fall scheint der zu sein, dass eine grössere, unbestimmte Reihe sächlicher Generationen durch eine einzige sexuelle abgelöst wird.

Abgesehen von der verschiedenen Fructification sind die dimorphen Formen der Thallophyten nicht nur anatomisch gleich, sondern stimmen auch morphologisch in den untergeordneten Formen ungeschlechtlicher Propagation — Theilung, Loslösung entwicklungsfähiger Zellen, Bildung adventiver Sprossen und Gonidien etc. — soweit

diese in den bestimmten Typen auftreten, mit einander überein. Durch diesen letzteren Umstand ist an sich schon, ganz abgesehen von ihrer eigentlichen, sächlichen und geschlechtlichen Fructification, ihre physiologische, wie es scheint von einander unabhängige Existenz gesichert und deshalb findet sich an vielen Stellen bald die eine, bald die andere Form allein vor.

Jede ausgesprochene Di- oder Trimorphie der zu einer Thallophyten-Species gehörigen Formen begründet daher die Vermuthung einer existirenden Generationsfolge im Entwicklungsgange. Wo die zweierlei, correlativen Früchte noch nicht scharf von einander getrennt auf besonderen Exemplaren auftreten, da erscheint die Generationsfolge noch nicht bestimmter geregelt. Wo aber eine Dimorphie überhaupt fehlt (Fucaceen, Characeen, Conjugaten), da fehlt auch der Generationswechsel, und man darf in einigen Fällen annehmen, durch Schwinden der sächlichen Generationen erloschen. Diese Pflanzen wären hier nach bereits rein sexuell geworden. Dass aber die dimorphen Formen im Entwicklungsgange der Art sich wirklich einander ablösen und dass diese Ablösung sich unter normalen Verhältnissen mit einer gewissen Regelmässigkeit wiederholt, ist eine Thatsache, die nicht geleugnet werden kann. Wer sich hiervon noch nicht überzeugt hält, darf nur die normale Entwicklung reiner *Saprolegnia*-Rasen auf Insecten vom Beginne bis zum Ende ihrer Entwicklung aufmerksam verfolgen.

Nach einer unbestimmten Reihe neutraler Generationen (Zoosporangien-Exemplare) tritt eine sexuelle auf. Aus der Keimung ihrer Oosporen gehen normal wieder neutrale Generationen hervor. Allein dies ist, wie ich wiederhole, nicht so zu verstehen, als ob die Dimorphie der Formen hier eine absolute wäre, denn es kommen auch Pflanzen vor, die beide Früchte, die sexuellen und neutralen, zugleich besitzen; gewöhnlich treten sie in der Reihe beim Uebergang von den neutralen zu den sexuellen auf. Meist allerdings ist die Scheidung eine so streng durchgeführte, dass man geneigt ist, sie für eine absolute zu halten. Als ich diese Erscheinung bei *Saprolegnia ferax* zum ersten Mal genauer verfolgte und wochenlang vergeblich nach einem Zusammenhang zwischen Schläuchen mit Zoosporangien und Schläuchen mit Oogonien suchte, hielt ich diese Formen hier für streng geschieden<sup>1)</sup>;

<sup>1)</sup> Man vergleiche meinen Aufsatz über die *Achlya prolifera* in: *Nova Acta* Vol. XXIII. T. I. Für die etwaigen Leser dieses Aufsatzes bemerke ich, dass

allein ich habe mich später wiederholt bei verschiedenen Arten überzeugt, dass Zoosporangien und Oogonien doch auch an denselben Individuen auftreten können und habe deshalb eine Pflanze, die beide Organe trägt, abgebildet<sup>1</sup>). Ganz das gleiche Verhalten zeigen die Species von *Vaucheria*, *Oedogonium*, *Coleochaete*. Auch hier treten bei unzweifelhafter Aufeinanderfolge sächlicher und sexueller Generationen, dazwischen auch Generationen mit beiderlei Organen (Zoosporangien und Oogonien) auf. Solche Fälle finden sich von mir und Anderen ausdrücklich erwähnt und auch abgebildet<sup>2</sup>). Aeusserst leicht kann man sich z. B. von der Bildung der Schwärmsporen in den vegetativen Zellen der weiblichen Oedogonien überzeugen.

Ich führe diese bekannten Thatsachen hier so ausführlich an, weil sie die Grundlage meiner Auffassung des Generationswechsels der Thallophyten bilden und zugleich weil sie, wie mir scheint, mit Evidenz nachweisen, wie die ungeeignete Uebertragung einer vermeintlichen absoluten Differenz der Wechselgenerationen von Moosen und Farn auf die Thallophyten, vereint mit der Vorstellung von sexuellen Sprossgenerationen nothwendig zu den grössten Missverständnissen und Fehlschlüssen führen musste.

Die gleiche Aufeinanderfolge oder die Unterbrechung einer unbestimmten Reihe neutraler Generationen durch eine sexuelle findet sich auch bei den einzelligen, freien oder in Familien vereinigten Volvocineen und Hydrodictyeen.

Die Aufeinanderfolge beweglicher und ruhender Generationen ist auch hier bekanntlich schon vor Kenntniss des Geschlechts der Thallophyten und ohne Beziehung zur Sexualität genauer zuerst von Al.

---

die Pflanze jetzt *Saprolegnia ferax* heisst (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IX. pag. 195); dass der Aufsatz mehrere Jahre vor Kenntniss des Geschlechtes bei den Thallophyten geschrieben ist; dass die Zoosporangien dort kolbige; die Oogonien kugelige Sporangien heissen und dass ich die Generationsfolge zwischen diesen auf äussere Bedingungen, unter welchen die Formen entstehen, zurückzuführen suchte. Man vergleiche auch Walz, Jahrbücher f. wiss. Botanik Bd. V pag. 140.

<sup>1</sup>) Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. II. Taf. XXII Fig. 8.

<sup>2</sup>) Abgebildet sind z. B. solche Fälle für *Vaucheria* von Thuret (Ann. d. sc. nat. II. Série Tome XIX. pag. 274. Pl. 13. fig. 39. u. fig. 41.) für *Coleochaete* von mir (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II. Taf. V. Fig. 8.) wobei ich noch bemerke, dass es sich im letztern Falle nicht um die Zoosporen des Fruchtkörpers handelt, sondern um diejenigen, welche in den vegetativen Zellen der Geschlechtspflanzen auftreten.

Braun bei Chlamidococcus<sup>1)</sup> beschrieben worden. Allein diese Abwechslung beweglicher und ruhender Generationen fällt nicht zusammen mit dem durch die Sexualität hervorgerufenen Generationswechsel dieser Pflanze, den ich hier im Auge habe. Auch bei Sachs<sup>2)</sup> findet sich die Vorstellung, dass der Generationswechsel der Volvocineen zwischen den beweglichen Formen und den aus Paarung oder Befruchtung hervorgegangenen ruhenden Sporen stattfindet, indem auch hier entsprechend der Vorstellung von Frucht-Generationen bei den Thallophyten die sog. Ruhe- oder Dauerspore als Frucht den beweglichen Generationen gegenüber gestellt wird.

Nach meiner Ansicht ist dagegen die ruhende Spore auch hier nur die erste neutrale, hier natürlich gleichfalls einzellige Generation.

Beginnt man mit der Bildung der ersten beweglichen Generationen aus der keimenden Dauer- oder Ruhespore, so sehen wir, wie bei Saprolegnia, Vaucheria, den Oedogonien u. s. w. einen Cyclus auf einander folgender, neutraler, hier beweglicher Generationen entstehen; schliesslich wird von diesen eine einzige sexuelle, hier gleichfalls bewegliche Generation — die sich paarenden Schwärmsporen oder, wenn hier die weibliche Schwärmspore ihre Mutterzelle nicht verlässt, Gonosphäre und Spermatozoid — erzeugt. Durch Paarung oder Befruchtung dieser sexuellen Generationen entsteht als erste neutrale Generation die sog. Dauerspore. Sie beginnt daher nur den Cyclus der neutralen Generationen, welcher, wie die verschiedene Art der Entwicklung der Dauerspore von Chlamidococcus z. B. zeigt, sowohl aus Dauer-Generationen als aus beweglichen Generationen bestehen kann. Der Unterschied von Uebergangs- und Reihen-Generationen fällt hier schon in den Cyclus der neutralen Generationen hinein.

Der Gegensatz aber, welcher im sexuellen Generationswechsel sich ausspricht, liegt zwischen den beweglichen sexuellen Generationen und der ganzen Reihe der neutralen, den beweglichen und unbeweglichen.

Dass die erste neutrale, hier ruhende Generation, sich von den folgenden, den beweglichen unterscheidet, ist eine weit verbreitete, und wie wir später sehen werden, für die Fortbildung des Genera-

<sup>1)</sup> Verjüngung pag. 219 u. f.

<sup>2)</sup> Lehrbuch der Botanik. IV. Auflage, pag. 238.

tionswechsels im Pflanzenreiche sehr wesentliche Erscheinung. Für den Generationswechsel der Art dagegen nur von nebensächlicher Bedeutung. Der Vorgang entspricht bei diesen rein einzelligen Gewächsen genau dem Vorgange bei *Saprolegnia*, *Vaucheria* u. s. w., wo die erste neutrale Generation gleichfalls mit der Keimung einer ruhenden Spore (Oospore) beginnt, während die folgenden neutralen Generationen mit der Keimung beweglicher Sporen ihren Anfang nehmen.

Wir haben es daher auch bei *Volvocineen* und *Hydrodictyeen* mit einem sehr scharf ausgesprochenen Generationswechsel zu thun, in welchem regelmässig ein langer *Cyclus* neutraler Generationen durch eine einzige sexuelle unterbrochen wird.

Derselbe wird hier äusserlich sofort erkennbar durch die Trimorphie der drei vorhandenen Schwärmsporen-Arten, der männlichen, weiblichen und der sächlichen. Die letzteren erscheinen aber hier gewöhnlich nur bei der Bildung der ersten beweglichen Generationen aus der Ruhespore als frei bewegliche Zellen; bei der Entstehung der späteren neutralen Generationen gelangen sie durch die Bildung der *Coenobien* nicht mehr zu selbstständig freier Entwicklung<sup>1)</sup>.

Die Cultur der Meeres-Algen durch mehrere Generationen hindurch stiess bisher auf noch nicht überwundene Schwierigkeiten. Es ist daher auch kein directer Nachweis über ihre Generationsfolge vorhanden. Allein wir finden bei den drei grossen Abtheilungen, bei welchen die Sexualität sicher nachgewiesen, oder so gut wie nachgewiesen ist, bei *Phaeosporeen*, *Dictyoteen* und *Florideen*, eine so streng, wie kaum irgend wo anders, bei Thallophyten, ausgesprochene und durchgeführte Di- resp. Trimorphie der Formen. Und es ist kaum zweifelhaft, dass diese hier gleichfalls eine correlative, d. h. der Ausdruck einer stellvertretenden Ablösung ist. Jedenfalls ist die Annahme die nächstliegende, dass bei *Florideen* und *Dictyoteen* zwischen Exemplaren mit Kapsel Früchten und Exemplaren mit Vierlingsfrüchten eine ähnliche Abwechselung besteht, wie bei den eben besprochenen Süsswasser-Thallophyten. Dasselbe lässt sich nach der Entdeckung von Reinke<sup>2)</sup> an *Zanardinia collaris* für die *Phaeo-*

<sup>1)</sup> Man vergleiche z. B. die Entwicklung von *Hydrodictyon*, *Pandorina* etc. (Monatsberichte der Berl. Acad. d. Wiss. vom Dec. 1860 u. vom October 1869.)

<sup>2)</sup> Ueber das Wachstum und die Fortpflanzung von *Zanardinia collaris* Cr. in: Monatsberichte der Berliner Acad. der Wiss. vom October 1876.

sporeen vermuthen. — Ob die Kapselsporen bei ihrer Keimung nur Exemplare mit Vierlingsfrüchten erzeugen und umgekehrt, oder ob hier Cyclen von Kapsel- und Cyclen von Vierlings-Exemplaren sich ablösen, erscheint von geringerer Bedeutung. Ebenso wovon es abhängt, dass die Kapsel-exemplare an ihren Standörtern oft ohne Vierlings-Exemplare oder zu anderen Zeiten gefunden werden. Dies deutet auf noch nicht genügend bekannte, aber deutlich vorhandene Beziehungen zwischen beiden. Auch liegen bereits einige Beobachtungen und Andeutungen vor, wonach die Keimlinge der Kapsel- und Vierlingssporen eine divergente Entwicklungsweise befolgen. Denn Niemand wird wohl geneigt sein anzunehmen, dass die Florideen mit Vierlingsfrüchten als selbstständige Formen neben den Florideen mit Kapsel-früchten bestehen und sich von diesen etwa als rein ungeschlechtliche Formen abgelöst haben. Wäre dies der Fall, so hätten die beiden Formen längst ihre gemeinsamen specifischen Charactere eingebüsst. Da es aber wohl kaum je zweifelhaft ist, zu welcher Kapsel-form eine Vierlingsform gehört, so erweisen diese durch die ganze Reihe zahlreicher Typen festgehaltenen Species-Charactere beider Formen wohl zweifellos, dass beide ihre Eigenschaften immer wieder gegenseitig ausgleichen und aufeinander übertragen. Auch kommen ja in selteneren Fällen auch hier noch Kapsel- und Vierlingsfrüchte auf derselben Pflanze vor.<sup>1)</sup>

Unter den übrigen Abtheilungen der Thallophyten fehlt einigen Kreisen jede Spur einer Dimorphie der Fructificationsorgane, die ja dem Generationswechsel nothwendig zu Grunde liegt.

Dahin gehören die Characeen und unter den Algen die Fucaceen und sämtliche Conjugaten im weitesten Sinne mit Einschluss der Bacillarieen.

Hier sind nur Geschlechtspflanzen, keine Sporenpflanzen vorhanden. Bei ihnen kann daher in meinem Sinne von einem Generationswechsel nicht die Rede sein.

Diejenigen, welche bei den copulativen Formen die Sporen dieser Gewächse für Früchte ansehen, können bei diesen in ihrem Sinne eine Art rudimentären Generationswechsels finden. Allein dies ist

<sup>1)</sup> Beiträge zur Morphologie der Meeresalgen von N. Pringsheim in: Abhandl. d. K. Acad. d. Wiss. zu Berlin 1862. pag. 21 Taf. IV.

schon an sich für Fucaceen und Characeen gar nicht möglich. Bei den Fucaceen beginnen, wie Jeder zugeben wird, die neuen Generationen mit der befruchteten Spore. Ihre Sporangien sind die Einzel Früchte, in denen die Sporen gebildet werden. Die Ansammlungen derselben in den Conceptaceln (*Scaphidia* Ag.) treten in den höheren Formen gleichfalls zu äusserlich sich abgrenzenden Thallomtheilen zusammen, die hier Niemand für besondere Generationen erklären wird.

Ebenso beginnt bei Characeen die neue Generation mit der Spore. Kann hier — wie bereits früher bemerkt — die Frucht auch als Spross gelten, so ist dieser doch schon vor der Befruchtung nicht nur angelegt, sondern sogar, abgesehen von Incrustation und Verholzung, seinem ganzen constituirenden Gewebe nach fertig. Von einer Frucht im Sinne einer Sprossgeneration kann mithin hier in keinem Falle die Rede sein.

Aber auch bei den rein copulativen Formen bilden, wie ich mich oben zu zeigen bemüht habe, die copulirenden Mutterzellen die Früchte dieser Gewächse, die Zygospore aber ist die erste Zelle der neuen Generation, oder bei den einzelligen Formen, ganz so wie bei *Chlamidococcus*, die neue Generation selbst.

Alle diese Pflanzen sind, wie gesagt, Pflanzen ohne jeden Generationswechsel, und es muss daher die Frage aufgeworfen werden, in welchem Verhältniss diese Pflanzen ohne Generationswechsel zu den Pflanzen mit Generationswechsel stehen.

So lange uns jede nähere Kenntniss der physiologischen Function des Generationswechsels im Entwicklungsgange abgeht, kann sich die Beantwortung dieser Frage selbstverständlich nur in Hypothesen bewegen. Auch dürfen hierbei offenbar nur diejenigen Entwicklungscyclen zu Grunde gelegt werden, von denen es feststeht, dass sie bereits vollständig bekannt sind.

Was sollen der Moospflanze, wenn die Fruchstiele sprossen, die Sporen? Was, wenn Prothalliumsprossung allgemein wäre, den Farn die Zeugung? Dass beide auch ohne jede wahre Fructification sich durch zahlreiche Generationen erhalten können, ist durch viele Beispiele belegt. Das Problem der Bedeutung gleichzeitiger geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Vermehrung für die Erhaltung und für die Fortbildung der Typen erhält für die Pflanzen mit Generations-

wechsel eine Complication durch die Existenz der ächten Sporen, deren besondere von Zeugung sowohl, als von Knospen- und Brutzellenbildung unabhängige Function zu ermitteln wäre. Die Erhaltung der Art erscheint durch jede Vermehrungsform für sich allein schon gesichert. Deshalb ist es aber doch nicht erlaubt, die verschiedenen Vermehrungsweisen als gleichwerthige Propagationsmittel, die ohne jede Beziehung zu einander, nur neben einander bestehen, zu betrachten, denn es liegen Erfahrungen genug vor, die eine vorhandene, functionelle Differenz geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Propagation nachweisen. Die grössere Anzahl der Propagationsformen jeder Art ist gewiss ein günstiges Moment für die Erhaltung der Art; allein dieses Moment erschöpft keineswegs ihre Bedeutung, und man darf wohl annehmen, dass dort, wo z. B. ächte Sporenbildung noch neben Zeugung besteht, die unbekanntenen specifischen Functionen dieser beiden Fructificationsformen sich in ihren Wirkungen ergänzen. Dafür spricht ihre genetische Verwandtschaft und ihre Correlation und Stellvertretung im Generationswechsel. Ueberblickt man nun die weite Verbreitung dieser im Generationswechsel vertretenen Polymorphie im Pflanzenreiche, so liegt wohl der Gedanke nahe und ist auch ausgesprochen worden<sup>1)</sup>, sie sei ein die gesammte Pflanzenwelt beherrschendes Gesetz, gleichsam das reale Ziel der Vegetation und daher nothwendig mit der Sexualität der Gewächse verknüpft. Allein die natürliche Entwicklung des Pflanzenreichs führt, wie ich es auffasse, nicht zur Polymorphie, denn sie schränkt dieselbe offenbar innerhalb sehr enger Grenzen ein, und lenkt selbst von der bereits entstandenen Polymorphie wieder ab, um, indem die beiden ächten Fructificationsformen in eine zusammengezogen werden, zu einer einzigen, der sexuellen Zeugung zu gelangen.

An sich wäre es gewiss bei der Zusammenziehung der beiden Fructificationsformen in eine denkbar, dass in dem einen oder anderen Falle die Sporenbildung sich erhielte und die sexuelle Zeugung wieder verschwände. Allein dies scheint thatsächlich nicht vorzukommen und deshalb erscheint die Sexualität wie ein nothwendiges Endresultat der Entwicklung. Denn unter den höher entwickelten Pflanzen findet sich keine einzige, die man mit voller Sicherheit als eine reine Sporen-

<sup>1)</sup> Man vergleiche A. I. Braun a. a. O., pag. 294.

pflanze betrachten darf, während höher entwickelte, rein sexuelle Formen schon mit Sicherheit in den Characeen und Fucaceen vorliegen und mit grosser Wahrscheinlichkeit auch bei einigen Florideen-Typen vorhanden sind. Ferner ist man wohl berechtigt auch die Gymnospermen und Phanerogamen als Gewächse zu betrachten, die dem Zustande reiner Sexualität schon sehr nahe kommen, da bei ihren Sporen- und Eibildung schon unter theilweiser Verkümmern der ersteren untrennbar zu einem einzigen Vermehrungsact verbunden sind.

Zur Erklärung des Generationswechsels oder doch zu seinem Verständnisse bietet sich daher die Hypothese gleichsam von selbst, dass derselbe trotz seiner weiten Verbreitung im Pflanzenreiche nur eine Durchgangsstufe zwischen ächter Sporenbildung und sexueller Zeugung, gleichsam der Umweg ist, auf welchem in zahlreichen Pflanzentypen die Sporenbildung zur geschlechtlichen Form gelangt und man darf daher auch annehmen, dass die besondere functionelle Bedeutung, die den ächten Sporen im Generationswechsel noch zukommt, bei Erstarkung der Sexualität nach und nach auf die befruchtete Oospore übergeht.

Ist diese Auffassung richtig, so lassen sich die rein sexuellen Formen wenigstens zum Theil aus dem allmäligen Schwinden der Sporen-Generationen oder, wie bei der in die Phanerogamen mündenden Reihe, durch Uebergang der Sexualität auf die Sporen-Generation erklären. Allein anderseits ist der Generationswechsel, der ja nur eine, durch die Aufeinanderfolge bestimmte, Form der Sporen-Dimorphie ausdrückt, nicht als eine durchaus nothwendige Durchgangsstufe zur Sexualität zu betrachten, denn diese kann ja auch noch auf anderem Wege aus der Dimorphie der Sporen sich entwickelt haben oder selbst direct vor jeder Sporenbildung entstanden sein.

So liegt es nahe, die ausschliessliche Existenz sexueller Pflanzen bei *Batrachospermum*, *Lemanea*, *Helminthora* und einigen verwandten Formen aus dem allmäligen Untergange der Exemplare mit Vierlingsfrüchten bei den Formen, aus denen sie entstanden sind, zu erklären. — Ebenso wird man vielleicht ein Schwinden der Sporenformen bei Fucaceen und Characeen annehmen dürfen. Dagegen erscheint für die Conjugaten die Annahme, dass ihre Sporenpflanzen geschwunden sind, schon wieder unwahrscheinlicher. Hier ist man gewöhnt, die Copulation als die ursprünglichste Form der Sexualität zu betrach-

ten, welche bei den einzelligen Formen mit der Verschmelzung ganzer Individuen im Copulationsacte begonnen hat. Man müsste aber dann zugleich annehmen, dass die Sexualität sich hier überhaupt vor jeder neutralen Sporenbildung entwickelt hat. Die Conjugaten würden dann eine Formenreihe repräsentiren, die ohne Durchgang durch den Generationswechsel direct zur Sexualität gelangt ist. Man kann die Berechtigung dieser Anschauung zugeben, darf aber doch nicht vergessen, dass sie nur unangreifbar wäre, wenn wir behaupten dürften, dass die schon bekannten, niedrigen, copulativen Formen der Reihe wirklich die frühesten waren, welche hier zur Fructification und Sexualität gelangt sind. Hierfür besitzen wir aber keine genügenden Anhaltspunkte und bei der homologen, copulativen Reihe unter den Pilzen, scheint dies, wie ich unten zeigen werde, nicht der Fall gewesen zu sein; vielmehr erscheint dort die Copulation als die spätere, zur Zoosporenbildung hinzugetretene und aus ihr abgeleitete Fructificationsform. Auch der Befruchtungsvorgang der Phanerogamen ist offenbar eine spätere, aus dem Connubium abgeleitete Form der Copulation, durch Zurückgreifen der befruchtenden Thätigkeit von den Spermatozoiden auf ihr Bildungsorgan, das Antheridium (Pollenschlauch) hervorgegangen. Es muss daher auch noch unentschieden erscheinen, ob die Copulation der Conjugaten wirklich als eine ursprüngliche Fruchtform zu betrachten ist.

Unter den Pilzen, deren Entwicklung man als vollständig bekannt ansehen darf, sind rein sexuelle Formen ganz unbekannt und der Generationswechsel scheint wenigstens, soweit man es schon jetzt übersehen kann, auch hier weit verbreitet. Allein in manchen Kreisen scheinen die verschiedenen Sporenformen noch nicht deutlicher auf besondere Generationen vertheilt und es gewinnt den Anschein, als ob eine strengere Form des Generationswechsels — wie etwa bei den Algen — hier erst vorbereitet würde und noch nicht erreicht sei.

Bei den einfachen Formen mit deutlich ausgebildeten Gonosphären und Zoosporen bei Chytridien und Saprolegnien ist der Generationswechsel in Form der Succession selbständiger, in Bezug auf ächte Fructification dimorpher Generationen, wie bereits besprochen, unzweifelhaft. Das Gleiche kann für Cystopus und Peronospora gelten. Durch die directe Keimung ihrer Zoosporangien führt die letztere Gattung in die Reihe der Formen hinüber, bei denen die ächten Sporen nicht

mehr Zoosporen, sondern nach der jetzigen Terminologie Conidien sind und durch Abschnürung gebildet werden. Zugleich tritt hier eine unter den Pilzen häufige, bei den Algen und auch bei Saprolegnien und Chytridien noch nicht allgemeine Erscheinung, die Abhängigkeit der Wechselgenerationen von dem Wohnorte schon in ihren ersten Anfängen auf. Die neutralen Generationen sind wesentlich, wenigstens nach ihrer Fructification, Luft- oder Wasserpflanzen, die sexuellen meist dagegen reine Gewebsparasiten.

So grosse Bedeutung dies Abhängigkeitsverhältniss durch die Beziehungen der Wechselgenerationen zu besonderen Nährpflanzen später erhält und so wichtig es für die Verbreitung der Pilze wird; die thatsächlichen Beziehungen des Generationswechsels, der ja bei Algen und auch bei einigen Saprolegnien ohne diese Abhängigkeit vom Standort vorhanden ist, scheinen hiedurch kaum beeinflusst. —

In diesen niedrigen Pilzformen der Chytridien, Saprolegnien und ihren Verwandten, die man wohl mit Recht als die Wurzel der höheren copulativen Pilzformen betrachten darf, finden wir nun eine sehr bemerkenswerthe und erstaunliche Mannigfaltigkeit der Befruchtungsvorgänge. Es ist wahrscheinlich, dass bei genauerer Kenntniss der hierher gehörigen, zahlreichen Formen die für die Verwandtschaftsgrade der Thallophytenreihe wichtige und bereits berührte Frage, was früher war, Sporenbildung oder Sexualität, Copulation oder Connubium sich für diesen Kreis der Entscheidung wird näher bringen lassen. Sämmtliche Formen der Gonosphären-Befruchtung und Copulation vereint mit ächten Zoosporangien finden wir hier in nächstbenachbarten Typen nebeneinander vor. So z. B. Paarung der Schwärmsporen bei *Tetrachytrium*<sup>1)</sup> Gonosphären-Befruchtung durch männliche Schwärmsporen bei *Monoblepharis*<sup>2)</sup>; Copulation vereint mit Gonosphären-Befruchtung bei *Saprolegnia*, *Pythium* u. s. w., Spirogyra-artige Copulation bei *Ancylistes*<sup>3)</sup>; wahre Mucorartige Copulation noch in Verbindung mit ächten Zoosporangien bei *Zygochytrium*<sup>4)</sup>.

Diese Manigfaltigkeit scheint darauf hinzudeuten, dass die Modificationen der Befruchtungsvorgänge sich von hier aus differenzirt

<sup>1)</sup> Sorokin. Einige neue Wasserpilze. Bot. Zeitung 1874. Nr. 20.

<sup>2)</sup> Cornu. Ann. d. sc. nat. V. Série. Tome 15 (1872) pag. 82. —

<sup>3)</sup> Pfitzer. Monatsberichte der Berliner Acad. d. Wiss. vom Mai 1872.

<sup>4)</sup> Sorokin a. a. O.

haben und die Betrachtung der Formen spricht, wie mir scheint, ferner dafür, dass die Copulation, welche in den höheren Typen die herrschende Form der Sexualität bei den Pilzen wird, als der spätere aus den Zoosporangien hervorgebildete Zustand zu betrachten ist.

Für die Mucorineen, deren Zygosporen genau so, wie bei den Conjugaten, nicht Früchte, sondern Anfangszellen der neuen Generationen sind, ist der Generationswechsel in meinem Sinne, die Succession dimorpher, neutraler und sexueller Pflanzen bei der Keimung von *Syzygites megalocarpus* gleichzeitig von Schacht<sup>1)</sup> und De Bary<sup>2)</sup> aufgefunden worden. Dass die Zygosporen der anderen Mucorineen bei ihrer Keimung gleichfalls Sporangien- oder Conidien-Fruchtträger bilden, ist dann später allseitig bestätigt worden.

Aber auch hier hat schon Tulasne Copulation und Sporangien an derselben Pflanze, sogar an demselben Fruchtkörper gefunden und dieses gemeinsame Auftreten beider Fructificationsformen ist später auch für andere Mucorineen constatirt worden<sup>3)</sup>. Auch die von Herrn Dr. Brefeld<sup>4)</sup> neuerdings beobachtete Erscheinung, wonach die Zygosporen von *Sporodinia grandis* unter Umständen, die nothwendig die Bildung der Sporangien verhindern, Mycelien mit Zygosporen bilden, gehört meiner Auffassung nach in die Reihe der eben genannten, schon bei den Algen angeführten Thatsachen, dass dieselben Pflanzen beiderlei Fruchtorgane, die neutralen und sexuellen, bilden können. Dass schon die erste aus den Zygosporen entstehende Generation, wieder Zygosporen erzeugen kann, zeigt nur, dass auch bei den Mucorineen unter nicht regelmässigen Verhältnissen auf den Cyclus der neutralen Generationen mehr als eine einzige sexuelle Generation folgen kann. —

Doch scheint auch bei den Mucorineen die Trennung beider Fruchtformen und die Abwechslung von Pflanzen mit Zygosporen und Pflanzen mit Sporangien oder Conidien schon das regelmässigeren und typische Verhältniss zu sein. —

<sup>1)</sup> Kölnische Zeitung vom 1. Juli 1867. Auszug aus den Sitzungsberichten der Niederrheinischen Gesellschaft in Bonn vom 7. April 1867. —

<sup>2)</sup> Beiträge zur Morphologie u. Physiologie der Pilze. Heft 1.

<sup>3)</sup> Zum Beispiel von De Bary und Woronine, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. II. pag. 30; von Brefeld, Untersuchungen über Schimmelpilze. Heft 1. pag. 30, 48.

<sup>4)</sup> Bot. Zeitschr. 1875, pag. 847.

Bei den *Ascomyceten* erinnern die Vorgänge der beginnenden Fruchtbildung, wie sie zuerst von De Bary<sup>1)</sup> für *Peziza*, *Eurotium*, *Erysiphe* nachgewiesen wurden; namentlich die Erscheinungen, welche Tulasne<sup>2)</sup> bei *Peziza confluens* beschreibt; an die sich dann die Beobachtungen von Woronine<sup>3)</sup>, Janczewski<sup>4)</sup> und Baranetzki<sup>5)</sup> anschliessen, sowie endlich die Entdeckung von Stahl<sup>6)</sup> an den Apothecien der Flechten mehr oder weniger genau an die Vorgänge der Befruchtung bei *Saprolegnien* und *Pythien* einerseits und andererseits an die Copulationsphaenomene der *Mucorineen* und *Florideen*, sodass die gleiche Bedeutung beider Vorgänge allerdings als eine naheliegende und berechtigte Annahme erscheint.

Der Vorgang ist bekanntlich auch bis vor Kurzem ganz allgemein von allen, die ihn beobachtet haben, so gedeutet worden und welche Form der Befruchtung auch hier stattfinden möge, ob in dem einen Falle die der *Florideen*, im anderen Falle die den *Saprolegnien* und *Mucorineen* verwandte, soviel scheint gewiss, dass die Entwicklung der *Peritheci*en und *Apotheci*en unter dem Einflusse eines *Sexualactes* steht, welcher an einem *Primordium* der Frucht ausgeübt wird.

Vorausgesetzt nun dass diese Auffassung die richtige ist, haben wir jedoch, und dies ist für meine vorliegende Aufgabe die Hauptsache, den Generationswechsel dennoch auch hier keineswegs in dem Gegensatze zwischen dem *Mycelium*, welches die *Sexualorgane* trägt, und dem *Perithecium* oder *Apothecium* zu suchen. *Perithecium* und *Apothecium* sind nicht sexuell erzeugte Generationen die auf einem ungeschlechtlichem Wege Sporen erzeugen; sondern sie sind, wenn hier Befruchtung stattfindet, doch nur sexuell beeinflusste Organe, in welchen erst die Anfänge der neuen Generationen, die Sporen unter dem Einflusse der Befruchtung erzeugt werden.

Der Generationswechsel kann daher auch, sofern er hier besteht,

1) Ueber die Fruchtentwicklung der *Ascomyceten* und Beiträge zur Morphol. u. Physiol. der Pilze. Heft III.

2) Ann. d. sc. nat. Bot. V. Série Tome 6 (1866). Pl. 11 u. 12.

3) Beiträge zur Morphol. u. Physiol. Heft II. und III.

4) Bot. Zeitung 1871. Nr. 17.

5) Bot. Zeitung 1872. Nr. 10.

6) Bot. Zeitung 1874.

was mir überaus wahrscheinlich ist, nur zwischen den die Peritheci-  
en oder Apothecien tragenden Pflanzen und anderen selbstän-  
digen Pflanzen gesucht werden, welche in unmittelbarer oder  
mittelbarer Folge aus der Keimung der Ascosporen entstehen und  
jene neutralen Sporangien oder Früchte tragen, die als die homo-  
logen und correlativen Fruchtformen der Peritheci- und Apothecien  
zu betrachten sind.

Es scheint nicht unwahrscheinlich, dass diese neutrale Frucht-  
form die Pycniden darstellen und dass der Generationswechsel in  
einer aus den bisherigen Beobachtungen noch nicht ganz durchsich-  
tigen, vielleicht erst sich vorbereitenden Form der Aufeinanderfolge  
und Abwechselung dieser Fruchtformen auftritt.

Hierfür spricht nicht nur der Bau der Pycniden, sondern es  
liegen in den vorhandenen Keimungsbeobachtungen, obgleich die  
Beobachter den Generationswechsel nicht in diesem Verhältniss ge-  
sucht haben, schon einige directe Andeutungen für diese Annahme  
vor. Dass die Ascosporen nicht immer sofort die Mycelien mit Pyc-  
niden erzeugen, steht dem ebenso wenig entgegen, wie die bekannte  
Thatsache, dass Pycniden und Peritheci- an demselben Mycelium  
auftreten und dass Generationen von Pycniden in grösserer Anzahl  
ohne Peritheci- bildung auf einander folgen können.

Dem stehen ferner auch die neuesten Beobachtungen von Herrn  
Dr. Brefeld<sup>1)</sup> nicht entgegen, bei welchen derselbe aus Theilen der  
Fruchtkörper von Ascomyceten und Basidiomyceten Mycelien oder  
neue Fruchtkörper erzogen hat und daraus die Unmöglichkeit der  
Sexualität der Ascomyceten erschliessen wollte. Herr Dr. Stahl<sup>2)</sup>  
hat bereits unter Hinweis auf die früheren Beobachtungen von  
Farlow gezeigt, dass dieser Schluss auch vom Standpunkte der  
alten Vorstellungen über den Generationswechsel der Pilze unstat-  
thaft ist. Aber derselbe leidet ausserdem noch an der irrthümlichen  
Voraussetzung, dass der Generationsgegensatz durchaus nur zwischen  
Mycelium und Frucht bestehen müsse. Da die Fruchtkörper der Pilze  
aber nach meiner Auffassung, ebenso wie die Kapsel Früchte der Flo-  
rideen, nur Organe der alten Generation, aber nicht selbst neue Ge-

<sup>1)</sup> Bot. Zeitung 1876. Nr. 4. —

<sup>2)</sup> Bot. Zeitung 1876. Nr. 44. —

nerationen sind, so lassen die Versuche mit den Fruchtkörpern sowohl die Frage nach der Sexualität, als die nach dem Generationswechsel der Pilze ganz unberührt.

Fernere entscheidende Fälle eines Generationswechsels, d. h. einer vorhandenen Succession freier Generationen bei Pilzen, haben die Untersuchungen von De Bary an den Uredineen aufgedeckt. Die noch nicht direct nachgewiesene Sexualität darf hier wohl als wahrscheinlich supponirt werden, und die Polymorphie der Generationen würde auch hier wenigstens schon eingeschränkt erscheinen, wenn man sich von der Annahme eines Generations-Gegensatzes von Mycelium und Fruchtkörper frei macht.

Besteht nun, wie ich es mir denke, der Generationswechsel der Thallophyten durchweg in der Ablösung freier neutraler und sexueller Generationen, so bleibt nun nur noch die Untersuchung der Frage übrig, wie der Uebergang dieses Generationswechsels zu dem der Moose, der doch seiner äusseren Erscheinung und der usuellen Auffassung nach, als ein Gegensatz von Pflanze und Frucht erscheint, sich vollzogen hat oder wie er denkbar ist.

Hier bilden gewisse auffallende Keimungsvorgänge der Thallophyten und die Erscheinungen, welche die Fruchtbildung von Coleochaete begleiten, für mich die leitenden Uebergänge. Die Keimung der Oosporen und Zygosporien der Thallophyten, welche Generationswechsel besitzen, zeigt in vielen beobachteten Fällen die Eigenthümlichkeit, dass die Keimpflanze mit bedeutender oder gänzlicher Unterdrückung der vegetativen, thallogischen Gestaltung schon sehr früh oder sogleich zur Bildung der neutralen Sporangien und Sporen schreitet. Es unterscheidet sich hierin diese erste neutrale Generation auffallend und bedeutend von den folgenden. In manchen Fällen besteht die Keimung der Oospore ganz allein in der Bildung eines Sporangiums, d. h. die erste neutrale Generation ist ganz und gar auf ein Sporangium reducirt. So zum Beispiel bei Oedogonien, Bulbochaete, Sphaeroplea, Hydrodictyon, Pandorina, Cystopus. In anderen Fällen ist die erste neutrale Generation auf einen blossen Fruchtträger beschränkt; so bei Mucorineen.

Dass der Unterschied an sich ursprünglich nicht gross ist, zeigen diejenigen Fälle, in welchen die Keimung der Oospore derselben Pflanze bald mit, bald ohne Unterdrückung der thallogischen Gestalt

stattfindet. Ausgezeichnete Beispiele dieser schwankenden Keimungsform zeigen die Saprolegnien und Achlyen<sup>1)</sup>.

In noch anderen Fällen zeigen benachbarte Gattungen sich hierin verschieden, die eine zeigt Sporangienkeimung (*Cystopus*<sup>2)</sup>, die andere Mycelienkeimung (*Peronospora*<sup>3)</sup>).

Es kann daher als ein allgemeiner Erfahrungssatz unter den Thallophyten gelten, dass die erste neutrale Generation mit geringerer oder grösserer Unterdrückung des vegetativen Theiles der Pflanze auf einem kurzen Wege zur Sporenbildung eilt.

In den Fällen mit reiner oder fast reiner Sporangienkeimung gewinnt dann die erste neutrale Generation einen von den folgenden neutralen entschieden differenten Habitus, so bei *Oedogonium*, *Pandorina*, *Cystopus*, *Saprolegnien*, *Mucorineen*.

Diese äusserliche Differenz wird noch gesteigert in den Fällen, wenn die erste neutrale Generation schon im Oogonium selbst zur Keimung gelangt, wenn also diese neutrale Generation von der weiblichen festgehalten und in ihr aufgenommen wird. Dies geschieht bei *Coleochaete*. Bei *Coleochaete scutata* unterscheidet sich die im berindeten Oogonium zur Keimung gelangende, erste neutrale Generation — das Muttergewebe der Schwärmsporen — von den folgenden eigentlich nur durch den geringeren Umfang ihrer Gewebebildung<sup>1)</sup>, gewinnt aber doch schon hierdurch allein einen etwas verschiedenen Ausdruck. Bei *Coleochaete pulvinata* erscheint diese Differenz gegen die ausgebildetere Gestalt der freien Generationen schon grösser. Es kann daher kaum auffallen, dass auch bei den Moosen die neutrale Generation, die auch hier im Archegonium festgehalten wird und sogleich zur Keimung gelangt, entweder nur ein Sporangium (*Riccien*) oder eine mehr oder weniger kümmerlich entwickelte Axe, die ein Sporangium trägt, bildet und dass daher der Habitus dieser Generation so sehr von dem der sexuellen Generation abweicht. Es tritt hier nur noch der Umstand hinzu, dass diese neutrale Generation überhaupt die einzige neutrale ist, welche zur Ausbildung gelangt. Es ist nur der gerade Weg zur Sexualität, der

1) Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. IX. pag. 227 u. f. Taf. XX. und XXI. —

2) Dr. Bary, Ann. d. sc. natur. IV. Série, Tome XX. (1863.) Pl. 2.

3) Dr. Bary, Beiträge zur Morph. u. Phys. der Pilze. Heft II.

4) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II., Taf. III. u. IV.

hier durch Reducirung der neutralen Generationen auf eine einzige, die in die sexuelle aufgenommen wird, eingeschlagen wird. Auch bei Thallophyten finden sich bereits ähnliche Fälle, in welchen die neutralen Generationen, die ja hier gewöhnlich einen ganzen Cyclus bilden, auf eine einzige reducirt sind, so z. B. bei Sphaeroplea.

Der Generationswechsel der Moose erscheint demnach wie eine zusammengezogene Form des Generationswechsels der Thallophyten, in welcher die neutralen Generationen bis auf eine einzige unterdrückt sind., welche in ungetrenntem Zusammenhange mit der sexuellen verbleibt und es liegt daher kein Grund vor, die neutrale Generation der Moose — das Sporogonium — die hier schon zum unselbständigen Entwicklungsabschnitt geworden ist, wie dies bisher geschah, mit den Früchten oder vielmehr den Fruchthäusern der Thallophyten zu vergleichen, deren homologes Organ vielmehr in der Calyptra der Moose vertreten ist.

Die scheinbar so grosse Differenz im Habitus des Moossporogoniums und der Moospflanze reducirt sich daher auf die kümmerliche Ausbildung des vegetativen Theiles, d. h. der Axe, die mit der frühzeitigen Bildung des Sporangiums an derselben zusammenhängt.

Bei den Laubmoosen, bei welchen die Axe schon weniger kümmerlich als bei den Lebermoosen entwickelt ist, drückt sich die Uebereinstimmung zwischen ihr und dem Moosstamm schon im anatomischen Bau aus.

Von diesen Gedanken und von einer früheren Erfahrung ausgehend, dass zerschnittene Charenzweige protonematische Sprossungen entwickeln<sup>1)</sup>, unternahm ich meine Versuche mit den Moosfrüchten und hoffte, dass es mir gelingen würde, auch an zerschnittenen Seten der Laubmoose Protonemafäden hervorzurufen und so die morphologische Uebereinstimmung von Seta und Moosstamm nachzuweisen.

Es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass diese Ansicht durch das Auffinden teratologischer Zustände von Moosfrüchten mit Blattrudimenten oder ausgebildeteren Blattanlagen eine weitere Bestätigung erhalten wird. Obgleich teratologische Fälle bei den Moosfrüchten zu den Seltenheiten zu gehören scheinen, möchte es sich doch vielleicht lohnen, hierauf die Aufmerksamkeit zu richten.

<sup>1)</sup> Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. III., Taf. 9. u. 10.

In wie weit etwa der hier durchgeführte Nachweis, dass das Moosporogonium eine in ihren Eigenschaften mit dem Moosstamm identische, nur kümmerliche Axe darstellt, für die Ansicht von Prantl spricht, dass die Farn sich von den Lebermoosen abgezweigt haben, will ich hier, als zu weit abliegend, nicht erörtern. Nur bemerken will ich, dass die neueren Vergleichen der Sporogonium-Anlage der Laub- und Lebermoose mit dem Embryo der Gefässcryptogamen den Umstand nicht berücksichtigen, dass mit Ausnahme von Riccia das Sporogonium in einen deutlichen Axentheil und ein Sporangium, dessen morphologischer Werth noch zu bestimmen bleibt, differenzirt ist. Auf diesen sehr wesentlichen Punkt, auf den ich hier nur hinweisen wollte, gedenke ich an anderer Stelle ausführlicher zurückzukommen.

Hier aber will ich noch mit einer Hypothese schliessen, die um so ungefährlicher ist, als sie die Zukunft der Moose betrifft.

Verfolgen wir die Reihe der Farnkräuter durch die Gefässcryptogamen und Gymnospermen bis in die Phanerogamen, so scheint, wie dies ja seit Hofmeister vielseitig von Anderen ausgeführt ist, der eingehaltene Gang eine allmälige Verkümmern der sexuellen Generation — oder vielmehr wie es richtiger heissen muss ihres vegetativen Theiles — nachzuweisen, bis schliesslich bei Gymnospermen und Phanerogamen die sexuellen Organe zum Theil schon von der ungeschlechtlichen Pflanze aufgenommen werden, wodurch diese selbst den Character einer Geschlechtspflanze erhält.

Sehen wir vom Pollenschlauch ab, dem letzten Rest einer selbständigen, sexuellen Generation bei Phanerogamen, so kann man daher sagen, dass in dieser Reihe die reine Sexualität erreicht wird durch den Verlust des vegetativen Theiles der Geschlechtspflanze und den Uebergang ihres Sexualcharacters auf die Sporenpflanze.

Es wäre nun denkbar, dass in der Reihe der Moose die reine Sexualität durch Unterdrückung des Generationswechsels auf einem näheren Wege angebahnt wird, nämlich durch blosser Verkümmern der Sporangien der neutralen Generation. Nehmen wir an, dass an diesen in einer fortgesetzten Reihe moosartiger Gewächse die Sporangien allmäligen verkümmern, die kümmerliche Axe aber in irgend einem rudimentären Zustande zurückbleiben würde, so würde diese aus der befruchteten Gonosphäre der Moose sich entwickelnde küm-

merliche Axe wie eine embryoartige Bildung erscheinen, aus welcher die Moose sich regelmässig durch Protonemasprossung, wie jetzt aus den Sporen, wiedererzeugen würden. So würde die Moosreihe rein sexuell werden und man könnte annehmen, dass die gegenwärtigen Moose, die offenbar in der Entwicklung der vegetabilischen Organismen eine jüngere Geschichte haben, als die Farnkräuter, erst auf dem halben Wege ihrer Entwicklung angelangt sind.

Die eigentliche Aufgabe, die ich mir in diesem Aufsätze gestellt habe, muss ich endlich noch mit einigen Worten hier am Schlusse kurz zusammenfassen. Sie liegt in dem versuchten Nachweise, dass die Generationen der Thallophyten ganz so, wie die der Cormophyten, in allen Kreisen mit einer freien Zelle, der Spore, beginnen, dass sie aber bei Thallophyten überall freie selbständige Pflanzen darstellen, während sie bei Cormophyten in organischem Zusammenhange bleiben und daher in ihrer ungetrennten Aufeinanderfolge nur noch wie zwei selbständige Abschnitte einer Entwicklungsreihe erscheinen. Hieraus folgt dann, dass die Früchte der Thallophyten nirgends einen Generationswerthbesitzen und dass sie auch dort, wo ihre Entwicklung unter sexuellem Einfluss steht, wie bei den Kapsel Früchten der Florideen und wahrscheinlich bei den Peritheciën und Apotheciën der Ascomyceten sich durchaus nicht anders verhalten, wie die Calyptra der Moose und das Gewebepolster des Embryo der Gefässcryptogamen, sondern ebenso, wie diese, nur sexuell beeinflusste Organe der weiblichen Pflanze sind. Ich glaube daher Trichophor und Ascogon wie Archegonien betrachten zu dürfen, die einer directen Befruchtung unterliegen, in welchen aber die Befruchtung zugleich materiell im Gewebe von Zelle zu Zelle bis auf die Sporen fortgeleitet wird, gerade wie umgekehrt in den Archegonien der Moose und Farn der Einfluss der Befruchtung von der Gonosphäre aus auf das Gewebe des Archegoniums übertragen wird. Die Kapselsporen und Ascosporen sind mir daher nicht die geschlechtslos erzeugten Sporen einer sexuell erzeugten Generation, sondern selbst sexuell erzeugte Sporen, die in einem sexuell beeinflussten Organe der Mutterpflanze entstehen. Der Generationswechsel der Pflanzen endlich zerfällt meiner Anschauung nach in zwei Reihen von Erscheinungen, die wohl zu trennen sind; in den sexuellen Generationswechsel, welcher eine durch das Eingreifen und die Entstehung der Sexualität be-

dingte Beziehung zwischen genetisch correlativen Fructificationsformen ausdrückt und daher ganz in das Gebiet der Fructification fällt, und zweitens in den Sprosswechsel oder vegetativen Generationswechsel, der wiederum ganz der vegetativen Propagation angehört. In so weit aber Propagation und Fructification getrennte Erscheinungen der Vegetation sind, sind es auch diese beiden Formen des Generationswechsels. —

---

Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

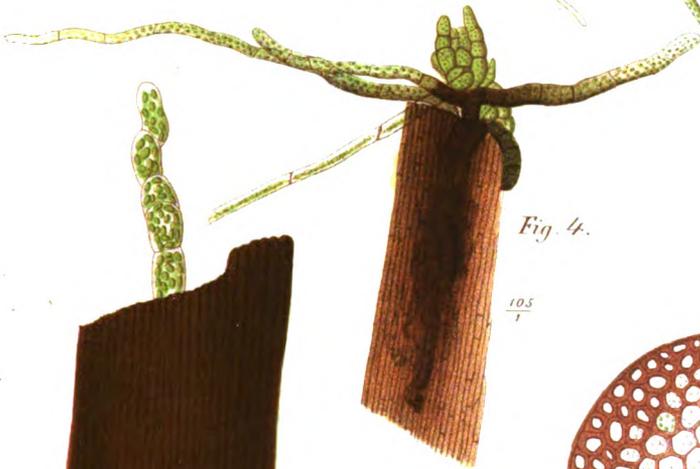


Fig. 5.

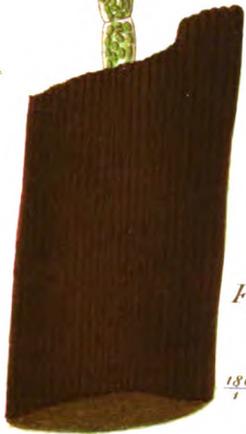
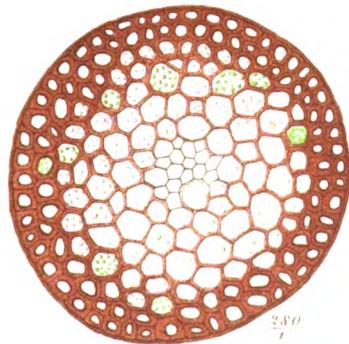
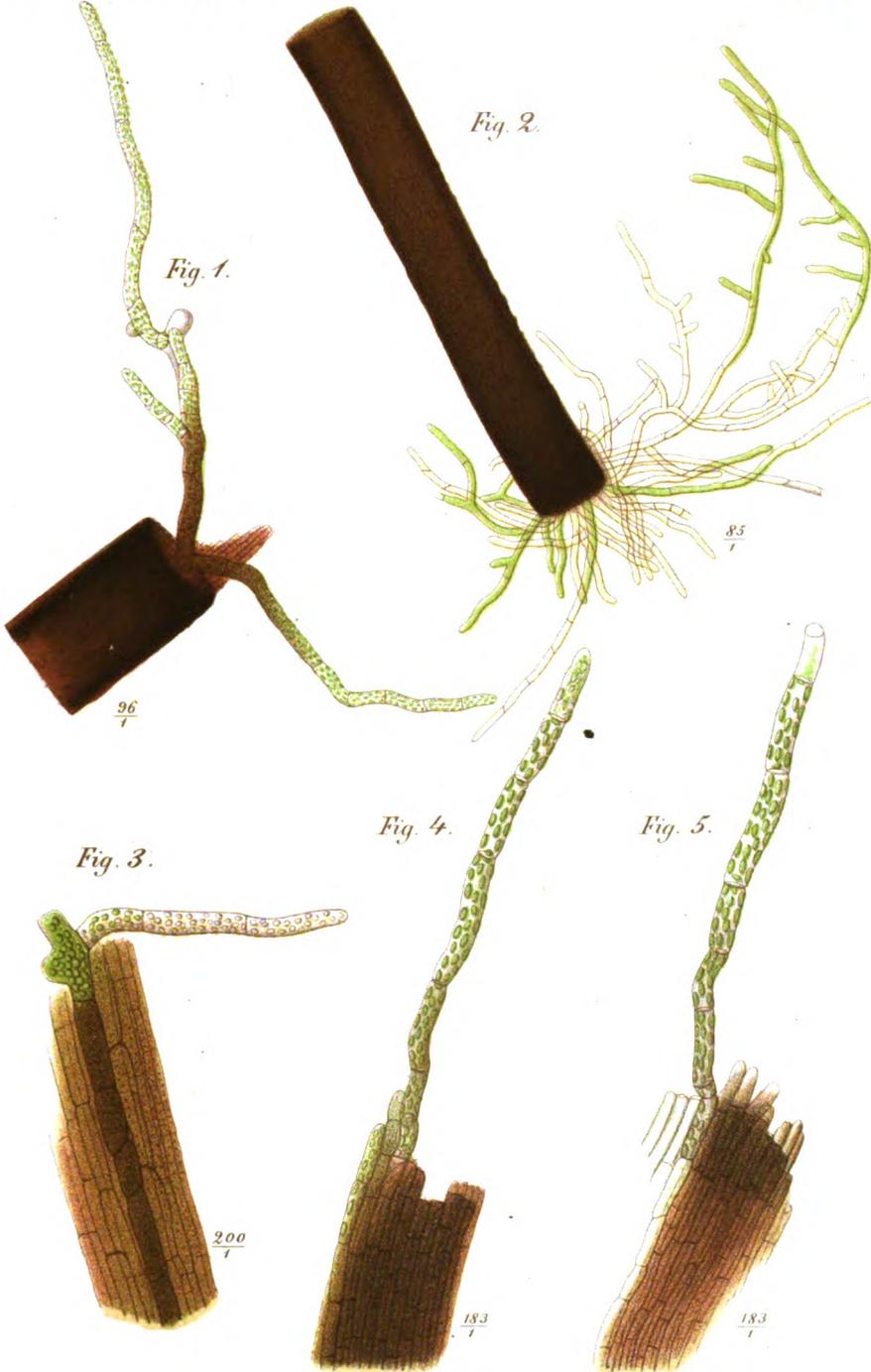


Fig. 6.



Lith von Laue.



Lith. von Laure.