Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Bern

Band: - (1916)

Artikel: Der Generationswechsel im Tier- und Pflanzenreich : mit Vorschlägen zu einer einheitlichen biologischen Auffassung und Benennungsweise

Autor: Goeldi, E.A. / Fischer, E.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-571170

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 10.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

E. A. Goeldi und Ed. Fischer.

Der Generationswechsel im Tier- und Pflanzenreich: mit Vorschlägen zu einer einheitlichen biologischen Auffassung und Benennungsweise.

Einleitung.

Motto:

„Gefunden ist so ziemlich alles, aber teils ist es nicht übersichtlich zusammengestellt, teils benützt man es nicht, obgleich man es kennt."

Aristoteles, (Politik Kap. II, 2. 10.)

„La science ne consiste pas en faits, mais dans les conséquences que l'on en tire."

Claude Bernard,

(Leçons sur les phénomènes de la vie commune aux animaux et aux végétaux 1878—1885.)

„Tiefere Forschung deckt überall die Einheit in den fundamentalen Lebensprozessen der ganzen Organismenwelt auf."

O. Hertwig, (Allgemeine Biologie 1909, pag. 82.)

Jedem selbständig denkenden Studierenden der beiden biologischen Disziplinen musste es bisher auffallen, dass bezüglich wichtiger Punkte in der Entwicklungslehre eine befremdende Verschiedenheit der Auffassung zwischen den Vertretern der Tierkunde und der Pflanzenkunde besteht. In der botanischen Vorlesung hört er speziell von «Generationswechsel» und «Eizelle» in einem bestimmten Sinne reden, um vielleicht schon in der nächsten Stunde im zoologischen Kolleg über Dinge zu vernehmen, die denselben Namen tragen, aber in einem ganz anderen Sinne angewendet werden. Der angehende Naturwissenschafter kann nicht umhin, sich zu stossen an diesem offenkundigen Mangel an Fühlung zwischen zoologischer und botanischer Forschung. Und dass unter diesem misslichen Zustand das Ansehen und die Würde der Wissenschaft Schaden nehmen muss, kann keinem tiefer Blickenden verborgen bleiben. In erhöhtem

Masse leidet unter diesem Zustande vor allem der akademische Lehrer, der sich dieses Zwiespaltes genau bewusst ist, aber allein von sich aus das Mittel der Abhülfe nicht beizubringen vermag. Denn dieses Mittel kann nur aus verständnisvoll organisierter und konsequent durchgeführter Zusammenarbeit von Interessenten des botanischen und des zoologischen Lagers hervorgehen.

Die «captatio benevolentiae», um die jeder Vortragende bei seinem Zuhörerkreis wirbt, motiviert sich im vorliegenden Falle mit der Erklärung, dass wir in dem heutigen Vortrag nichts anderes als einen redlichen Versuch erblicken, der geschilderten didaktischen Notlage abzuhelfen und einer einheitlich biologischen Auffassung und Lehrmethode einen Dienst zu erweisen, der nach unserem Gefühle bereits eine wirkliche Zeitforderung darstellt.

I. Geschichtliches über den Generationswechsel. Der neue, botanische und der alte, zoologische Generationswechsel.

Die Entdeckung von dem, was von den derzeitigen Botanikern als «Generationswechsel» bezeichnet wird und — wie dringend betont werden muss —, streng von dem zu unterscheiden ist, was nach althergebrachtem Usus zoologischerseits unter demselben Namen verstanden wird, führt auf die Mitte des vorigen Jahrhunderts und den Leipziger Botaniker W. Hofmeister (Nr. 17 unseres Literaturverzeichnisses) zurück. In einer denkwürdigen Abhandlung machte er auf den Umstand aufmerksam, dass bei den höheren Kryptogamen der Lebenszyklus eines jeden pflanzlichen Individuums aus zwei alternierenden Phasen aufgebaut werde, wovon die eine die ungeschlechtliche Generation, die andere die geschlechtliche darstelle. Die Produkte dieser beiden Phasen können unter Umständen, z. B. gerade bei den Farnen und Moosen, ein recht unähnliches Aussehen aufweisen. In dieser Unähnlichkeit liegt die Erklärung zu der Tatsache, dass dieser «botanische Generationswechsel», wie wir ihn zunächst in einfachster Weise bezeichnen wollen, erst seit ca. einem $^2/_3$ Jahrhundert erkannt worden ist: die ältere Periode botanischer und zoologischer Systematik, welcher der klare Einblick in den inneren Zusammen-

hang solcher organischer Verkettung noch fehlte, hatte bisher sich eben damit beholfen, dass sie die beiden differenten Produkte als zwei völlig unabhängige Dinge auffasste und demgemäss auch vielfach mit zwei besonderen Namen belegte. So betrachtet war die Sachlage ja eine übereinstimmende mit jenem alten Gedankengange verwandtschaftlicher Verquickungen heterogener Organismen, wie wir ihn besonders in der mittelalterlichen Naturgeschichte seine Blüten treiben sehen; sie enthielten zwar oft einen brauchbaren Kern von Wahrheit, der aber zur dicken Umhüllung von falsch verstandenen Einzelheiten in einem unvorteilhaften Verhältnisse stand. Wenn es nun auf den ersten Blick befremdlich erscheint, dass es verhältnismässig so lange Zeit brauchte, bis der uns jetzt schon geläufige «botanische Generationswechsel» festgestellt wurde, so muss doch auch billiger Weise gesagt werden, dass sowohl das Auffinden der vielfach winzigen Prothallien, als auch die Erkenntnis des gesetzmässigen, genetischen Zusammenhanges mit den zum Teil riesenhaften Farngewächsen eine Respekt abzwingende, wissenschaftliche Tat bedeutete. Sorgfältige Beobachtung und scharfsinnige Kombinationsarbeit mussten zusammenwirken, um diese wahrhaft hochwichtige Tat überhaupt zu ermöglichen.

Das trifft nicht minder zu hinsichtlich der Phalanx neuerer botanischer Forscher, welche sich die Fortsetzung und den Ausbau der Hofmeister'schen Entdeckung angelegen sein liessen und unter denen Strasburger und seine Schule in erster Linie namentlich erwähnt werden muss. Eine seit den 70er bis 80er Jahren einsetzende, rapid fortschreitende Verbesserung der mikroskopischen Technik hatte eine erstaunliche Beschleunigung des Fortschrittes auf dem Gebiete der Zellforschung oder Cytologie zur Folge. Dieselbe wuchs sich seither förmlich zu einer eigenen Disziplin aus. Besonders kam eine erhöhte Aufmerksamkeit der genaueren Kenntnis der Geschlechtszellen, der Befruchtungs-Vorgänge und der damit verknüpften Teilungs-Erscheinungen zu Gute.

Inzwischen spielte ein wissenschaftliches Ereignis herein, dessen Erwähnung unbedingt zu einer richtigen Darstellung der historischen Entwicklung der Ansichten über den botanischen Generationswechsel gehört. Es bezieht sich auf einen Fort-

schritt, der von zoologischer Seite beigebracht, dessen allgemein biologische Tragweite jedoch alsbald eingesehen und auch botanischerseits anerkannt wurde. Weismann in Freiburg vermochte auf Grund seiner umfassenden entwicklungsgeschichtlichen Studien in den kausalen Zusammenhang zwischen Befruchtung und Teilung der Sexualzellen einen besonders glücklichen Vorausblick zu gewinnen. Er gelangte zur theoretischen Vorhersage, dass die Verminderung der Kernsubstanz-Partikel der zum Geschlechtsakte zusammentretenden, elterlichen Keimzellen ein logisches Postulat sei, ohne welches die Vererbung nicht zu erklären wäre. Weismann hat somit jene hochwichtige Entwicklungs-Erscheinung, die wir jetzt mit einer modernen Benennung als «Reduktion der Chromosomenzahl» zu bezeichnen pflegen, mit prophetischem Blicke dem Tatsachenbeweise vorauseilend, als eine notwendige Voraussetzung fundamentaler Lebensvorgänge erkannt. Die erste faktische Bestätigung auf zoologischem Gebiete lieferte der belgische Forscher Van Beneden im Jahre 1883 an den männlichen und weiblichen Geschlechtskeimzellen vom Spulwurm *(Ascaris.)*[1]) Den zugehörigen Tatsachenbeweis auf botanischem Gebiete erbracht zu haben, ist das unbestreitbare Verdienst Strasburger's und seiner Schule. Es geschah dies zuerst in einer aus dem Jahre 1894 (33c) stammenden Abhandlung, in welcher er über seine Studien betreffend die Fortpflanzung von Moosen und Farnen u. s. w. berichtet. Er gelangte bereits dazu, seinen Beobachtungen über periodische Reduktion der Chromosomenzahl bei der Fortpflanzung genannter Kryptogamen eine allgemeine Gültigkeit im Entwicklungsgange der Organismen zu unterlegen. Das von ihm proklamierte neue Naturgesetz lässt sich etwa in folgenden Sätzen verdichten: am Lebensverlauf eines jeden pflanzlichen Gewächses vermag man einen obligatorischen Wechsel zwischen einer ungeschlechtlichen Generation *(Sporophyt)* und einer geschlechtlichen *(Gametophyt)*

[1]) Den historischen Hergang der mit dieser Frage verknüpften Begebenheiten erfährt man am besten durch die anschauliche Schilderung, welche Prof. Duncan S. Johnson neuerlich geliefert hat in seinem Vortrage: «The history of the discovery of sexuality in plants», vor der botanischen Sektion der «American Association for the advancement of science» (Dez. 1913), Nachdruck im Smithsonian Report for 1914 [Washington 1915], pag. 389—404.

zu erkennen. Den Abschluss der ersteren bildet als deren bezeichnender Fortpflanzungskörper die Sporenmutterzelle, den Abschluss des letzteren hingegen die geschlechtlich ausgestattete Keimzelle oder die Gamete. Charakteristisch für jede Leibeszelle des ungeschlechtlichen Abschnittes, des *Sporophyten*, ist die verdoppelte Anzahl der Chromosomen in der Kernsubstanz (daher die Bezeichnung 2 x-Generation). Umgekehrt ist charakteristisch für jede Somazelle des geschlechtlichen Abschnittes, des *Gametophyten*, die einfache bezw. halbierte Zahl der Chromosomen (daher die Bezeichnung x-Generation). Wichtig ist dieses letztgenannte Verhältnis speziell im Hinblick auf die respektiven Vermehrungselemente; es folgert unmittelbar, dass die Sporenmutterzelle diploid sein wird, wie der Botaniker sich auszudrücken pflegt, d. h. doppelchromosomig ist, während die Gamete haploid sein muss d. h. das einfachchromosomige Verhalten aufweist.[1])

In diesen Sätzen ist das wissenschaftliche Credo der neueren Schule von Botanikern niedergelegt, soweit sie sich an Strasburger und seine engern Jünger anlehnt. Auf der Basis dieser Satzungen ist im Laufe der letzten Dezennien bereits ein stattliches Gebäude hervorragender wissenschaftlicher Leistungen erstanden. An der Fertigstellung des Ausbaus und die konsequente Verknüpfung zwischen Reduktionsvorgang und Generationswechsel, successive durch das gesamte Pflanzenreich hindurch, hat eine ganze Schar von Botanikern zusammengearbeitet, unter denen Allen, Bonnet, Bower, Chamberlain, Claussen, Klebs, Lotsy, Miyake, Oltmanns, Overton, Pringsheim, Winkler, Yamanouchi und andere als Autoren besonders wichtiger Untersuchungen in der Vorderreihe zu figurieren haben. Namentlich hat sich der holländische Forscher Lotsy (22) als unermüdlicher Vorkämpfer für den Gedankengang eines festen Entwicklungsringes zwischen x-Generation und 2-x-Generation bei den Pflanzen erwiesen, wie sich bei der Durchsicht seiner umfangreichen botanischen Werke zur Evidenz ergibt. Man hat das Gefühl, dass er nicht leicht eine schickliche Gelegenheit

---

[1]) Vergleiche hiezu Ed. Fischer (10) und E. A. Göldi (11a) «Ueber das Geschlecht» etc., Bern 1915, pag. 156–157 (p. 19 des Sep.-Abdr.)

vorübergehen lässt, um dieses Thema des Generationswechsels zur Sprache zu bringen.

Interessant ist es nunmehr, zu erfahren, dass es zuerst wiederum Botaniker gewesen sind, welche die Lehre aufstellten, dass der sog. «botanische Generationswechsel» nicht etwa bloss auf niedere oder höhere Pflanzen anwendbar, sondern auch auf alle Tiere mit geschlechtlicher Fortpflanzung übertragbar sei. Es geschah dies in nachdrücklicher Weise durch Chamberlain und Winkler. Die hierauf bezüglichen beiden Aufsätze des Amerikaners Chamberlain (6) datieren aus dem Jahre 1905 und sind leider in schwer zugänglichen Fachzeitschriften enthalten. Die einschlägigen Abhandlungen des verdienstvollen deutschen Botanikers Winkler (Tübingen) (38) dagegen stammen aus den Jahren 1906 bis 1908 und sind schon besser aufzutreiben. Im Vorbeigehen sei noch mitgeteilt, dass Bower (3) und Chamberlain das Wesen des bisher von uns als «botanischer» erwähnten Generationswechsels durch den Ausdruck «**antithetisch**» zu bezeichnen vorschlugen, Ausdruck, der übrigens schon im Jahre 1874 von dem böhmischen Botaniker L. Celakovsky (5) aufgestellt und konsequent gebraucht worden ist.

Befremden kann es, dass man sich in den Reihen der Zoologen bisher eigentlich recht kühl verhielt gegenüber der von der neueren Botanik zugedachten Bescheerung. Man hätte erwarten können, dass sich durch eine derartige Anregung ein etwas rascherer Pulsschlag einstelle. Davon, dass die Annahme der neueren Lehre vom neuen Generationswechsel etwa schon bei der Mehrzhhl heutiger Zoologen als eine Notwendigkeit zum Bewusstsein gekommen wäre, ist noch gar keine Rede. Vereinzelt bloss liegen bisher einige Beispiele von Adhäsionen vor und wenn ein halbes Dutzend von zoologischen Forschern sich zur Stellungnahme auf der Seite der neuen Lehre entschieden haben, ist es meines Wissens viel. Es sind freilich durchweg Personennamen, die auf wissenschaftlichem Gebiete guten Klang besitzen und etwas zu bedeuten haben. Die Langsamkeit, mit der sich die Sache Bahn bricht in der zoologischen Literatur, erklärt sich übrigens aus zwei Gründen: Einerseits liegt eine direkte Veranlassung zur Stellungnahme nur für solche Forscher vor, welche neben ihren Spezialstudien noch Interessenahme an

botanischen Dingen und an vergleichend biologischen Problemen übrig haben und dieses Genre von Leuten wird bei der heutigen Spezialisierung in der Forschungsarbeit immer seltener. Andererseits haben die Zoologen eine wenigstens vermeintliche Schwierigkeit zu überwinden, insofern als ihnen droht, durch den «botanischen» Generationswechsel eine althergebrachte mit einem gewissen Prioritätsrecht ausgestattete Begriffsfassung des Wortes «Generationswechsel» über den Haufen geworfen zu sehen. Das Vorhandensein einer etwas gefahrdrohenden Klippe ist da nicht abzuleugnen: gilt es doch den konservativen Geist des zoologischen Lehrgebäudes nicht unnötig zu froissieren, und wenn es auch bloss in einer terminologischen Detailfrage wäre.

Merkwürdig bleibt es aber doch, dass unseres Wissens bis zur Stunde noch kein einziges der neueren und neuesten Lehrbücher der Biologie, trotzdem sie alle mehr oder weniger einlässlich auf den Generationswechsel auf botanischem Gebiete eintreten und seine allgemeine Tragweite für die gesamte Organismenreihe durchblicken lassen, klipp und klar auch für die Wünschbarkeit der direkten Uebertragung auf die Tierwelt einsteht. Die letzten Konsequenzen zu ziehen, überlassen sie einstweilen immer noch dem Leser. Es genügt für den Augenblick, deren drei namentlich anzuführen zum Beweise des eben Gesagten: die übrigens vortrefflichen Bücher von Sedgwick-Wilson (1913) (Einführung in die allgemeine Biologie), von Nussbaum-Karsten-Weber (1911) («Lehrbuch der Biologie für Hochschulen») und von O. Hertwig (1909) («Allgemeine Biologie») (15). Bei allen macht man dieselbe Erfahrung: der Wissensdurstige, Wahrheitsuchende hat sich schliesslich selbst hindurch zu schaffen durch das hinderliche Gestrüpp von Einzelheiten und die Hauptarbeit, die dicke Schale zu sprengen, um endlich zum edlen Kerne zu gelangen, bleibt ihm selbst überlassen. Man kann nicht umhin sich die Frage vorzulegen, welcher Ursache die bisherige Nichtberücksichtigung des Problemes seitens der Verfasser zoologischer Lehr- und Handbücher zuzuschreiben sei. Doch wohl nur dem Umstande, dass sie entweder diese besondere Ecke des naturwissenschaftlichen Arbeitsfeldes bisher nicht genugsam beackert fanden, um daraus Nutzen zu ziehen, oder aber dass sie überhaupt selbst noch nicht zur deut-

lichen Erkenntnis von der Notwendigkeit gelangt und von der Durchführbarkeit der Aufgabe sich zu überzeugen vermochten. Unsere feste Ueberzeugung sagt uns indessen, dass ein einheitlich biologischer Unterricht dieses kostbaren, vortrefflichen Baumateriales von Stunde an schlechterdings bedarf und dass auf die Länge kein Sperren und Zerren dem Schub der Zeit wird dauernden Widerstand entgegenzusetzen vermögen.

So sind wir denn bisher auf die paar mit frischem Wagemut aufgestellten Profilierungsversuche angewiesen, welche einige fortschrittliche zoologische Forscher mit biologisch erweitertem Horizont in den jüngsten Jahren unternahmen. Es sind durchwegs nicht etwa vermöge ihres Umfanges und ihrer Dimensionen äusserlich imponierende Werke, sondern es sind umgekehrt eher unscheinbare, kleine Abhandlungen, deren Erscheinen keine grossen Wellen der Erregung hervorgerufen hat. Wir beschränken uns darauf, zwei derselben spezieller hervorzuheben. Vor allem ist es, Charles Janet (18) französischer Ingenieur und ausgezeichneter entomologischer Schriftsteller von erstaunlicher Produktivität, der eine ganz vorzügliche, sehr tiefgründige Arbeit hervorgebracht hat (1912). In derselben wird wohl zum ersten Male der Versuch eines konsequent durchgeführten Vergleiches zwischen der Organisation einer Pflanze und eines Tieres (Insektes) unternommen und meisterlich zu Ende geführt in Wort und Bild.[1])

Diese Janet'sche Abhandlung, betitelt «Le sporophyte et le gamétophyte du végétal. Le soma et le germen de l'insecte» ist von grundlegender Bedeutung. Sie ist denn auch zum Ausgangspunkt unserer herwärtigen Betrachtung geworden. Und von dem nachhaltigen Eindruck und der vielfachen Anregung, welche ich dem gründlichen Studium dieser Arbeit verdanke, vermag wohl am besten einen Begriff zu geben die Versicherung, dass Reflexionen über diesen Stoff und der Wunsch, denselben durch geeignete didaktische Umarbeitung weiteren Kreisen zugänglich

---

[1]) Ein Jahr darauf (1913) erschien das vorhin erwähnte Buch von Sedgwick-Wilson, welches einen analogen Gedankengang einschlägt und den originellen Versuch eines Organisationsvergleiches zwischen Farnkraut und Regenwurm antritt, diesmal mit der Absicht, die Grundlage zu einem vergleichend biologischen Praktikum zu schaffen.

zu machen seit zwei Jahren, unentwegt im Mittelpunkt meiner eigenen wissenschaftlichen Tätigkeit gestanden haben. Ich darf sagen, dass ich während dieser beiden Jahre dem intensiven Ausbau des Janet'schen Gedankenganges sozusagen ausschliesslich meine Zeit und Aufmerksamkeit widmete. Hoffentlich ist das Opfer nicht umsonst gewesen. — Eine zweite Arbeit, der wir gerecht werden möchten durch Betonung ihres Verdienstes um Förderung und Abklärung des uns beschäftigenden Problemes, ist der 1914 erschienene Aufsatz von Hartmann (Berlin), (14 a), betitelt «Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem». Er ist in zumal den Botaniker interessierender Weise illustriert und namentlich auch beachtenswert durch die Bestrebung, an der Hand der Entwicklungs- und Fortpflanzungsverhältnisse bei Protisten und niederen Pflanzen die zu einer richtigen Beurteilung der bei den höheren Organismen obwaltenden Erscheinungen erforderlichen, allgemein biologischen Prämissen klar zu legen.

E. Goeldi.

II. Die Übertragung des Begriffes vom botanischen Generationswechsel auf die Tierwelt. — Charles Janet's Versuch.

«Mit welchem Rechte aber», wird man uns fragen, «lässt sich denn bei einem höheren Tiere von einem derartigen Generationswechsel reden, dessen Wesen ja in einem Alternieren zwischen einer ungeschlechtlichen und einer geschlechtlichen Generation bestehen soll? Wo findet sich denn im Lebenslauf eines Tieres etwas, was sich überhaupt mit einer ungeschlechtlichen Spore vergleichen liesse?»

Gerade darin, auf diese Fragen eine plausible Antwort gegeben und mit Wort und Bild zum erstenmal anschaulich gezeigt zu haben, dass diese Dinge tatsächlich sich bei jedem Tiere, edem höheren sogar, den Menschen nicht ausgeschlossen, vorhanden sind und dass der Parallelismus in den wesentlichen Entwicklungsetappen zwischen höheren Pflanzen und höheren Tieren dem geistigen Auge wirklich erkennbar ist, darin liegt nach unserer Ansicht das Hauptverdienst Janet's. Seine geniale

Konzeption, vereint mit seiner durch Berufsbildung als Ingenieur vorzüglich entwickelten Befähigung zu räumlichen Vorstellungen selbst in den allerverwickeltsten Fällen der Organisation, der äusseren und inneren Architektur des Tier- und Pflanzenleibes liess ihn relativ einfache Mittel und Wege finden, Schwerverständliches leicht zu gestalten.

Janet hat am Beispiel der Entwicklung des Insektenleibes die Ansicht vertreten, dass die Entstehung der frühesten Geschlechtszellenanlagen sich völlig homolog verhält der Entstehung der Sporenanlagen bei einer höheren Pflanze, z. B. einem Moose oder einem Pteridophyt: Keimdrüsenanlagen der Tiere und Sporenbildungsstätten der Pflanzen werden als äquivalente Organgebilde aufgefasst. Gleichwie sich höhere Pflanzen von niederen Pflanzen dadurch unterscheiden, dass bei den ersteren die Sporulation von einer ursprünglich freien, äusserlichen zu einer nicht frei werdenden, innerlichen wird, gleichen die höheren Tiere den höheren Pflanzen nicht nur durch Binnenverstauung der die Fortpflanzungszellen liefernden Organe, sondern auch durch die innerliche Sporulation. Die tierische Spore wird nach Janet dargestellt durch jene frühen epithelialen Wanderzellen, welche bald aus dem Verbande des äusseren Keimblattbelages ausscheiden, nach innen vordringen und an gegebener Stelle der Leibeshöhle zur Uranlage der Geschlechtsdrüsen werden. Was hingegen die pflanzliche Spore ist, brauche ich Ihnen nicht erst zu sagen: das kann füglich als vom botanischen Unterrichte her als bekannt vorausgesetzt werden.[1])

---

[1]) Es ist wohl hier der geeignete Ort, darauf hinzuweisen, dass übrigens der Begriff «Spore» naturgeschichtlich keineswegs allenthalben dieselbe eindeutige Anwendung erfahren hat und dass es zumal auf botanischem Gebiete zum Teil recht verschiedene Dinge gibt, die unter diesem Namen segeln. Das ist mühelos zu ersehen aus der grossen Tabelle III von Prof. Ed. Fischer. Etymologisch hat «ἡ σπορά» die Bedeutung »Saatgut» (bei dieser Gelegenheit sei denn gerade auch noch beigefügt, dass der zusammengesetzte Ausdruck «Sporangium» aus dem vorigen Worte und einem zweiten, «ἀγγεῖον», aufgebaut ist und besagen will: «Gefäss, Behältnis, in dem das Saatgut aufbewahrt wird»). Die Zoologie dagegen ist bisher gewohnt gewesen, das Wort «Spore» ganz allgemein im Sinne von «ungeschlechtlichem, einzelligem Vermehrungskörper» überhaupt aufzufassen und kannte keine weiteren Nüancierungen dieses generellen Begriffes. In dieser allgemeineren Fassung sensu lato hat denn auch der Ausdruck «Spore» im zoologischen Teil herwärtiger Abhandlung Verwendung gefunden.

Zugegeben sei, dass trotzdem zum Verständnis dieses Gedankenganges und zur vollen Würdigung der bestehenden Gleichheit, einerseits etwelches Abstraktionsvermögen, andererseits ein gewisses Mass tieranatomischer und embryologischer Vorkenntnisse als unerlässliche Requisiten helfend hinzutreten müssen. Wer beides besitzt, der allerdings fühlt sich reichlich entschädigt für die Mühen des Aufstieges durch die verheissungsvolle Rundsicht über ausgedehntes, wissenschaftliches Neuland.

Behalten wir es im Auge: auch am Lebensverlauf des Tieres lässt sich ein ungeschlechtlicher Abschnitt, ein Sporobiont unterscheiden, der in gegensätzlichem Verhältnis steht zu einem geschlechtlichen Abschnitt, dem Gametobionten. Das biologische Entwicklungsbild ist dasselbe für Tier und Pflanze. Nicht fundamentale Unterschiede zwischen dem einen und anderen hinderten uns, schon früher zu dieser Erkenntnis zu gelangen, sondern einzig und allein menschliche Kurzsichtigkeit.

E. Goeldi.

III. Unterschied und Wesen des botanischen oder antithetischen Generationswechsels gegenüber dem Generationswechsel in der früheren zoologischen Auffassung.

Wenn es sich darum handelt, die neue Lehre als einen festen Bestandteil dem biologischen Unterricht anzugliedern, so muss logischer Weise eine Auseinandersetzung darüber vorausgehen, wie sich künftig das Verhältnis zwischen jenen beiden, wie wir bereits andeuteten, recht verschiedenen Dingen gestalten soll, die man kurzweg einerseits als den «alten Generationswechsel der Zoologen» und andererseits als den «jüngeren Generationswechsel der Botaniker» bezeichnen könnte. Da ich mich anderen Ortes einlässlich über das Wesen dieser Unterschiede ausgesprochen (11a,), möchte ich hier bloss das Wichtigste beibringen, soweit es zu einer ordentlichen terminologischen Abgrenzung unumgänglich notwendig erscheint. Der historisch frühere, 1819 von Adalbert von Chamisso an den Salpen entdeckte, von Steenstrup in den vierziger Jahren

wissenschaftlich zurechtgelegte «Generationswechsel» hat sein bezeichnendes Merkmal darin, dass er sich nicht innerhalb des ontogenetischen Lebenslaufes eines und desselben Individuums abspielt, sondern einen Entwicklungsring mehrerer Individuen einer und derselben Art darstellt. In die moderne Ausdrucksweise gekleidet, könnte man sagen: es folgt da nicht Sporophyt-Gametophyt und Gametophyt-Sporophyt in gesetzmässig alternativem Rhythmus, sondern jeder der beiden Entwicklungsabschnitte vermag eventuell auf dem Wege der Sprossung gleichgeartete d. h. mit der nämlichen Chromosomenzahl ausgerüstete, also entweder diploïde oder haploïde Deszendenten hervorgehen zu lassen. Man hat allerdings in der neueren Literatur schon seit einigen Jahren angefangen, für die im Tierreich vorkommenden Fälle, die sich auf zwei Typen verteilen, anstatt des Ausdruckes «Generationswechsel», die präziser zugeschnittenen Bezeichnungen «Metagenesis» und «Heterogonie» anzuwenden. Das in diesen Sätzen Gesagte lässt sofort erraten, dass bei diesen Dingen der Parthenogenese eine wichtige Rolle zukommen wird. Es liegen nun von Bower, Chamberlain und Hartmann konkrete Vorschläge vor zu einer dem Wesen der beiden «Generationswechsel» angemessenen Nomenklaturreform. Bower und Chamberlain möchten unseren «botanischen Generationswechsel» nach dem Vorgange von Celakovsky als den **antithetischen** bezeichnet wissen. — Das ist eine Bezeichnung, die in der Tat den Nagel auf den Kopf trifft, denn sie bringt die alternative Gegensätzlichkeit zwischen Sporobiont- und Gametobiontabschnitt schön zum Ausdruck. Hartmann, obwohl vorwiegend Zoologe, steht nicht an, den neuen, botanischen Generationswechsel als den **primären** zu bezeichnen,[1]) den älteren, zoologischen als den sekundären, was gewiss in den Reihen der Botaniker mit Befriedigung vernommen wird, da es eine Preisgabe des chronologischen Prioritätsstandpunktes und eine Anerkennung der überwiegenden Wichtigkeit bedeutet. Daneben führt Hartmann ein weiteres Paar von Synonymen an, dem auch eine gewisse Berechtigung zukommt:

[1]) Es war dies schon im Jahre 1904 geschehen in dessen hervorragender Abhandlung «Die Fortpflanzungsweisen der Organismen». Biolog. Centralblatt, Bd. 24, pag. 27. (Vide unser Literaturverzeichnis Nr. 14.)

die Ausdrücke obligatorischer Generationswechsel für den neuen, botanischen und fakultativer Generationswechsel für den alten, zoologischen. Wir wollen nicht hinter dem Berge halten mit der Erklärung, dass wir persönlich mit der Benennung **„antithetischer“** Generationswechsel, wie sie Celakovsky aufgestellt und namentlich von englisch-amerikanischen Autoren betont worden ist, als besonders zweckmässig, am meisten sympathisieren.

Folgendes synoptisches Schema orientiert allseitig über die in Betracht kommenden, sachlichen und nomenklatorischen Fragen:

A. Neuer, **botanischer Generationswechsel, antithetischer GW.** (Celakovsky, Bower, Chamberlain und andere).

Primärer GW. (Obligatorischer GW.) } Hartmann.

Ontogenetischer GW.:

Wechsel von Gamogonie und Agamogonie am Individuum.

B. Alter, **zoologischer Generationswechsel**:

Sekundärer GW. (Fakultativer GW.) } Hartmann.

1. Metagenesis: (Progressiver GW.) — Entwicklungsring zwischen Gamogonie und vegetativer Propagation bei Individuenreihen derselben Art.
2. Heterogonie: (Regressiver GW.) — Entwicklungsring zwischen Gamogonie und Parthenogenese bei Individuenreihen derselben Art.

E. Goeldi.

IV. Die beiden Hauptabschnitte beim antithetischen Generationswechsel.

Wir haben uns jetzt mit der Aufgabe zu befassen, die gegenseitige Begrenzung der beiden Lebensabschnitte, des sporobiontischen und des gametobiontischen, festzustellen und nachzusehen, in welcher Weise ein jeder in Unterabschnitte aufge-

teilt werden kann. Provisorisch sind wir zwar bereits insoweit orientiert, als wir wissen, dass der erstere in der Bildung ungeschlechtlicher Fortpflanzungskörper, der Sporenvorläufer, kulminiert, der letztere in der Bildung geschlechtlicher Fortpflanzungselemente, der Gameten. Aber mit diesen Wörtern selbst ist weder alles Wünschenswerte restlos gesagt, noch bieten sie eine direkte Handhabe für anderweitige Kriterien, zur genaueren Charakteristik der beiden Hauptentwicklungsphasen. Immerhin sind wir auf ihre Benützung angewiesen behufs Gewinnung allgemeinerer biologischer Gesichtspunkte.

Denken wir uns den zyklischen Lebensverlauf einer höheren Pflanze, eines Tieres aufgerollt und ausgestreckt dargestellt in Form einer wagrechten Linie, wie es auf der grossen, hier vorliegenden von Herrn Prof. Ed. Fischer zusammengestellten Tabelle III zu sehen ist, beginnend mit der Zygote, d. h. dem Vereinigungsprodukt der beiden Gameten oder, kurz gesagt, mit dem befruchteten Ei. Da beobachten wir, dass an zwei Stellen dick markierte, senkrechte Linien heruntergezogen sind, die ersichtlicher Weise tief einschneidende Etappen im Entwicklungsgange des betreffenden Organismus bedeuten sollen. Der kräftige Mittelstrich deutet den Moment an, auf dem jene eigenartige Teilung einsetzt, die man als die «Reduktionsteilung» zu bezeichnen pflegt und aus sofort zu besprechenden Gründen als Übergang zum geschlechtlichen Lebensabschnitt anzusehen gewohnt ist. Der wohl ersichtliche dicke, schwarze, einlinige Vertikalstrich hinten hat den Zweck, den Moment der Befruchtung d. h. des Sexualaktes hervorzuheben. Damit ist der Ring geschlossen, welchen die Ontogenie des Individuums bildet, denn diese wird eben durch die Lebensstrecke von befruchtungsfähigem Ei bis wieder zum befruchtungsfähigen Ei repräsentiert. Was dann sich weiter nach rechts vom hinteren, dickschwarzen Vertikalstrich anzuschliessen hätte, wäre das bereits befruchtete Ei, die Zygote, die aber, weil diploïd, als Anfangsglied des Sporobiontabschnittes zu beanspruchen und dementsprechend auch links vorne, nach dem hellen, doppellinigen Vertikalstrich untergebracht ist. Durch diese drei Striche wird der Rahmen versinnbildlicht, innerhalb dessen sich der «neue Generationswechsel» abspielt. Zwei davon sind sozusagen fixe Demarkationslinien, Anfang und

Ende (sie stossen im Grunde in einer zusammen, wie bei zyklischer Anordnung am besten zu sehen). Die dritte, mittlere hingegen erweist sich mehr oder weniger beweglich und stellt gewissermassen ein je nach der Organisationsstufe vor- oder rückwärts verschiebbares Schaltstück dar, die Reduktionszone. So kommen denn auf unserem Schema zwei anscheinend gleich grosse Lebensphasen heraus, links Sporobiont, die 2xGeneration der Botaniker (hell doppellinig umrahmt), rechts Gametobiont, die xGeneration (dick schwarzlinig umrahmt), als komplementäre Konstituenten des antithetischen Generationswechsels. In Wirklichkeit verhalten sich jedoch die beiden Abschnitte in Bezug auf die Faktoren Raum und Zeit sehr verschiedenartig von Fall zu Fall. Und der hervorstechendste Charakterzug am Generationswechsel höherer Organismen, pflanzlicher wie tierischer Natur, ist unbestreitbar das von den Moosen an aufwärts gewaltige Überwiegen des Sporobionten gegenüber dem auf einen Minimalbetrag zusammengeschrumpften Gametobionten.

Es wird nun notwendig, mit einigen Worten auf die Besprechung der Reduktionsteilung einzutreten, auf ihre Berechtigung als theoretische Demarkationslinie im speziellen Hinblick auf den Befruchtungsmoment und den Sexualakt.

Aus mehrfachen Reflexionen ergeben sich gewisse logische Folgerungen, von denen uns nachstehende als besonders wichtig erscheinen:

1. Sexuelle Befruchtung und Reduktionsteilung stehen zu einander im Verhältnis von Ursache und Wirkung. Die Reduktionsteilung ist nichts anderes, als eine Folge- und Begleiterscheinung des Sexualvorganges.

2. Sie leistet schätzenswerte, theoretisch-didaktische Dienste als Kriterium für die Phasenaufteilung des Generationswechsels innerhalb der einzelnen Organismengruppen.

3. Wenn **quantitative** Vermehrung die ersichtliche Aufgabe der aus ungeschlechtlicher Teilung hervorgehenden Spore darstellt, so liegt der Schwerpunkt der geschlechtlichen Gamete, wie sie aus der Reduktionsteilung hervorgeht, in **qualitativer** Richtung. Oder mit anderen Worten: Wenn es einerseits der ungeschlechtlichen Sporen möglichst **viele** geben soll, soll es andererseits der geschlechtlichen Sporen, d. h. der Gameten,

möglichst **gute,** für den Existenzkampf tunlichst vorteilhaft ausgestattete, geben.

4. Der Gegensatz zwischen ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung bietet sich bloss dann anscheinend unüberbrückbar dar, wenn wir vorzugsweise die Organisationsverhältnisse höherer Lebewesen zum Vergleiche heranziehen. Sobald wir aber z. B. die Verhältnisse bei freilebenden Protisten zum Ausgangspunkte nehmen, verliert er an Schärfe und gleichzeitig rückt auch die innige Verwandtschaft bezw. Identität der beiderseitigen Teilungsvorgänge in ein verständliches Licht.[1])

E. Goeldi.

V. Die weitere Aufteilung des antithetischen Generationswechsels in Unterphasen. Aufstellung und Begründung neuer Bezeichnungen für die Unterabschnitte.

Soll das Betreben, die Einheit des Entwicklungsganges in der Organismenwelt anschaulich zu machen, von durchschlagendem Erfolg begleitet sein, so wird derselbe namentlich davon abhängen, dass es gelingt, nicht bloss die Ähnlickeit des Entwicklungsbildes bei Pflanzen und Tieren etwa im Grossen und Ganzen wahrscheinlich zu machen, sondern vor allem den völligen Parallelismus der einzelnen Teilstrecken und die Identität entsprechender Phasen darzutun. Und gerade auf diesem Gebiet des gesamten, um den Generationswechsel sich schlingenden Fragenkomplexes ist bisher noch recht wenig gearbeitet worden. In dem Wunsche auf dieser Sonderecke des Geistesackers etwas zu urbarisieren und einen ordentlichen Vorstoss zu tun, darin gipfelt eigentlich das Neue an unserem heutigen Arbeitsprogramm. Die beiden grossen Hauptabschnitte in brauchbare, natürliche Phasen aufzuteilen und für die als vergleichbar befundenen Teilstrecken bei Pflanzen und Tieren gleicherweise verwendbare, allgemein biologische Bezeichnungen in Vorschlag zu bringen, das lag uns bei herwärtiger Zusammenarbeit eines Botanikers und eines Zoologen zumal am Herzen.

Um sich den Generationswechsel bei einem kryptogamischen Gewächs mittlerer Organisationshöhe, z. B. einem Moose,

---

[1]) Vergleiche hierzu R. Hertwig (16).

plausibel zu machen, braucht es keine allzugrosse Denkanstrengung. Die Sachlage ist da klar und einfach: Sporophytgeneration und Gametophytgeneration erscheinen beide wohl ersichtlich und deutlich definiert auf der Bildfläche, vermöge ihrer äusserlichen Wechselbeziehungen; sie zeigen sich annähernd gleichmässig entwickelt, halten sich mehr oder weniger die Wagschale in räumlicher und zeitlicher Hinsicht. Aber schon ganz anders ist die Situation bei den höheren Pflanzen und es gehört tatsächlich schon eine gründliche botanische Orientierung dazu, um bei gymnospermen und gar bei den angiospermen Phanerogamen säuberlich entscheiden zu können, worin der Gametophyt besteht und welches die entwicklungsgeschichtlich korrespondierenden Homologa sind. Vollends bei einem höheren Tiere oder Metazoën spitzt sich die Schwierigkeit zu: da vermag bloss Abstraktion, geeint mit gründlicher Kenntnis des tierischen Baues zur Überzeugung vom Vorhandensein desselben Generationswechsels durchzuhelfen.

Nun zur Aufteilung der beiden Generationen in Phasen und Unterabschnitte und zur Frage der Terminologie und Nomenklatur, wobei wir uns zunächst der grossen Tabelle III von Professor Ed. Fischer bedienen (siehe hinten). Es kann kaum zweifelhaft sein, dass wir am zweckmässigsten etwa ein Lebewesen mittlerer Organisationsstufe zum Ausgangspunkt wählen, vielleicht also gerade ein Moos (vergleiche Zeile 13, von oben gezählt). Da gelangen wir leicht zum Ergebnis, dass jeder der beiden grossen Generationsabschnitte, Sporophyt wie Gametophyt, zwanglos zwei Phasen erkennen lässt, eine erste Jugendphase des Wachstums und eine zweite, spätere produktiver Tätigkeit. Am Sporophytabschnitt (links, helldoppellinig umrahmt), haben wir zuerst die Zygote, d. h. das befruchtete Ei als Anfangsglied der Entwicklung, hernach das Auswachsen des Pflanzenleibes d. h. des Soma des Gewächses bis zur Fähigkeit der Lieferung zunächst noch geschlechtlich undifferenzierter direkter Sporenvorläufer. Zwei entsprechende Phasen lassen sich auch am Gametophytabschnitt (dickschwarzlinig umrahmt) unterscheiden: eine frühe Jugendphase des sexuellen Bionten, das, was man im herwärtigen Falle des Mooses als «Spore» selbst bezeichnet und sodann der auswachsende Leib desselben, oder das Soma des

Gametophyten (im Falle des Mooses die ansehnliche Moospflanze) — Soma, das seinerseits endlich auch wieder in der reifenden Gamete, d. h. dem spezifischen geschlechtlichen Fortpflanzungskörper, seine besondere Bestimmung erfüllt.

Dieses vierteilige Schema, mit der Voraussetzung eines Jugendzustandes und eines Reifungszustandes für jede der beiden Generationen, vermag, wie angedeutet, den Bedürfnissen einer mittleren Organisationshöhe zu genügen. Es ist nach unten zu, im Hinblick auf die freilebenden Protisten, noch weiterer Vereinfachung fähig und sogar auf den zweiteiligen Grundtypus reduzierbar. Umgekehrt ruft eine höhere Organisationsstufe einer komplizierteren Subdivision und einer gesteigerten Parzellierung in Unterphasen. Janet glaubte in seinem denkwürdigen Essai mit einem sechsteiligen Schema auszukommen. Dabei liess er sich offenbar von dem Gedanken leiten, zwischen früheste Jugend und produktives Alter jeweilen eine Phase für das seinem Wachstumsabschluss sich nähernde Stadium des Somas einzuschalten. Richtig ist, dass es bald der Sporophytabschnitt, bald der Gametophytabschnitt ist, gegenüber dem ein bloss vierteiliges Schema als unbequeme Zwangsjacke empfunden wird. Will man den Gesamtverhältnissen gerecht werden, wie sie von der Organismenwelt beider Reiche geboten sind, so wird man sogar zu einer weiteren Aufspaltung veranlasst und gelangt so zu einem **8**-teiligen Modus, wie ihn unsere grossen Schemata III und I zum Ausdruck bringen. Wir wollen diese Schemata zwar keineswegs als das letzte Wort in diesen Dingen hinstellen, aber wir glauben doch zuversichtlich sagen zu können, dass sie innerhalb der derzeit gegebenen Erkenntnisgrenzen dem natürlichen Sachverhalt befriedigend entsprechen. Verglichen mit dem **6**-teiligen Schema von Janet sind die unsrigen, — verweisen wir zunächst speziell auf Tabelle III — dadurch entstanden, dass an der Entwicklungsreifung der jeweiligen Fortpflanzungskörper ebenfalls je zwei, statt bloss eine Phase angenommen wurden. Innerhalb dieses Rahmens von acht Rubriken lassen sich auch die verwickelteren Entwicklungsbilder höherer Organismen, pflanzlicher wie tierischer, befriedigend unterbringen. Die Fischer'sche Tabelle III dürfte sich mithin als ein brauchbares, allgemein biologisches Ausgangs-Schema überhaupt erweisen und im naturwissenschaftlichen Unterricht Gutes stiften.

Besehen wir uns das 8-teilige Schema an Hand von Tabelle III nun etwas genauer hinsichtlich des Wesens und der Ausdehnung der zu unterscheidenden Phasen und behandeln wir in Kürze Geschichte und Begründung der vorgeschlagenen technischen Ausdrücke. Vorauszuschicken ist noch die Erklärung, dass man tunlichst sowohl die botanische und als die zoologische Seite des Problems berücksichtigte, nach paulinischem Rezepte ohne Voreingenommenheit prüfte und nach Oberbegriffen suchte, die beiden Lagern in gleicher Weise willkommen sein könnten als wirklich taugliches, allgemein biologisches Arbeitsmaterial.

Was den Ausdruck «Zygote» anbetrifft, so erübrigt es sich, viele Worte mit seiner Begründung zu verlieren. Er ist übernommen aus der neueren Vererbungslehre und erfüllt trefflich seinen Zweck. Beide Interessentenkreise können es zufrieden sein, dass er bereits vorhanden ist.

Das Soma des Sporophyten bei den höheren Pflanzen wird, wie Janet überzeugend gezeigt hat, in allgemeinster Form durch die gesamte beblätterte Partie der Pflanze dargestellt, während das entsprechende Soma am Tiere, der Sporozoit, erst durch die Blastula, und späterhin durch den Gesamtleib des ausgewachsenen Tieres repräsentiert wird. (Um die Möglichkeit eines genaueren Vergleiches tunlichst zu erleichtern, sind auf einer anderen Tabelle (I) die speziell auf das **Tierreich,** und und zwar insbesondere auf die Metazoën bezüglichen Verhältnisse übersichtlich zusammengestellt worden, während auf einer weiteren Tabelle (II) auch noch die einschlägigen Verhältnisse bei den Protozoën eine synoptische Anordnung erfahren haben.) Diese Idee ist vollkommen zulässig, unbeschadet der gänzlich verschiedenen morphologischen Ausgestaltung, der invertierten Zellen- und Gewebeanordnung in beiden Organismenreihen. So gelangen wir denn zwanglos zum biologischen Oberbegriff «Soma des Sporobionten», als eine nicht bloss nützliche, sondern sogar notwendige Abstraktion. Hier ist nun der Ort, die Bemerkung anzubringen, dass sich die frühesten Anfänge des Sexualorgan-Apparates im Tierreich in höchst beachtenswerter Weise bis in die vordersten Furchungsteilungen also in unserer Sprache bis in die Initialstadien des Sporobionten zurückverfolgen lassen. (Vergl. Tabelle I.) Bei den Pflanzen ge-

Tabelle I.

Spezial-Tabelle zum antithetischen Generationswechsel im Tierreich (Metazoën), summarisch verglichen mit dem Generationswechsel im Pflanzenreich (höhere Pflanzen).

Höhere **Pflanzen** (speziell Pteridophyten)	Zygote	Soma des Sporophyten	Sporangium { Mikro – Makro –	Sporenmutterzelle	**Reduktion**	Sporen { Mikro – Makro –	Soma des Gametophyten	Gametangium: Spermatogener Zellkomplex des Antheridiums / Centralzelle des Archegoniums	Spermatozoïd (Spermakern) / Ei
Tiere: (Metazoën) — Wesen des Phasen-Abschnittes	Befruchtetes Ei	Erste 4 Furchungszellen mit **„Stammzellen“** (Abkömmlingen der 4ten Teilung):	Dann Blastula und embryonales Soma des Tieres mit **„Urgeschlechtszellen“** u. **„Geschlechtszellen“**	Produkt der obersten Partie (Keimzone) des einzelnen Gonadenschlauches	Grosselterphase der Gamete (Jugendstadium) / (spät. Stadium)	Elter-Phase der Gamete			Reife Geschlechtskeimzellen: Samenfaden / Ei — **Gameten**
Bisherige Bezeichnung des Phasen-Produktes	**Zygote** („Oospermium“ Waldeyer)	Soma des Sporozoïten beträchtlich entwickelt; **„Protogonocyten“** (W.) „Stammzellen“ (W.); **„Archigonocyten“** „Urgeschlechtszellen“ (W.); **„Gonocyten“** „Geschlechtszellen“ s. str. (W.); **„Geschlechtszellen“** (s. lat.) (Nussbaum, Waldeyer)	Geschlecht. Differenzierung der jungen Gonaden aus dem indiff. amphigonen Zustande: **„Orchiogenese“** (W.); Diff. der ♂ Gonade: Embryonale **„Testis“**; Diff. der ♀ Gonade: Embryonales **„Ovarium“**; **„Oophorogenese“** W.	Spermiogenese: „Archispermiocyte“ (W.); **Spermatogonium** (W.) **„Ursamenzelle“** (W.); **Spermatocyte I.** Ord.	„Oogenese“: Archiovum (W.) Archicytovum **„Ur-Ei“** „Ureizelle“; **„Ovogonium“** (Boveri, W.); **„Primordial-Ei“** (W.); [1° Oogonie (W.)] [n — Oogonien-Generationen, d. h. durch Teilung sich vermehrende Eier] [2° Oogonie (W.)]; **Oocyte I.** Ord. (Bov.) **„Vor-Ei“** (W.) „Eimutterzelle“ (Hertwig)	**Spermatocyte II.** Ord. **„Samenmutterzelle“** (W.) „Spermatide“ (Hertw.) „Präspermatide“ (W.); **Oocyte II.** Ord. — + I. Richt. Körper [Polocyte I (W.)]; **„Eimutterzelle“** (W.) „Eitochterzelle“ (Hertw.)	4 **effektive Spermatiden**; Richt. Körper (c) **Oocyte** ▸ **Richt. Körper** (a) ▸ Richt. Körper (b); **1 effektive** + 3 degenerative **Eizellen** (= 4)	[Soma des Gametozoïten auf Gameten reduziert]	**Samenfaden Spermie** („Spermium“ W.) („Spermatozoid“) („Spermatosoma“ Hertw.); **„Reifei“** (W.) „Ei-Enkelzelle“ (Hertw.) „Ovium“ (W.) „Oide“ (Körschelt & Heider)
Neue Bezeichnungen	**Zygote**	**Gonario-Plastiden** (G.)		Progonocyten (G.) / **Gonario-Meriden** (G.)	**Protogameten** (G.)	**Prägameten** (G.)	**Jugendliche Gameten**		**Reife Gameten**
		Ahnenreihe der Gonaden (Gonariosis) (4 benannte Generationen)	(Von da an Geschlecht erkennbar!)			Ahnenreihe der —	Gameten — Generationen, davon 4 speziell benannte Glieder (Waldeyer-Boveri)		
		Soma des Sporozoïten (fortschreitend zunehmend mit der Organisationshöhe)					**Soma des Gametozoïten** (bei den Metazoën nur noch in den Gameten erhalten)		
Allgemein **vergleichend biologische** Bezeichnung:	**Zygote**	**Soma des Sporobionten**	**Sporogonarium**	(Jugend-Stadium) / (Alters-Stadium) **Gonotokont**	**Reduktion**	**Tetracyte**	**Soma des Gametobionten**	**Gametangium**	**Gameten** { Mikro – Makro –

Somato-germinative Keimbahn (Häcker) →

Diplont — **Tetracytie** — **Haplont**

W. = Waldeyer
G. = Goeldi

E. Goeldi 1916.

schieht das nicht so früh; immerhin lässt sich wenigstens bei den höheren Pflanzen, wie aus der grossen Tabelle III ersichtlich, erkennen, dass solche Anfänge auch schon im Soma des Sporobionten (vier unterste Querkolonnen) wurzeln. Um die lückenlose Reihenfolge der successiven Entwicklung der Sexualzellen bis zur Gamete haben sich auf zoologischem Gebiete besonders verdient gemacht Waldeyer, Boveri, Häcker und andere. Häcker (12) stellte das Prinzip der sogenannten «Keimbahn» auf, in Vorwärtsrichtung die absteigende Reihenfolge, die Descendenzlinie innehaltend (Tabelle I). Waldeyer (35) schlug den umgekehrten Weg ein, indem er den genealogischen Stammbaum der befruchtungsreifen Gamete aufstellte, der rückläufigen Linie der Ascendenz nachging. Klar ist, dass das Forschungsziel dasselbe bleibt trotz des anscheinenden Gegensatzes der Forschungswege. Auf botanischem Gebiete darf speziell auf die klare und schlichte Darstellung verwiesen werden, wie sie Chodat (7) in seinem Werke «Principes de botanique» gegeben hat und die hinsichtlich Methode (— unbeschadet völliger Unabhängigkeit —), dem Häcker'schen Gedankengang der «Keimbahn» parallel läuft.

Wir müssen uns beim heutigen Vortrag die grösste Beschränkung auferlegen und dürfen aus dem weitwichtigen Kapitel der Genealogie der Geschlechtszellen bloss das zur Rechtfertigung der nomenklatorischen Vorschläge dringlich Notwendige beibringen. So sei denn bezüglich der beiden hinteren Kolonnen des Sporobiontabschnittes auf Tabelle III bemerkt, dass sie sich auf zwei Unterphasen in der Genese des Fortpflanzungsapparates beziehen noch während der ungeschlechtlichen, oder wie man vielleicht besser sagen würde, vorreduktionellen Periode. Der zeitlich frühere Teil dieser Oberphase (Kolonne 3) entspricht im Tierreich dem ersten, sogenannten amphigenen oder indifferenten Stadium der Geschlechtsanlagen selbst. Der nachherige Teil (Kolonne 4) bezieht sich dagegen auf das früheste Elaborat jener embryonalen Geschlechtsanlagen.

Zu Kolonne 3. Die Botaniker nennen es «Sporangium» in allgemeiner Fassung bei den Pteridophyten; «Pollensack» und «Nucellus der Samenlage» gelten als homologes Begriffspaar bezüglich der höher stehenden Phanerogamen. — Zoologischerseits habe ich mich auf Grund umfassender Nach-

forschung davon überzeugt, dass wir in den embryonalen Geschlechtsdrüsen oder Gonaden das entwicklungsgeschichtliche Äquivalent vor uns haben (vergl. hiezu Tabelle I).

Für beide Interessentenkreise passt der gemeinsame, vergleichend-biologische Ausdruck «**Sporogonarium**», für dessen Schaffung wir die Verantwortung auf uns nehmen.

Zu Kolonne **4**. Hier liegt der kritische Punkt vor, der die Axe bildet für die ganze Argumentation und das Lehrgebäude der Botaniker strikter Observanz, welche auf den Begriff vom Generationswechsel im genauen Sinne von Strasburger, Lotsy und anderen beharren und, wie wir gesehen, im zeitlichen Moment der Reduktionsteilung den Hauptfaktor erblicken. Lotsy hat dafür 1904 den unter seinen Berufskollegen mehr und mehr sich einbürgernden Namen «**Gonotokont**» aufgestellt, d. h. «Nachkommen-Bildner oder -Hervorbringer». Er klingt im ersten Augenblick etwas sybillinisch, erweist sich aber bei genauerem Zusehen recht zweckmässig. Im Pflanzenreich betrifft er die «Sporenmutterzellen» der Moose und Farne, das Begriffspaar der «Pollenmutterzellen» und «Embryosack-Mutterzelle» der Phanerogamen. Zoologischerseits besass man bisher noch keinen umfassenden Sonderausdruck. (Um die Homologisierung der Fortpflanzungsvorgänge bei Pflanzen und Tieren und die Anwendung auf das Pollenmutterzellen-Stadium hat sich schon vor Jahren namentlich V. Häcker (12) verdient gemacht.) Äquivalent sind jedoch nach meiner literarischen Enquête die Waldeyer'schen Ausdrücke «Ursamenzelle (Spermatogonium)» und «Primordial-Ei (Ovogonium)» für das jugendliche Stadium einerseits und Spermatocyte I^ster^ Ordnung und Oocyte I^ster^ Ordnung für das spätere Stadium (vergl. Tabelle I). Sie könnten zusammengefasst werden in den neuen Ausdrücken «Progonocyte» (für das jugendliche Stadium), und «Protogamete» (spät. Stadium), Ausdrücke die dem zoologischen Tatsachenbestand wohl entsprechen. Als allgemein biologischen Terminus möchte ich entschieden dem bei den Botanikern bereits gebräuchlichen Ausdruck **Gonotokont** mein Beifallsvotum erteilen und ihm zur verdienten Anerkennung verhelfen. —

Wir gelangen nun hinüber zum zweiten Hauptabschnitt, der Gametobiont-Generation (dick schwarzlinig eingerahmt). Als vorderste Phase haben wir in der entsprechenden Rubrik botanischerseits den unmittelbaren Abkömmling der Sporenmutterzelle, der übereinstimmend «Spore» genannt wird, bei Moosen und Pteridophyten. Weiter oben, bei den Phanerogamen, finden wir vermöge schon nicht so ganz durchsichtig vorliegender Erwägungen, sein Äquivalent in dem Begriffspaar «Pollenkorn» und «Embryosack». Zu entscheiden, was entwicklungsgeschichtlich aus dem Tierreich an die Seite zu stellen ist, verursacht nicht unbeträchtliche Schwierigkeiten. Man vermag sich indessen doch am Ende zur deutlichen Erkenntnis durchzuringen, dass das zoologische Äquivalent zu suchen ist, einerseits in den zu vier aus der Spermatocyte I^ster^ Ordnung hervorgehenden, jugendlichen Spermatiden und andererseits in der jugendlichen Oocyte, nebst den drei Richtungskörperchen, die ja ebenfalls in letzter Instanz aus einer Vierteilung der Oocyte I^ster^ Ordnung entstanden sind. Beim genaueren Vergleich zwischen ausführlicher botanischer Tabelle III und ausführlicher zoologischer Tabelle I scheint sich bezüglich der Reduktionszone und der unmittelbar benachbarten Subphase nach rechts eine Differenz eingeschlichen zu haben. Dieselbe erklärt sich indessen aus dem Umstande, dass zoologischerseits gerade hier sich ein weitergehendes Bedürfnis nach Aufteilung in kleinere Phasenabschnitte geltend macht, als es botanischerseits der Fall ist. Näher besehen, wird eigentlich botanischerseits die direkte, den Mikro- und Makrosporen vorgängige, elterliche Zellgeneration nicht speziell unterschieden, während zoologischerseits durch «Samenmutterzellen» und «Eimutterzellen», die wir «Prägamete» nennen, die angedeutete Lücke ausgefüllt wird und die ihr entsprechenden Produkte eben auch ihre eigene Benennung bekommen haben. Eine Anerkennung dieser Sachlage liegt in dem Umstande vor, dass die Botaniker zugestehen, das, was bei ihnen als «Sporenmutterzelle» bezeichnet wird, sollte von Rechts wegen den Namen «Sporengrossmutterzelle» führen. Damit ist denn auch die weitere Übereinstimmung nach rückwärts in der Gonotokontenphase in beiden Organismenreichen wieder hergestellt.

Vom allgemein biologischen Standpunkte aus kann gar kein Zweifel bestehen, dass eine Bezeichnung not tut, die einen höchst charakteristischen Vorgang dieser Phase terminologisch festnagelt. Wir meinen die sowohl an Pflanzen als an Tieren gesetzmässig sich abspielende Aufteilung in 4 Zerfallprodukte: die sogenannte Tetradenbildung. Die gesuchte Bezeichnung liegt nun vor in dem neuen Ausdruck **Tetracyte**, dessen Einführung in den biologischen Unterricht wir von Stunde an empfehlen möchten. — Nachzutragen ist hier die Mitteilung, dass von Lotsy (22) seiner Zeit der Ausdruck «Gon» (Singular «das Gon», Plural «die Gonen») vorgeschlagen worden ist, der schlechthin «Nachkomme» bedeuten soll, allerdings im speziellen Sinne «des auf geschlechtlichem Wege erzeugten Nachkommens». Er will uns indessen nicht recht gefallen, hauptsächlich weil er zu blass ist in seiner Bedeutung und nichts besagt, was zur Charakteristik der Phase irgend etwas beizusteuern im Stande wäre.

Der folgende Abschnitt betreffend das Soma des Gametobionten veranlasst zu keinen weiteren Erörterungen. Dass ihm räumlich und zeitlich eine nicht unerhebliche Bedeutung zukommt in den unteren Rayons der pflanzlichen Organismenreihe, ist aus Tabelle III ersichtlich. Bei den höheren Pflanzen kostet es infolge zunehmender Rückbildung bereits einige Mühe, sich noch von seiner Anwesenheit zu überzeugen und bei den höheren Tieren fällt dieselbe überhaupt dahin, da die Tetracyten unmittelbar die Gameten repräsentieren.

Die 3. Gametobiontenrubrik bezieht sich auf eine direkte Vorphase der ihrer endgültigen Reife entgegeneilenden Gamete, Vorphase, die indessen mit einiger Deutlichkeit bloss bei den Pflanzen des kryptogamischen Lagers einerseits, dann allerdings auch noch bei den Protisten andererseits zu erkennen ist (vergl. Tabelle II). Botanischerseits lässt sie sich passend als die «Gametangiumphase» bezeichnen, welche ihr charakteristisches Merkmal darin besitzt, dass ihr Inhalt geteilt oder ungeteilt zur Gamete wird. Hinsichtlich des höheren Tierreiches (Metazoën) liegt ein Aequivalent nicht vor, wie aus Tabelle I zu ersehen, wohl aber bei den Protozoën, wie aus Tabelle II ersichtlich ist. Endlich bleibt uns bloss noch die 4te und finale Phase

übrig (hinterste Kolonne), die in der reifen und befruchtungsfähigen Gamete kulminiert.

Zum Schluss noch eine kurze Erwägung. Durch unser allgemein biologisches Schema werden zwei wichtige Punkte in der Entwicklung der weiblichen Gamete aufgeklärt, die von jeher didaktische Verlegenheiten bereiteten und deren Bereinigung schon längst als ein Bedürfnis empfunden wurde. Man musste bisher immer im Zweifel bleiben, ob die Begriffe «Ei», wie sie in zoologischer und botanischer Entwicklungslehre gehandhabt werden, homolog seien. Wir wissen nun, dass die Antwort bejahend lautet, sobald wir präzis auf den Sinn der reifen weiblichen Gamete — nennen wir sie nun «Makro- oder Oogamete» — einstellen. Dass die tierische «Eizelle» eventuell sehr gross werden kann, die pflanzliche meist sehr klein bleibt, tut der Sache keinen Eintrag.

Der zweite Punkt hängt unmittelbar mit dem vorigen zusammen. Man konnte bisher aus gewissen oberflächlichen Ähnlickeiten zu der Ansicht verleitet werden, dass das tierische «Ei» kurzweg im Embryosack der Phanerogamen sein Homologon besitze. Genauere Prüfung lehrt uns, dass eine solche Ansicht zu berichtigen ist. «Die Vergleichbarkeit von Embryosack und Tierei trifft nur insofern zu, als das tierische Ei ebenso wie der Embryosack eine Tetracyte ist, deren Schwesterzellen (Richtungskörperchen einerseits, Schwesterzellen des Embryosackes andererseits) zu Grunde gehen. Dagegen kann der Embryosack deshalb nicht mit dem tierischen Ei verglichen werden, weil aus ihm die Eizelle erst als Produkt weiterer Teilungen zu stande kommt, die den Rest des weiblichen Gametophyten darstellen. Der Embryosack ist somit eine Tetracyte, die nicht, wie beim Tiere, direkt zum Ei wird, sondern erst durch weitere Teilungen das Ei bildet» (Ed. Fischer). Mit anderen Worten: Der pflanzliche Embryosack stellt nicht nur eine genealogisch frühere Gametenstufe dar, als das fertige, tierische «Ei», sondern er ist auch materiell ein mehr komplexes Gebilde, das noch allerlei spezifisch pflanzliche Baumaterialien enthält (Prothallium etc.), zu dem das Tierei eben schlechterdings nichts Analoges mehr an die Seite zu stellen hat. Dagegen ist, wie vorhin gesagt wurde, die Homo-

logie zwischen pflanzlicher «Eizelle» und tierischem «Reif-Ei» eine vollkommene.

E. Goeldi.

VI. Der antithetische Generationswechsel bei den Protisten.

Es sind noch nicht sehr viele Jahre her, hörte man es als einen feststehenden Lehrsatz allenthalben von den naturwissenschaftlichen Hochschulkathedern verkünden, einer der wesentlichsten Unterschiede zwischen niederen und höheren Organismen bestehe darin, dass bei niederen Lebewesen bloss die ungeschlechtliche Fortpflanzung vorkomme, während die geschlechtliche Fortpflanzung den höheren eigentümlich sei. Das hat sich innerhalb der zwei bis drei letzten Jahrzehnte erheblich geändert. Wir wissen heute, dass die geschlechtliche Fortpflanzung mit nichten als ein Monopol der höheren Organismen proklamiert werden darf: der Beispiele ihres Vorkommens in den unteren Rayons von Lebewesen werden es nachgerade so viele, dass man sich bald zu der umgekehrten Frage veranlasst fühlt: Bei welchen Gruppen niederer Organismen ist dieselbe noch nicht konstatiert? Werden überhaupt schliesslich noch solche Gruppen übrig bleihen?

Da die Dinge nun einmal so stehen, wird man alsbald zu der Vermutung gelangen, dass aus dem Studium der beiderlei Fortpflanzungsweisen bei den einfachsten Pflanzen und Tieren wahrscheinlich wichtige Aufschlüsse über das eigentliche Wesen beider Modi zu erhoffen seien und dass vor allem über ihre ursprünglichen Wechselbeziehungen Licht erwartet werden dürfe. Liegt es doch auf der Hand, dass es hier wie überall besser sein wird, zur Erklärung des Komplizierten vom Einfachen auszugehen und dass der umgekehrte Weg des Vorgehens bloss da eingeschlagen werden sollte, wo uns der richtige Erkenntnispfad bisher verrammelt zu sein scheint, wie es zumal bei den physiologischen Vorgängen und bei den noch subtileren, psychologischen so oft der Fall ist.

Eine Erwägung hebt sich aus dem bisherigen Gedankengang, obwohl er dem Vergleichsmaterial aus den oberen Organismen entnommen wurde, sozusagen als ein spontanes Nebenprodukt heraus: Da, wie oben bemerkt, Sexualakt und Reduktionsteilung sich ersichtlich verhalten, wie Ursache und Wir-

kung, wird es Anzeichen geben, wie der nunmehr komplexe Charakter des Geschlechtsaktes zu stande gekommen sein wird. Dem derzeitigen Zustande des mehr oder weniger weitklaffenden, zeitlichen Abstandes zwischen Sexualakt und Reduktionsteilung wird ein früherer vorhergegangen sein, wo beide Faktoren näheren Zusammenschluss aufwiesen, beide Dinge noch in einem Erscheinungskomplex beisammen standen. Aufklärung hierüber wagen wir mithin von der Seite der Protisten zu erhoffen.

Alsbald erwächst uns sodann die logische Notwendigkeit, uns die Frage vorzulegen, worin denn eigentlich der prinzipielle Unterschied zwischen ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung in letzter Instanz beruhe, bez. ob ein solcher im Sinne der bisher allgemein verbreiteten Auffassung überhaupt bestehe.*) Das Wesen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung beruht auf einem normalen Teilungsvorgang. Bei der geschlechtlichen handelt es sich einerseits um den Faktor: Zusammentritt der beiderlei Gameten und andererseits um den Faktor der sog. «Reduktionsteilung». Ist dieselbe etwa eine gänzlich verschiedene gegenüber derjenigen von der ungeschlechtlichen Generation? Keineswegs. Ihre Eigenart besteht, genau besehen, lediglich darin, dass mehrere successive Einzelteilungen, die sonst in weiteren, zeitlichen Abständen auseinanderliegen, in rascher Aufeinanderfolge zusammentreten, sozusagen sich verdichten. Da nun auch die als Folge der Befruchtung sich einstellende «Furchung» an der kopulierten weiblichen Gamete der Metazoën ebenfalls nichts anderes ist, als eine Serie von metagamen Zellteilungen, ergibt sich bezüglich der Reduktionsteilung, dass sie teils syngam auftreten wird, was wir als das Ursprüngliche auffassen müssen, teils mehr oder weniger progam, worin wir eine später auftretende, zu erblicher Fixierung neigende, fortschrittliche Entwicklungseigenschaft erblicken.

Es dürfte sich empfehlen, unseren Gedankengang in folgendem Schema zu veranschaulichen:

---

*) Diese Frage hat eine einlässliche Besprechung gefunden in dem grundlegenden Aufsatz von R. Hertwig (1899): «Mit welchem Rechte unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung?» (Vide unser Literaturverzeichnis Nr. 16.) Es sei bezüglich der Einzelheiten nachdrücklich auf jenen Vortrag verwiesen.

Versuch eines Entstehungsschemas der sexuellen Fortpflanzung, behufs Aufklärung über die Wechselbeziehungen zwischen Sexualakt und Reduktionsteilung.

1) ***Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch normale Teilung*** (Plasmotomie).

↓

2) *Konjugation I.*
(Erste Sufe: Austausch bloss von Zellplasma und nachheriges Auseinanderweichen der beiden Konjuganten (Plasmogamie).

↓

3) *Konjugation II.*
(Zweite Stufe: Auch Austausch von Kernplasma, und nachheriges Auseinanderweichen der beiden Konjuganten (Caryogamie).

↓

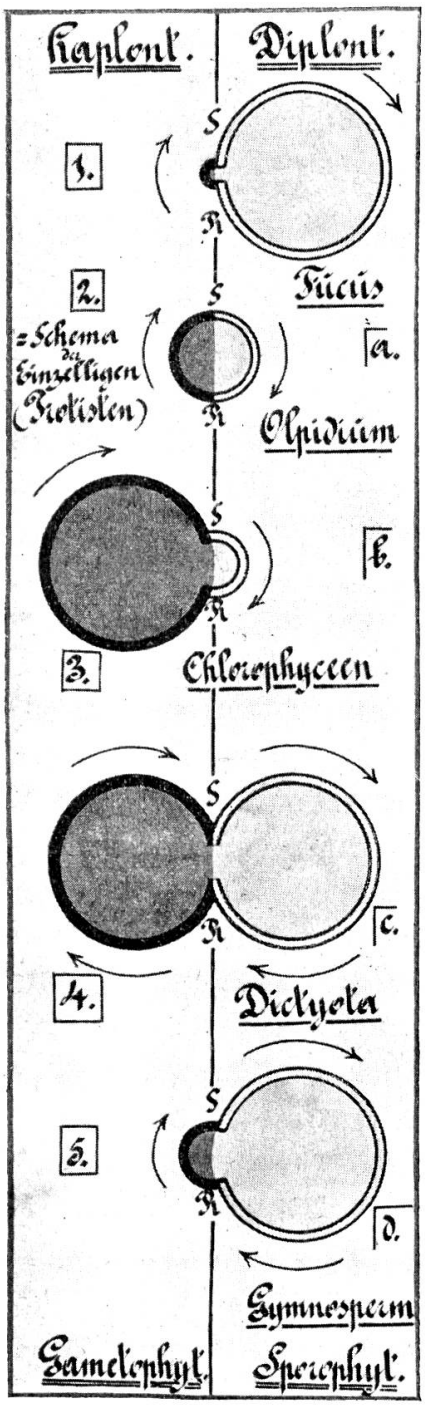
4) Zusammentritt äusserlich gleichartiger, nicht differenzierter Sporen (Isosporen) zu einer geschlechtlichen Zygote:

Beginn der geschlechtlichen Fortpflanzung.
Reduktionsteilung der Fusion der Gameten unmittelbar folgend.

↓

5) Differenzierung von (männlichen) Mikro- und (weiblichen) Makro-Gameten und deren Fusion. Reduktionsteilung zeitlich mehr oder weniger getrennt vom Sexualakt.

Durch das zeitliche Auseinanderweichen der beiden bei der geschlechtlichen Fortpflanzung beteiligten Faktoren wird nun der Rahmen gebildet, innerhalb dessen ein Generationswechsel sich abzuspielen vermag. Es ist einleuchtend, dass die Strecke zwischen Reduktionsteilung und Gametenzusammentritt der geschlechtlichen Generation entspricht, den Gametobionten darstellt, während die andere komplementäre Strecke zwischen Gametenvereinigung und Reduktion als «ungeschlechtliche



Textfigurenschema.

Schematische Darstellung des Generationswechsels im Pflanzenreich bei zyklischer Anordnung. Links Gametophyt (Haplont), rechts Sporophyt (Diplont). Vergleiche hiezu die grosse botanische Spezialtabelle (III) hinsichtlich der am Rande, rechts, mit Vertikalaufschrift versehenen, verschiedenen Abteilungen u. Abstufungen.

Besondere Beachtung verdient Fig. 2 [a], mit dem Schema des Chytridineenpilzes Olpidium insofern, als dieses Schema ebenfalls für die Generationswechsel-Verhältnisse bei den einzelligen Lebewesen, den Protisten, zutrifft.

(Nach Entwurf von Prof. Ed. Fischer.)

Generation» oder als Sporobiont aufzufassen ist. Zwischen diesen beiden Angelpunkten oder Polenden eines Axenstabes rotiert dei zyklische Lebensbahn des organischen Individuums. Die zyklische Vorstellungsweise hat überhaupt ihre notorischen Vorteile, um dem Verständnis dieser Dinge wirksam entgegenzukommen. Die Benützung der fünf Figuren auf beistehendem Textfigurenschema von Prof. Ed. Fischer erweist sich hierbei besonders nützlich.

Nun ist es denn ohne weiteres klar, dass ohne das Vorhandensein eines wahrnehmbaren zeitlichen Auseinanderweichens zwischen Moment des Sexualaktes und Reduktionsteilung von einem deutlichen Generationswechsel ja nicht die Rede sein könnte. Die ganze Entwicklungsbahn wäre gleich Gametobiont; der Sporobiont beinahe gleich Null. So lernen wir die Gegenwart der Reduktionsteilung kennen als eine logische Voraussetzung beim Zustandekommen des antithetischen Generationswechsels.

Im weiteren lassen sich theoretisch vier verschiedene Möglichkeiten denken bezüglich der Wechselbeziehungen zwischen den beiden Phasenabschnitten beim Generationswechsel.

1ter Fall [a]. Bei kurzfristigem Gesamtentwicklungszyklus des Individuums liegen Sexual-

akt und Reduktionsteilung möglichst weit von einander ab, d. h. sie kommen an gegenüberstehende Punkte des Zyklus zu stehen. Dadurch wird bei kurzfristiger Dauer annähernde Gleichheit zwischen Gametobiont und Sporobiont bedingt.

2ter Fall [b]. Sexualakt und Reduktionsteilung liegen noch nahe zusammengerückt; der Sporobiont bleibt klein, während der Gametobiont das Uebergewicht der Entwicklung zeigt, verbunden mit langfristiger Phasendauer.

3ter Fall [c]. Sexualakt und Reduktionsteilung liegen zwar an Punkten grösster Opposition, aber der Gesamtentwicklungsverlauf ist langfristig und langfristig ist auch die Phasendauer der beiden gleichwertigen Abschnitte.

4ter Fall [d]. Sexualakt und Reduktionsteilung sind abermals nahe zusammengerückt (ähnlich wie im 2ten Fall), aber die Konjunktur ist die umgekehrte: der Sporobiont weist das Übergewicht auf, verknüpft mit langfristiger Entwicklungsdauer, während der Gametobiont klein und kurzfristig bleibt.

Diese Verhältnisse können, wie bemerkt, sehr schön überblickt werden an einem graphischen Textfigurenschema, welches sozusagen von selbst als Abstraktionsresultat aus der grossen Tabelle (III) von Prof. Ed. Fischer über den Generationswechsel im Pflanzenreich hervorgeht, sobald man die lineare Anordnung der letzteren durch die cyklische Darstellungsweise substituiert. Besagtes Textfigurenschema ist denn auch von Prof. Ed. Fischer nochmals besonders zusammengestellt worden und leistet für das Verständnis des ganzen Problemes erhebliche Dienste.

Mit Zuhülfenahme dieses Schemas gelingt es ohne die geringste Mühe sich in den Generationswechsel hineinzudenken, wie er im Sonderfalle der Protisten vorliegt, mit dem wir uns noch etwas genauer zu befassen haben. In Betracht kommt die Sachlage, wie sie vorhin als erste Eventualität gekennzeichnet worden ist: Figur [a]: Relativ kurzfristiger Gesamtentwicklungs-Zyclus bei grösstem Abstand von Sexualakt und Reduktionsteilung und zwei gleichwertige Generationswechsel-Phasen. Diese Sachlage sehen wir z. B. gegeben bei niedern Pilzformen aus der Abteilung der Chytridineen, bei Olpidium.

Genau zutreffend ist dieselbe für den vereinfachten Lebensverlauf, wie er sich regelmässig zumal bei den freilebenden

Tabelle II. Spezialtabelle zum antithetischen Generationswechsel im **Tierreich** (Protozoën), summarisch verglichen mit dem Generationswechsel im Pflanzenreich (niedere Thallophyten).

Reduktion

Agamogonie

Ungeschlechtliche Vermehrung — Schizogonie
Multiplikative Vermehrung — Monogonie

Gamogonie

Geschlechtliche Vermehrung — Sporogonie
Propagative Vermehrung — Amphigonie

Freilebende Protozoën:

Beispiel: **Trichosphaerium**

Agamont +	Agamete	Gamont +	Gamete

① **Zygote** → ② Vorbereitender Akt der ung. Vermehrung. Erste Kernteilung, **metagame Teilung** der Zygote, d. h. des jungen Agamonten → ③ **Agamont** = ung. Auxont → eventuell

Synonyme: Schizont (Schaudinn) = Monont (Lang) = Agamont (Hartmann)

Vegetative Vermehrung ①

① Zerfall des Agamonten in **Agameten:** Sporen [Tetracyten] → eventuell

Vegetative Vermehrung ②

② Aus Agamete ein Geschlechts-Individuum: junger **Gamont** → eventuell

Vegetative Vermehrung ③

③ Lebhafte Kernteilung: ausgewachsener **Gamont** = geschl. Auxont [Gametangien-Phase]

④ Zerfall des Gamonten in **Gameten** und Ausschwärmen der Gameten (Isogameten) → Zygote (Caryogamie der Gameten)

Synonyme: Sporont (Schaudinn) = Amphiont (Lang, Grassi) = Gamont (Hartmann)

Sporoprotozoït-Abschnitt = **Diplont**

Gametoprotozoït-Abschnitt = **Haplont**

Reduktion

Allgemein vergl. biologische Bezeichnung	Sporogonarium			Gametangium	
Zygote	Soma des Sporobionten	Gonotokont	Tetracyte	Soma des Gametobionten	Gameten

Botanisches Vergleichsobjekt:

Chytridineen: Olpidium Viciae:

Red.

Zygote	2-kerniger, amöboider Protoplast, in der Wirtszelle	Dauerspore	Zoosporen	1-kerniger, amöboider Protoplast	Gametangium	Gameten (Isogameten)

Parasitische Sporozoën:

Beispiel: **Coccidium (Eimeria)**

Agamont +	Agamete (sichelförmige Keime)	Gamont +	Gamete

Red.

① **Zygote** → ② **Metagame Teilung** der Zygote: („Oocyste") („Sporont") → Bildung der **Sporoblasten** → ③ **Agamont** = ung. Auxont. Die Oocyste (Sporoblast) enthält 4 Sporen

Iste vegetative Generation, sog. „**Sporogonie**" „**Metagame** Vermehrung"

eventuell IIte vegetative Generation sog. „**Schizogonie**"

① [*)Vermittelt d. Neu-Infektion] Zerfall des **Schizonten** (Agamonten) [= ausgewachsenes Coccidium] in die 4 Sporen bez. die jeweils in denselben enthaltenen 2 **Sporozoïten** (e)*) (Schizont) Sichelkeime

ⓐ [Tetracyte] ↓ Sporozoït dringt ein in ⓑ Wirtszelle ↓ Wachstum des intrazellulären ⓒ Auxonten ↓ Zerfall durch agame Teilung: „Gänseblümchenform" ⓓ (Schizogonie) ↓ **Merozoït** ⓔ (Agamet) → ↓ Neubeginn des agamen Zyklus: **Merozoït** d. h. Teilprodukt des anfängl. „Schizonten" (= Sporozoït). Vermittelt die Autoinfektion

② a b c d e → Agameten (**Merozoïten**), welche sich zu Gametocyten bez. Gamonten entwickeln

③ Entwicklung und Differenzierung von **Mikro-** und **Makro-Gametocyten** mit lebhafter Kernteilung in der letzten Phase [Gametangien-Phase].

sog. „**Gamogonie**" „**Progame**" Teilungen

④ Zerfall der Gametocyten und Ausschwärmen der **Mikrogameten** und **Makrogameten** → Zygote (Befruchtung und Caryogamie)

Sporoprotozoït-Abschnitt = **Diplont**

Gametoprotozoït-Abschnitt = **Haplont**

Reduktion

Vergl. biologische Bezeichnung	Sporogonarium			Gametangium	
Zygote	Soma des Sporobionten	Gonotokont	Tetracyte	Soma des Gametobionten	Gameten

Diplont — Tetracytie — **Haplont**

E. Goeldi 1916.

Protisten abspielt und wie er aus unserer Spezialtabelle II zu ersehen ist. Als ein klassisches Schulbeispiel darf da herangezogen werden *Trichosphaerium Sieboldii*, ein mariner Rhizopode aus dem Mittelmeer und den nordeuropäischen Meeren, dessen Lebenszyklus von Schaudinn genauer untersucht wurde (siehe obere Hälfte der Tabelle). Schaudinn hat gezeigt, dass man da von einem deutlich vorliegenden «Zeugungskreis» sprechen kann, der sich aus zwei sozusagen spiegelbildlichen Hälften aufbaut. Die eine Hälfte, aufteilbar in 3 Unterphasen auf Grund successiver Wachstumszunahme, entfällt auf den ungeschlechtlichen oder «agamen» Lebensabschnitt. Die andere Hälfte, ebenfalls im wesentlichen aufteilbar in 3 bis 4 Unterphasen stellt den geschlechtlichen oder «gamogonen» Lebensabschnitt dar. Abbildungen finden sich in A. Lang, «Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere» 2. Auflage, Vol. II, Abt. I (1901) p. 54 und in Doflein, «Protozoënkunde», p. 545. Die erstere Hälfte liefert erst amöboid, später cystenartig aussehende «Agameten», die wir vom allgemein biologischen Standpunkte als Sporen (Tetracyten) beanspruchen müssen. Die andere Hälfte lässt erst amöboid-, später Zoosporen-artig aussehende, mit Doppelgeissel ausgerüstete Sexualkörper, «Gameten», hervorgehen, die hier noch ganz die primitive Gestalt von «Isogameten» beibehalten. Zweifel können nicht wohl aufkommen, dass wir in ersterer Hälfte den Sporobiont-Abschnitt, in letzterer den Gametobiont-Abschnitt vor uns haben und zwar in einem wechselseitigen Verhältnis von überraschender Gleichartigkeit. Frappierend in hohem Masse ist nämlich der merkwürdige Parallelismus, welcher zwischen den entsprechenden Unterphasen beider Hauptabschnitte am Lebenszyklus oder Zeugungskreise von *Trichosphaerium* besteht. Ein durchgreifender Unterschied im Aussehen der Gebilde der einen und der andern Reihe besteht jedoch darin, dass die Produkte der agamischen Reihe (Sporobiont) in ihrer weichen, gallertartigen Körperhülle einen Besatz von feinen, radiär gestellten Stäbchen aufweisen, während die Glieder der gamogonen Reihe (Gametobiont) nur eine nackte Gallerthülle besitzen.

Worauf es uns indessen bei herwärtiger Diskussion am Beispiele von dem rhizopoden Protisten *Trichosphaerium* haupt-

sächlich ankommt, ist die Betonung des Umstandes, dass hier das Bild des Generationswechsels in seiner einfachsten Form vorliegt; 4—6-phasig, beziehungsweise überhaupt nur 2-phasig. Vier- bis sechsphasig wird er nur insofern, als wir an jeder Generation zwischen dem jeweiligen charakteristischen Fortpflanzungskörper und dem einfachen und kurzlebigen Soma unterscheiden können, zu welchem er auswächst. Also die protistische «Spore» und ihr Soma einerseits, und die Gamete und ihr Soma andererseits. Diese Formel lautet in der von mysteriös klingenden Spezialausdrücken geschwängerten Sprachweise der Protistenforscher: einerseits Agamete und ihr Agamont und andererseits Gamete (Isogamete) und ihr Gamont.

Leider liegen nun die Verhältnisse des Generationswechsels bei den Protisten nicht überall so einfach und durchsichtig vor, wie es bei den freilebenden Vertretern dieser niedern Organismen die Regel zu sein pflegt. Durch das Hereinspielen des Parasitismus werden Komplikationen ausgelöst, die das gesamte Entwicklungsbild meist recht verwickelt erscheinen lassen. Die Unübersichtlichkeit wurde zudem noch gewaltig gesteigert dadurch, dass die Auftrennung in kleine Phasenabschnitte beinahe ins Endlose fortgeführt und von verschiedenen Forschern verschiedener Länder und Sprachgebiete mit der Aufstellung einer Menge subtiler Unterscheidungs-Nuancen und Termini technici begleitet wurde. Man begeht kaum ein Unrecht mit der Bemerkung, dass diese Dinge zu einer förmlichen Manie ausarteten und dass sie die Lektüre eines nicht unerheblichen Teiles moderner Protisten-Literatur für den Nicht-Fachmann nahezu oder völlig ungeniessbar werden liessen. Es genügt, als bezeichnendes Beispiel, die sog. Sporozoën oder Coccidia im allgemeinen zu erwähnen, und im speziellen auf die teils in den Körpergewebszellen, teils in den Körperflüssigkeiten ihrer Wirte parasitisch hausenden Flagellaten, Gregarinen und Plasmodien (Malaria-Parasiten) hinzuweisen.

Besehen wir uns den Fall von *Eimeria* (*Coccidium*) *Schubergi* (siehe untere Hälfte der Tabelle II), eines parasitischen Protisten aus dem Darme des Tausendfüsslers *Lithobius forficatus* (vide Lang) oder denjenigen der nahe verwandten *Eimeria stiedae* aus der Kaninchenleber. (Hartmann pag. 35, Fig. 9.) An

ihrem Zeugungskreis gibt es zwei verschiedene Möglichkeiten: einen rein agamen Modus, die sog. «Schizogonie», welcher in einfachster Weise aus den «sichelförmigen Keimen» (siehe unsere Tabelle II, untere Hälfte, Mittelkolonne) im Darmepithel nach deren Heranwachsen durch multiplikative Teilung in kurzfristigem Zyklus wieder solche Sichel-Keime (denen man leider den verwirrenden Namen «Sporozoïten» beigelegt hat) hervorgehen lässt, oder aber einen mit Gametenbildung gekoppelten, weit komplizierteren, propagativen Modus mit sexuellem Gepräge, einen langfristigen Zyklus (mit der leider nicht weniger verwirrenden technischen Bezeichnung «Sporogonie»). Vom Gesichtspunkte des Generationswechsels aus betrachtet, besteht das Merkmal des ersten Modus lediglich in successiver, asexueller Teilung; da bloss ein eventuell sich wiederholender, vegetativer Abschnitt vorhanden ist, fällt also hier ein Generationswechsel in unserem Sinne einfach weg. Der andere Modus hingegen zeigt regelmässige Ablösung zwischen Sporobiont und Gametobiont, somit das Verhalten des richtigen antithetischen Generationswechsels. Durch diesen zweiten Modus ist denn auch die Übereinstimmung mit Entwicklung und Zeugungskreis der freilebenden Protisten hergestellt (vergl. obere Hälfte der Tabelle II). Im Lichte phylogenetischer Erwägung repräsentiert am Zeugungskreis dieser parasitischen Sporozoën der erste rein multiplikative und agame Zustand, das abgekürzte Entwicklungsverfahren, die ursprüngliche, früheste Vermehrungsform, der zweite aus multiplikativ und propagativ kombinierte Zustand dagegen den späteren, bei der höheren Organismenwelt fixierten Fortpflanzungstypus. Und noch eines: Genauer zugesehen, spielt sich antithetischer Generationswechsel im Sinne der Botaniker ab bei freilebenden Protisten einerseits und beim doppelphasigen Typus der parasitischen Sporozoën andererseits; in der Möglichkeit der Koppelung eines Ringes aus einphasigem Modus und zweiphasigem Modus liegt hingegen ein Verhältnis vor, das entschieden den Charakter des alten Generationswechsels vom Metagenesis-Typus der Zoologen erkennen lässt.

Man könnte sich nun allerdings fragen, ob derartigen Erörterungen etwas mehr als nur ein rein akademischer Nutzen beigemessen werden darf. Dass die Antwort bejahend auszufallen

hat, kann unschwer gezeigt werden z. B. gerade mit dem Hinweis auf die pathologische Bedeutung der samt und sonders parasitischen Sporozoën, speziell auf die Malaria-Plasmodien. Die Entscheidung, ob sich geschlechtslose Sporobiont-Generation oder geschlechtliche Gametobiont-Generation entwickeln soll, wird durch äussere Existenzbedingungen herbeigeführt. Durch optimale Verhältnisse wird die agamische Modalität, die Sporophyt-Generation, herbeigeführt, und sie vermag sich eventuell vielfach zu wiederholen. Da sich die durch einfache Teilung schnell vermehrenden Coccidienformen als Zellparasiten auf Kosten ihrer Wirte ernähren und die Zellen wichtiger Organe und Gewebe, wie die Epithelien des Darmes, die Blutkörperchen, durch ihre ungeheure Zahl und ihre Fähigkeit rapider und beinahe unbegrenzter Vermehrung höchst bedenkliche, gesundheitliche Schädigungen erfahren, leuchtet es ein, welche praktische Wichtigkeit dem Problem der Unterdrückung der sporenerzeugenden Generation zukommt. Durch das experimentelle Studium der für jede Generation förderlichen oder hinderlichen Existenzbedingungen kann es gelingen, wirksame und wertvolle Bekämpfungsmethoden gegen solche pathogene Protisten herauszufinden. Als Beispiel kann das Chinin dienen, welches die agame Sporulation der Malaria-Plasmodien hintertreibt, mit welcher der Zerfall der roten Blutkörperchen Sumpffieberkranker gesetzmässig verknüpft ist. Und ähnliche ärztliche Kampfmittel liegen vor im Atoxyl, Salvarsan, Ehrlichs «606» usw., denn selbst bei so niedrig stehenden Protisten, wie es die Trypanosomen und Spirochaeten sind, hat man geschlechtliche Vorgänge konstatiert.

Zurückkehrend zum Generationswechsel der parasitischen und freilebenden Protisten, können wir nicht umhin, nochmals des bedauerlichen Umstandes zu gedenken, dass die wissenschaftliche Terminologie der Protistenforschung sich bisher in einer ermüdenden Komplikation minutiöser Aufspaltung kleiner und kleinster Phasenabschnitte gefiel. Hinter dieser Tatsache verbirgt sich aber offenbar die Verlegenheit, dass die grossen und eigentlich wesentlichen Zusammenhänge und notwendigen Ober-Begriffsabklärungen noch nicht herausgearbeitet sind aus dem

verwirrenden Labyrinth von Einzelmaterialien.[1]) Bezeichnend ist denn auch für den derzeitigen Zustand der von einem der hervorragendsten modernen Protistenforscher (Doflein) zitierte Satz: einer generellen Darstellung der Fortpflanzungsweise bei diesen niedersten tierischen Lebewesen stehe der Nachteil entgegen, «dass vor lauter Stadien das Tier selbst verschwinde».

In unserem eigenen tabellarischen Schema II erblicken wir nichts anderes als einen Versuch, der lediglich dem Zweck dient, die Fortpflanzungsverhältnisse der Protisten unter dem allgemeinen Gesichtspunkte des Generationswechsels konsequent auf ihre einfachste Formel zu bringen. Selbstredend sind wir uns wohl bewusst, damit keine von den tatsächlich bestehenden Schwierigkeiten, welche sich alsbald beim Bestreben nach Homologisierung von den mancherlei Unterphasen des Entwicklungsganges der einzelnen Protistengruppen einstellen müssen, restlos und endgültig beseitigt zu haben.

Eine dieser Schwierigkeiten — und wohl die hauptsächlichste — sei hier noch angedeutet, obwohl sie natürlich vom scharfen Auge des Fachmannes sofort erkannt werden muss: Unsere gesamte Argumentation geht in Text und graphischem Schema bei den Protisten von der Annahme aus, dass der kritische Augenblick der Reduktion dann vorliege, wenn nach metagamem Wachstum der Zygote ihr Soma, der Agamont, in Sporoblasten in Vier- oder Mehrzahl zerfällt. Nun ist dies indessen vorderhand eigentlich noch eine Voraussetzung, allerdings von grosser innerer Wahrscheinlichkeit. Denn obwohl über den gesamten Entwicklungskreis mancher Protisten bereits vortreffliche Schilderungen vorliegen, stehen andererseits doch gerade spezielle Untersuchungen über die Reduktion der Kernschleifenfragmente oder Chromosomen einstweilen so gut wie noch völlig aus.

[1]) Immerhin liegt ein sehr verdienstlicher Vorstoss im Sinne einer radikalen Remedur vor in der im Jahre 1904 — also schon vor 12 Jahren — erschienenen Abhandlung von M. Hartmann (Giessen-Berlin): «Die Fortpflanzungsweisen der Organismen. Neubenennung und Einteilung derselben erläutert an Protozoën, Volvocineen und Dicyemiden» (vide unser Literaturverzeichnis Nr. 13a). Es ist entschieden eine der förderlichsten Arbeiten auf diesem Forschungsgebiete. Bedauerlicherweise ist dieselbe erst verhältnismässig spät zu unserer Kenntnis gelangt; vorherige Einsichtnahme hätte uns ein gut Teil Zeit und Mühe erspart.

Die Orientierung über die Fortpflanzungsformen bei Protozoën und Metazoën und über die Entstehungsweise des antithetischen Generationswechsels führt uns zu verschiedenen Gedanken allgemein biologischer Natur, denen wir an dieser Stelle noch eine kurze Besprechung zu teil werden lassen.

In erster Linie hebt sich immer wieder die innige Wechselbeziehung zwischen Zellenwachstum und Zellenteilung als ein Fundamentalprinzip des Lebensprozesses vom Hintergrunde ab. Dabei gewinnt stetig an Bedeutung jenes Naturgesetz, welches von Richard Hertwig unter dem Namen «Kernplasma-Relation» aufgestellt wurde. Es besteht in der Erkenntnis, dass zwischen Quantität des Plasmas und Quantität des Kernes ein für die Zelle jeder Organismenart festgeregeltes Verhältnis, ein Gleichgewichtszustand, vorhanden sei: Störungen auf der einen Seite im Sinne der Zunahme oder Abnahme hätten stets auch eine entsprechende Veränderung auf der anderen Seite zur Folge. Dabei ergibt sich der interessante Befund, dass im allgemeinen allenthalben grosse, d. h. sehr plasmareiche Zellen, grosse Kerne aufweisen, während umgekehrt kleine, d. h. mit Plasma kärglicher ausgestattete Zellen ebenfalls kleine Kerne zu besitzen pflegen.[1]) Bei jeglicher Teilung und jeder Form der Vermehrung stossen wir auf Schritt und Tritt auf Verschiebungen an der Kernplasmarelation: Anreicherungen oder Verminderungen des einen Zellkomponenten sind regelmässig gewissermassen von Missbehagen des anderen begleitet, Missbehagen, welches in Abschied und Trennung seinen äusseren Ausdruck findet. Durch das Wachstum hervorgerufene, mit der Kernplasmarelation verknüpfte Fragen sind es mithin, welche in letzter Instanz dem gesamten Komplex der Fortpflanzungsvorgänge zu Grunde liegen.

Zweiter Punkt. Ein durchgreifender Unterschied zwischen Protozoën und Metazoën hinsichtlich der Fortpflanzung liegt darin vor, dass bei dem einzelligen Charakter der ersteren jeweilen die Gesamtmasse des Individuums in Mitleidenschaft gezogen wird,

---

[1]) A. Lang in Lang's Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl., Bd. II., Heft 1 (1912), Kapitel: «Allgemeine Lehre vom zelligen Aufbau des Metazoënkörpers», pag. 124 und R. Hertwig: «Ueber einige Probleme der Zellenlehre» in «Proceedings of the 7th Internat. Zoological Congress», Boston (1907), 1912, pag. 63.

während bei den vielzelligen Metazoën sozusagen ein getrennter Haushalt besteht zwischen somatischen Körperzellen und den mit der speziellen Funktion der Vermehrung betrauten Zellen. Dieser Unterschied muss natürlich auch in der Ausgestaltung des Bildes vom antithetischen Generationswechsel bis zu einem gewissen Betrage zum Ausdruck gelangen.

Dritter Punkt. Je eingehender man sich mit der Literatur über die Reduktionsteilung im Tierreich und im Pflanzenreich befasst und die Auffassung der Forscher beider Lager vergleicht, um so fühlbarer wird man sich eines Unterschiedes bewusst. Die neueren Botaniker erblicken in der Frage der Chromosomen**zahl,** ob einfach oder verdoppelt, beziehungsweise im **Zeitpunkte** der Kernschleifenpartikel-Reduktion das einzige und ausschlaggebende Moment am antithetischen Generationswechsel. Die zoologischen Forscher neigen bisher durchwegs einer erweiterten Auffassung des Reduktionsproblems zu. Sie ziehen, ausser der Chromosomenzahl, auch noch die Fragen der Bildung, der Ausstossung und des Endschicksales der Richtungskörperchen, also den Faktor der Personaldiminution, als nicht minder wichtig zu ihrer Begriffsumgrenzung heran. Sie klammern sich überhaupt weniger exklusiv an Chromosomenzahl und Augenblick der Reduktion an, und erblicken dafür in der **Tatsache** der Reduktion, die als komplex und in gewissem Betrag variabel in ihren Einzelphasen gedacht wird, das Wesentliche und Wichtige. Dieses zur Zeit noch bestehende Auseinanderweichen in der Auffassung botanischerseits und zoologischerseits ist vielleicht auf das ungleiche Maas von technischer Schwierigkeit bei den Untersuchungsobjekten hüben und drüben zurückzuführen.

Man mag hinsichtlich dieses Punktes so oder so denken. Es kann unmöglich innerhalb unserer heutigen Aufgabe liegen, über dieses Spezialproblem eine endgültige Lösung herbeiführen zu wollen. Diese muss einem späteren Zeitpunkte mit weiter vorgeschrittener sachlicher Abklärung vorbehalten bleiben.

E. Goeldi.

VII. Der antithetische Generationswechsel im Pflanzenreich, speziell bei den Thallophyten.

Nachdem in den vorigen Abschnitten Vorschläge zu einer einheitlichen Terminologie für die verschiedenen Phasen des antithetischen Generationswechsels gemacht und für die höheren Pflanzen, die Metazoën und Protozoën, durchgeführt worden sind, soll im Folgenden gezeigt werden, wie sich dieser Wechsel von haploiden und diploiden Abschnitten bei den verschiedenen Thallophytengruppen gestaltet und in welcher Weise die vorgeschlagenen Bezeichnungen sich auf sie anwenden lassen. Im Gegensatz zu den Moosen und Pteridophyten geht bei den Thallophyten mit dem Wechsel zwischen den haploiden und diploiden Phasen nicht überall ein deutlicher äusserer Gestaltwechsel parallel. Nichtsdestoweniger erkannte man für einzelne Gruppen derselben schon frühe das Vorhandensein von sexuellen und sporenbildenden Abschnitten. Wir verweisen speziell auf die Ausführungen von J. Sachs in seinem Lehrbuche der Botanik, 4. Auflage 1874, p. 231. Aber erst die gründlichen cytologischen Untersuchungen, welche in den letzten Jahren von zahlreichen Forschern unternommen worden sind, ermöglichten eine konsequente Vergleichung aller einzelnen Gruppen untereinander und mit den höheren Pflanzen und gestatten die Anwendung der in den früheren Kapiteln für die einzelnen Entwicklungsabschnitte und Organe begründete Terminologie. Zur Illustration derselben haben wir in unserer Tabelle III eine Auswahl von Vertretern der Thallophyten mit einbezogen. Die hier gewählte horizontale Disposition der einzelnen Entwicklungsschemata — ich habe dieselbe von meinem Vater Prof. Ludwig Fischer übernommen, der sie schon zu Anfang der Achtzigerjahre in seinen Vorlesungen zur Anwendung brachte — erleichtert in hohem Masse die Vergleichung.

Dabei wäre allerdings für die meisten Thallophyten eine Voranstellung des Gametobionten vorzuziehen gewesen, auch schon deshalb, weil dieser als das Primäre angesehen werden muss; aber mit Rücksicht auf den Vergleich mit den Phanerogamen und dem Tierreiche, wo der Gametobiont so sehr zurücktritt, ergab sich die Voranstellung der Sporobionten als zweck-

mässiger. Wir lassen nun zu dieser Tabelle einige erläuternde Bemerkungen folgen[1]). Als Ausgangspunkt wählen wir am besten die Chytridinee *Olpidium Viciae* nach Kusanos Untersuchungen. Der Entwicklungsgang dieses Pilzes stimmt frappant überein mit dem oben für den Rhizopoden *Trichosphaerium Sieboldi* beschriebenen. Aus der Vereinigung der Gameten, welche hier die Form von je zwei gleich ausgebildeten eingeisseligen Schwärmzellen (Planogameten) haben, entsteht eine zunächst noch mit zwei Geisseln versehene nackte Zygote. Diese setzt sich auf dem Wirte fest, umgibt sich mit einer Membran und entleert in eine Epidermiszelle ihr Protoplasma. Letzteres lebt nun als nacktes Gebilde eine Zeitlang im Protoplasma der Nährpflanze, auf dessen Kosten sich vergrössernd. Obwohl in diesem Stadium die beiden Sexualkerne noch nicht verschmolzen sind, ist es doch wohl zulässig, dieses Protoplasmaklümpchen schon als Sporobionten zu bezeichnen (vergl. das unten bei den Ascomyceten und Uredineen Gesagte). Schliesslich umgibt sich dasselbe mit einer derben Haut und wird zu einer Dauerspore. In dieser verschmelzen zuletzt die beiden Sexualkerne und bei der Keimung teilt sich der so entstandene diploide Kern mehrmals hintereinander. Die erste dieser Teilungen wird, obwohl noch keine Chromosomenzählungen gemacht werden konnten, von Kusano als Reduktionsteilung angesehen. Die Dauerspore ist also als Gonotokont aufzufassen. Schliesslich zerfällt ihr Inhalt in einkernige Zoosporen. Da diese nach dem soeben Gesagten haploid sind, so können wir sie als Tetracyten bezeichnen, trotzdem ihre Zahl ein Multiplum von vier ist. Sie dringen wieder in eine Wirtszelle ein und stellen hier in Form eines nackten Protoplasmaballens den Gametobionten dar. Dieser umgibt sich zuletzt mit einer dünnen Haut und entlässt eine grössere Zahl von Schwärmzellen, die, wohl je nach äusseren Einflüssen, zu

[1]) Da es sich um bekannte Dinge handelt, verzichten wir auf Literaturzitate im einzelnen. Wir verweisen vor allem auf Lotsy's «Stammesgeschichte des Pflanzenreiches», ferner für die Algen auf den vorzüglichen Artikel von Jean Bonnet «Reproduction sexuée et alternation des générations chez les Algues (Progressus Rei botanicae Bd. V, Heft 1, 1914); für die Pilze auf unsere zusammenfassende Darstellung im «Handwörterbuche der Naturwissenschaften» (Bd. VII, 1912, p. 880—929), der wir dieselben Gesichtspunkte zugrunde gelegt haben.

Zoosporen oder Planogameten werden. Letztere verschmelzen, wie wir oben sahen, paarweise wieder zu Zygoten. Bei *Olpidium Viciae* sind also Gametobiont und Sporobiont im wesentlichen gleich ausgebildet: beide stellen ein kleines, nacktes Gebilde dar, das im Plasma der Wirtszelle lebt. Höchstens könnte man sagen, dass der Gametobiont dem Sporobionten gegenüber dadurch überlegen erscheint, dass er sich durch Zoosporen ungeschlechtlich zu vermehren vermag.

Von solchen einfachsten Organismen ausgehend können nun die verschiedenen Gruppen der Thallophyten nach den Modifikationen, die ihr Generationswechsel aufweist, in zwei Serien geordnet werden, die ein entgegengesetztes Verhalten zeigen: In der ersten stellen wir die Fälle zusammen, bei denen der Gametobiont ganz einfach, primitiv bleibt, während der Sporobiont eine successiv höhere Ausbildung aufweist; es ist das ein Verhältnis der beiden Abschnitte, übereinstimmend mit dem, wie es im Tierreiche realisiert ist. Schematisch ist dieser Fall repräsentiert durch Fig. 1 des Textfigurenschema im vorangehenden Kapitel. Die zweite Reihe dagegen (Hauptreihe des Pflanzenreiches) zeigt zunächst (bei den grünen Algen und den höheren Phycomyceten) eine zunehmende Ausbildung des Gametobionten, während der Sporobiont den Charakter einer blossen Dauerspore zeigt; erst in den höheren Gruppen finden wir eine weitergehende Ausbildung des Sporobionten, so dass mehrere der hierher gehörenden Vertreter beide Abschnitte, den haploiden und den diploiden gut ausgebildet zeigen. Ein weiterer Schritt führt von diesen Fällen zu den homosporen Pteridophyten und Phanerogamen, wo man Stufe für Stufe den Gametobionten mehr und mehr reduziert findet, so dass bei den Angiospermen, wie schon in dem vorangehenden Kapitel gezeigt wurde, durch extreme Reduktion des Gametobionten fast dasselbe zu stande kommt, was beim Tierreich von den niedersten Stufen an immer gleich geblieben ist. Die in dieser zweiten Serie vereinigten Abstufungen des Generationswechsels sind in Fig. 3—5 des Textfigurenschemas repräsentiert. — Wir möchten uns aber natürlich ausdrücklich dagegen verwahren, als ob wir diese beiden Serien etwa als phylogenetische Reihen auffassen wollten. Es handelt sich hier viel-

mehr nur um eine übersichtliche Gruppierung zu Vergleichszwecken. Gehen wir nun diese zwei Serien im einzelnen durch:

1. Serie

Die Myxogasteres. Jahn hat festgestellt, dass durch sexuelle Vereinigung von zwei Myxamoeben eine Zygote entsteht, die (ohne eine Membran zu erhalten) unter fortgesetzten Teilungen des durch Vereinigung der Sexualkerne entstandenen diploiden Kernes zu einem oft sehr grossen Plasmodium heranwächst. Das Plasmodium stellt somit den Sporobionten dar. Dieser bildet Sporenträger (exospore Myxogasteres) oder Sporangien (endospore Myxogasteres), und während deren Entwicklung findet nach Jahn's Untersuchungen die Reduktionsteilung der Kerne statt, so dass die Sporen wieder haploid sind, somit den Tetracyten entsprechen. Haploid sind auch die aus den Sporen ausschlüpfenden, durch Zweiteilung sich vermehrenden Myxoflagellaten und Myxamoeben, welche den Gametobionten repräsentieren.

Bei den Diatomeen aus der Abteilung der *Pennatae* ist für verschiedene Fälle nachgewiesen, dass in den Zellen, welche miteinander kopulieren, zuerst eine Vierteilung des Kernes erfolgt, die als Reduktionsteilung zu betrachten ist. Wenn dem wirklich so ist, so müssen folgerichtig die zweischaligen, durch Teilung sich vermehrenden Diatomeenzellen diploid sein, stellen also den Sporobionten dar, und diejenigen unter ihnen, welche zur Kopulation gelangen, repräsentieren die Gonotokonten. Ihre in Kopulation tretenden Protoplasmakörper mit den haploiden Kernen sind dann als Tetracyten aufzufassen. Wir haben also hier einen Fall vor uns, wo die Tetracyten selber Gameten sind. Mit andern Worten, der Gametobiont besteht nur aus den Gameten.

Dasselbe trifft für die Fucaceen zu, nur mit dem Unterschiede, dass hier der Sporobiont einen hochorganisierten, vielzelligen, verzweigten Thallus darstellt. In den Conceptaculis werden die sog. Oogonien und Antheridien gebildet. In ersteren ist eine Reduktionsteilung nachgewiesen, für letztere ist sie folgerichtig auch anzunehmen. Die «Oogonien» und «Antheridien» sind daher bei den Fucaceen[1]) Gonotokonten, und

[1]) Aber natürlich nicht bei den Grünalgen, Moosen etc., wie wir unten sehen werden.

die Eier und Spermatozoiden müssen, weil direktes Produkt der Reduktionsteilung, als Tetracyten aufgefasst werden. Wir haben also hier wie bei den Diatomeen den Fall vor uns, dass die Tetracyten zugleich die Gameten sind. Die «Antheridien» und «Oogonien» würde man daher wohl richtiger Mikro- und Makrogonotokonten nennen. Hier liegen also, wie bereits oben angedeutet wurde, Verhältnisse vor, die übereinstimmen mit denen des Tierreiches. Besonders gross ist diese Übereinstimmung bei *Cystoseira*, wo im «Oogon» von den acht bei der Reduktionsteilung entstehenden Kernen sieben degenerieren und daher aus einem Oogon nur ein Ei entsteht. Es ist das ein Vorgang, welcher der Ausstossung der Richtungskörperchen entspricht.

2. Serie.

Hierher gehören zunächst die Conjugaten, die Chlorophyceen und die (im Tableau III nicht aufgenommenen) höheren Phykomyceten. Bei diesen ist der Gametobiont als einzelliger oder fädiger (selten flächenartiger) Thallus ausgebildet. Beliebige oder in besonderer Weise ausgbildete Zellen desselben werden zu Gametangien, die in vielen Fällen in Mikrogametangien (Antheridien) und Makrogametangien (Oogonien) differenziert sind. Der protoplasmatische Inhalt dieser Gametangien stellt, ohne dass eine Reduktionsteilung eintritt, als ganzes oder nach Zerfall in Portionen die Gameten dar. Die Zygote nimmt den Charakter einer Dauerspore an und diese allein repräsentiert den Sporobionten: bei ihrer Keimung tritt die Reduktionsteilung des Kernes ein.[1]) Die dabei entstehenden Tetracyten verhalten sich von Fall zu Fall etwas verschieden, wie dies aus den in der Tabelle aufgenommenen Beispielen ersichtlich ist: Einen besonders interessanten Fall bietet *Coleochaete*, wo der Gametobiont in zwei verschieden aussehende Abschnitte zerfällt, welche zwei getrennte Generationen darstellen: die erste bleibt als mehrzelliger Zellkörper im Oogon eingeschlossen, die zweite ist der eigent-

[1]) Ganz sicher nachgewiesen ist dies für *Cylindrocystis* (Kaufmann) und *Spirogyra* (Tröndle); für *Coleochaete* ist von Allen gezeigt, dass die erste Kernteilung bei der Zygotenkeimung heterotypisch ist; für *Oedogonium* beruht die Annahme einer Reduktionsteilung auf Analogie mit den genannten Fällen und auf der Vierzahl der aus der Zygote austretenden Zoosporen.

liche Thallus, der die Makro- und Mikrogametangien bildet. Beiläufig bemerkt, gehört zu diesem Typus der Chlorophyceen auch *Volvox*, den die Zoologen früher gerne für sich in Anspruch zu nehmen pflegten.[1]) Er ist zwar in Bezug auf die Reduktionsteilung noch nicht untersucht, aber allem nach zu schliessen sind die Zellen des kugelförmigen Thallus haploid und bei der Bildung der Gameten findet keine Reduktion statt. Hieraus würde sich, da das Soma des Tierkörpers stets diploid ist, die Folgerung ableiten, dass *Volvox* unbedingt nicht dem Tierreiche zugerechnet werden kann!

Eine weit höhere Ausbildung als bei den grünen Algen zeigt der Sporobiont bei der Braunalge *Dictyota*, bei den Florideen und bei den höheren Pilzen (typische Ascomyceten, Basidiomyceten): er ist hier nicht mehr durch eine blosse Spore repräsentiert, sondern bei Dictyota stellt er einen gabelig verästelten Thallus dar, der genau gleich aussieht wie der Thallus des Gametobionten, aber statt Gameten bildet er Gonotokonten, die man hier mit dem Namen Tetrasporangien belegt hat, und in diesen entstehen Tetracyten, die Tetrasporen heissen. Bei denjenigen Florideen, die in Bezug auf diese Verhältnisse näher untersucht sind, gliedert sich der Sporobiont sogar in zwei Abschnitte, welche den Charakter von zwei getrennten Generationen zeigen: aus der Zygote gehen zunächst kürzere oder längere Sprossungen, die Gonimoblasten, hervor, welche aber dauernd mit der Mutterpflanze, also mit dem Gametobionten verbunden bleiben; diese Gonimoblasten produzieren diploide Sporen, die sogen. Carposporen, aus welchen dann ein diploider selbständiger Thallus hervorgeht. Letzterer sieht genau gleich aus wie der haploide Thallus, nur bildet er Gonotokonten, welche wie bei *Dictyota* Tetrasporangien genannt worden sind. Wir konstatieren somit bei den Florideen das Hinzutreten eines nicht antithethischen Generationswechsels innerhalb des Sporotobionten. Dieser entspricht genau dem Generationswechsel im bisherigen zoologischen Sinne. Wir haben bereits bei *Coleochaete* etwas Analoges konstatiert, dort zeigte sich aber dieser sekundäre Gene-

[1]) Schon 1899 gibt aber Richard Hertwig (16) zu, dass *Volvox* wohl mit Recht zu den Algen gerechnet werde.

rationswechsel nicht beim Sporobionten, sondern beim Gametobionten.

Bei den typischen Ascomyceten[1]) entstehen aus den befruchteten Makrogameten ganz ähnlich wie bei den Florideen Sprossungen, man nennt sie hier ascogene Hyphen. Da aber hier die Verschmelzung der Sexualkerne weit hinausgeschoben wird, so enthalten diese ascogenen Hyphen nicht diploide Kerne, sondern paarig verkoppelte haploide Sexualkerne; viele neuere Forscher, denen auch wir uns anschliessen, fassen aber diese Kernpaare als äquivalent mit diploiden Kernen auf; daher betrachten sie die ascogenen Hyphen als den Sporobionten, der somit hier ebenso wie dies bei den Gonimoblasten der Floriden der Fall ist, niemals selbständig wird und der zudem meist in einem aus haploiden Hyphen aufgebauten Fruchtkörper eingeschlossen ist. Die ascogenen Hyphen bilden schliesslich die sog. Asci. In diesen erst verschmelzen die beiden Paarkerne zu einem einzigen diploiden Kern, der nun alsbald zur Reduktionsteilung übergeht. Der Ascus ist somit Gonotokont und die in seinem Innern, meist zu 8, entstehenden Ascosporen sind die Tetracyten.

Die grösste Komplikation in bezug auf den Entwicklungsverlauf des Sporobionten kommt bei den Uredineen vor. Es kann dieser Abschnitt nämlich hier sogar in 3 verschiedene Generationen zerfallen: die Aecidiospore, das Uredosporen bildende Mycel und das Teleutosporen bildende Mycel. Durch diese drei Generationen hindurch finden wir wie bei den ascogenen Hyphen der Ascomyceten nicht diploide Kerne sondern Paare von haploiden Kernen, die aber auch hier als Äquivalent diploider Kerne angesehen werden. Die Verschmelzung dieser Paarkerne erfolgt erst in der Teleutospore. Den Gonotokonten stellt die aus der Teleutospore hervortretende Basidie dar. Eine Eigentümlichkeit derselben ist der Umstand, dass die Tetracyten (Basidiosporen) bei ihr nicht im Innern entstehen, sondern durch Abschnürung.

Der Vollständigkeit halber sei zu den besprochenen Fällen aus der Reihe der Thallophyten noch hinzugefügt, dass sich so-

[1]) «Typische Ascomyceten» im Gegensatz zu den Protascineen, bei denen aus der Vereinigung der Sexualzellen *direkt* ein Ascus hervorgeht, während die ascogenen Hyphen fehlen.

wohl der Gametobiont als auch der Sporobiont da, wo er nicht als blosse Spore ausgebildet ist, als solcher zu reproduzieren vermag, was auf der Tabelle der Einfachheit halber in den meisten Fällen nicht berücksichtigt wurde. Es geschieht dies durch Teilung (Sporobiont der Diatomeen; Gametobiont der Myxomyceten, der einzelligen Pilze und einzelligen grünen Algen) oder durch Sporen (Gametobiont vieler Algen und Pilze; seltener beim Sporobionten, so in der Uredoform der Uredineen).

Man kann sich bei der Gelegenheit noch fragen, ob es nicht gewisse allgemein durchgreifende, für den Gametophyten einerseits und für den Sporophyten andererseits charakteristische Eigentümlichkeiten gibt. Als solche liesse sich[1]) erwähnen, dass der Gametophyt im allgemeinen stark die Neigung besitzt, begeisselte Fortpflanzungszellen (Zoosporen, Gameten) zu bilden, während es nur ausnahmsweise diploide begeisselte Fortpflanzungszellen gibt. Überhaupt scheint der Sporophyt im ganzen weniger als der Gametophyt die Tendenz zu besitzen sich als solcher (wir meinen also hier nicht die Reduktionsteilung) durch Sporen zu reproduzieren. Umgekehrt bringt es der Haplont im Pflanzenreiche nicht zu einem anatomisch hoch differenzierten Soma mit richtiger Epidermis, typischen Spaltöffnungen und echten Gefässbündeln. Der Gametophyt trägt also mehr primitive Züge an sich.

Bei Vergleichung der verschiedenen besprochenen Entwicklungstypen fällt nun ein Umstand auf, den wir hervorheben möchten. In den niederen Gruppen der Algen (und Pilze aus den Phykomyceten), die einen wohlausgebildeten Gametophyten und meist charakteristisch gestaltete Sexualorgane (Gametangien) zeigen, ist der Gonotokont in der Regel nicht als besonderes Organ entwickelt und es braucht hier auch mit der Reduktion nicht immer eine Reproduktion in Form einer Sporenbildung verbunden zu sein *(Spirogyra)*. Bei den höheren Gruppen (Fucaceen, Florideen, Ascomyceten, Basidiomyceten) tritt dagegen der Gonotokont immer mehr als charakteristisch ausgebildetes, sporenbildendes Organ in den Vordergrund (Ascus, Basidie, Tetrasporangium, auch die Sporenmutterzellen der höheren Pflanzen), während häufig die Sexualorgane zurücktreten, mitunter so sehr,

[1]) Abgesehen von dem für gewisse Fälle nachgewiesenen Umstande, dass ceteris paribus der Diplont doppelt so grosse Zellen hat als der Haplont.

Tabelle III.

Spezialtabelle zum antithetischen Generationswechsel im Pflanzenreich

summarisch verglichen mit dem Generationswechsel im Tierreich (Metazoën).

Vergleichend biologische Bezeichnungen:		Diplont				Reduktion (Tetracyte)	Haplont					Sexualakt
		Zygote	Soma des Sporobionten		Sporogonarium (Mikro- und Makro-Sporogonarium)	Gonotokont (Mikro- und Makro-Gonotokont)	Tetracyte (Mikro- und Makro-Tetracyte)	Soma des Gametobionten		Gametangium (Mikro- und Makro-Gametangium)	Gameten Mikro- und Makro-Gamet)	
Für das Pflanzenreich allgemein verwendbare Bezeichnungen:		Zygote	Soma des Sporophyten		Sporo-gonarium	Gonotokont	Tetracyte	Soma des Gametophyten		Gametangium	Gameten	
Thallophyten	Fucus	Zygote	Grosser verzweigter vielzelliger Thallus			Antheridium Oogonium	Spermatozoiden Eizellen	Soma des Gametophyten auf die Gameten beschränkt			Spermatozoiden Eizellen	Gametobiont bleibt auf primitiver Stufe. — Sporobiont fortschreitend mehr differenziert (Textfigurenschema Fig. 1)
Thallophyten	Diatomeen (Pennatae)	Auxospore	Verkieselte vegetative Diatomeen-Zellen			Verkieselte Diatomeenzelle	Gameten				Gameten	
Thallophyten	Myxogasteres	Junges, einkerniges Plasmodium	Plasmodium		Sporangium oder Sporenträger		Sporen (membranumgeben)	Myxoflagellaten und Myxamoeben			Myxamoeben	
Thallophyten	Chytridineen: Olpidium Viciae (vergl. Protozoën, Tabelle II)	Zygote	Kleiner zweikerniger amoeboider Protoplast			Dauerspore	Zoosporen	Kleiner einkerniger amoeboider Protoplast		Gametangium	Planogameten	Beide Abschnitte im Wesentlichen gleich entwickelt (Textfigurenschema Fig. 2)
Thallophyten	Conjugaten: Cylindrocystis	Zygote	Soma des Sporophyten auf die Zygote beschränkt, die direkt zum Gonotokonten wird			Dauerspore	4 vegetative Zellen	Einzelliger Thallus		Thalluszelle	Inhalt der Thalluszelle als Ganzes	Gametobiont allein mehr oder weniger ausgebildet. Sporobiont nur als Dauerspore ausgebildet. (Textfigurenschema Fig. 3)
Thallophyten	Conjugaten: Zygnemaceen	Zygote				Dauerspore	4-kernige vegetative Zelle (3 Kerne degenerieren)	Unverzweigter Zellfaden		Thalluszelle	Inhalt der Thalluszelle als Ganzes	
Thallophyten	Chlorophyceen: Oedogonium	Zygote				Dauerspore	4 Zoosporen	Unverzweigter Zellfaden		Antheridium Oogonium	Spermatozoiden Eizelle	
Thallophyten	Chlorophyceen: Coleochaete	Zygote (Inhalt des Oogons)				Inhalt des Oogons	Mehrzelliger Zellkörper ➤ Zoosporen ➤ Verzweigte Zellfaden (oder Zellfläche)			Antheridium Oogonium	Spermatozoiden Eizelle	
Thallophyten	Ascomyceten: Pyronema confluens	Archicarp-Inhalt mit Kernpaaren	Ascogene Hyphen			Ascus	Ascosporen	Mycel nebst Hüllhyphen und Paraphysen des Fruchtkörpers		Antheridium Archicarp.	Plasma mit Sexualkernen	Gametobiont und Sporobiont beide ausgebildet (Textfigurenschema Fig. 4)
Thallophyten	Uredineen	Aecidiosporen-mutterzelle	Aecidiosporen ➤ Mycel ➤ Uredosporen ➤ Mycel ➤ Teleutosporen			Basidie	Basidiosporen	Mycel		Copulierende Hyphenenden	Inhalt dieser copulierenden Hyphenenden	
Thallophyten	Florideen	Zygote	Gonimoblasten ➤ Carposporen ➤ Thallus			Tetrasporangium	Tetrasporen	Thallus wie derjenige des Sporophyten		Antheridium Carpogon	Spermatium Eizelle	
Thallophyten	Dictyota	Zygote	Verzweigter vielzelliger Thallus			Tetrasporangium	Tetrasporen	Thallus wie beim Sporophyten		Antheridium Oogonium	Spermatozoiden Eizelle	
Moose	Moose	Zygote	Embryo ⟶ Sporogonium		Kapsel	Sporenmutterzelle	Sporen	Protonema ➤ Moospflanze	Antheridium Archegonium	Spermatogener Zellcomplex Centralzelle	Spermatozoiden Eizelle	
Pteridophyten	Homospore Pteridophyten	Zygote	Embryo ➤ Beblätterte Pflanze	Sporophyll	Sporangium	Sporenmutterzelle	Sporen	Prothallium	Antheridium Archegonium	Spermatogener Zellcomplex Centralzelle	Spermatozoiden Eizelle	Allmähliche Reduktion des Gametobionten. Sporobiont fortschreitend höher differenziert (Sporophylle) (Textfigurenschema Fig. 5)
Pteridophyten	Heterospore Pteridophyten	Zygote	Embryo ➤ Beblätterte Pflanze	Mikrosporophyll Makrosporophyll	Mikrosporangium Makrosporangium	Mikrosporen-mutterzelle Makrosporen-mutterzelle	Mikrosporen Makrosporen	♂ Prothallium ♀ Prothallium	Antheridium Archegonium	Spermatogener Zellcomplex Centralzelle	Spermatozoiden Eizelle	
Phanerogamen	Gymnospermen	Zygote	Embryo ➤ Beblätterte Pflanze	Staubblatt Carpell	Pollensack Nucellus der Samenanlage	Pollenmutterzelle Embryosack-mutterzelle	Pollenkorn Embryosack und 3 degenerier. Schwesterzellen	Sterile Zelle Endosperm	Archegonium	Körperzelle Centralzelle	Spermatozoiden od. Spermakerne Eizelle	
Phanerogamen	Angiospermen	Zygote	Embryo ➤ Beblätterte Pflanze	Staubblatt Carpell	Pollensack Nucellus der Samenanlage	Pollenmutterzelle Embryosack-mutterzelle	Pollenkorn Embryosack und 3 degenerier. Schwesterzellen	Vegetative Zelle Antipoden Polkerne	Synergiden	Generative Zelle	Spermakerne Eizelle	
Tierreich (Metazoën) (vereinfacht; ausführlichere Darstellung s. Tabelle I)		Zygote	Blastula ⟶ Soma des Tieres (Sporozoïten) ⟶		Anlage und Differenzierung der Keimdrüsen	Spermatocyte I. Ordnung Oocyte I. Ordnung	Junge Spermie Junges Ei und 3 Richtungs-Körperchen	Soma des Gametozoiten auf die Gameten beschränkt (nur bei den Protozoën als solches erkennbar, s. Tabelle II)		Gametangium-Phase (nur bei Protozoën erhalten, s. Tabelle II)	Spermie Reif-Ei	

Ed. Fischer
1916.

dass man gar nicht mehr von solchen reden kann (gewisse Ascomyceten, die meisten Basidiomyceten; es gilt das übrigens auch für die Angiospermen). Die sexuelle Kernvereinigung erfolgt dann oft in Zellen von vegetativem Charakter, und bei den Ascomyceten und Basidiomyceten ist erst noch der Sexualakt dadurch verwischt, dass zuerst nur eine Kernpaarung und erst viel später eine Kernverschmelzung zustande kommt[1]). So wird die Grenze zwischen Gametobiont und Sporobiont oft ganz unscharf, besonders dann, wenn die durch die Kernverhältnisse gegebenen Entwicklungsabschnitte sich in ihrer äusseren Form nicht voneinander abheben.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so ergibt sich, dass bei den Thallophyten der Wechsel zwischen haploidem und diploidem Abschnitt, den wir als antithetischen Generationswechsel bezeichnen, gar nicht notwendigerweise mit einem Generationswechsel im älteren, zoologischen Sinne zusammenzufallen braucht: sehen wir ja doch, dass bei ihnen einerseits Fälle vorkommen, wo der Punkt, an welchem der haploide in den diploiden Abschnitt übergeht, durch keine besondere Organbildung gekennzeichnet ist (die soeben angeführten Fälle unter den Ascomyceten und wohl auch höhere Basidiomyceten), und dass umgekehrt zwei äusserlich verschiedene Generationen auftreten können innerhalb eines Entwicklungsabschnittes, in welchem die Kernverhältnisse keine Veränderung durchmachen (Gametophyt von *Coleochaete*, Sporophyt der Uredineen und Florideen). Der Wechsel zwischen Haplont und Diplont und der Generationswechsel im älteren Sinne sind also zwei ganz verschiedene und voneinander prinzipiell unabhängige Dinge. Dass man auch für ersteren den Namen «Generationswechsel» verwendet, rührt davon her, dass bei den Moosen und Pteridophyten beide Erscheinungen zusammenfallen.[2]) Wir begreifen aber sehr wohl, dass gegen die Benützung des Wortes «Generationswechsel» im ersteren Sinne Bedenken geltend gemacht werden, wie sie z. B. Hartmann

---

[1]) Die Dangeard'sche Schule erblickt erst in dieser Kernverschmelzung den eigentlichen Sexualakt, wodurch natürlich die ganze Abgrenzung von Gametobiont und Sporobiont verschoben wird.

[2]) Von den Fällen wo in Folge von Aposporie oder Apogamie beim Gametophyten oder Sporophyten abnorme Chromosomenzahlen auftreten, wurde in vorliegender Betrachtung ganz abgesehen.

formuliert mit den Worten: «Es ist doch eine Verkennung des Begriffes Generationswechsel, wenn eine sog. Generation als solche überhaupt keine Vermehrung zeigt.» An dieser Stelle sei auch eine interessante Ausführung zitiert aus einer Zeit, in der man von den Chromosomenzahlen der Kerne noch nichts wusste. Wir lesen bei de Bary in seiner Vergleichenden Morphologie und Biologie der Pilze, 1884, p. 135, folgendes: «Wo fruktifikative und rein propagative Biontengenerationen wechselweise auseinander hervorgehen, kann man natürlich auch von Wechselgenerationen und Generationswechsel reden, letzteres Wort also in weniger eingeschränktem Sinne gebrauchend als Sachs. Dies soll hier geschehen, entsprechend dem Sinne, welchen das Wort ursprünglich hatte; Generationswechsel soll hier jeden Spezies-Entwicklungsgang bezeichnen, welcher durch biontisch selbständige Wechselgenerationen abläuft. In dieser rein anschaulichen Bedeutung ist das Wort notwendig und zweckmässig. In jedem andern Sinne bedeutet es nichts weiter als Entwicklungsrhythmus und sind die homologen «Wechselgenerationen» nichts weiter als homologe Abschnitte des Entwicklungsganges. Nennt man sie «Generationen» auch da, wo sie nicht biontisch selbständig sind, so kann das ja zur Vergleichung mit biontisch selbständigen Homologen nützlich sein. Geht man damit aber über ein bestimmtes enges Mass hinaus, in die Sprossfolge usw., so wird konsequenterweise aller Entwicklungsgang Generationswechsel, das Wort hört auf, einen besonderen Sinn zu haben, und wird somit überflüssig, oder als Terminus ohne besondern Sinn, verwerflich».

Solchen Bedenken könnte eventuell dadurch Rechnung getragen werden, dass man für den antithetischen Generationswechsel ein anderes Wort, wie etwa «Kernphasenwechsel» wählen würde.

Aber diese Benennungsfrage ist im Grunde für die vorliegenden Ausführungen irrelevant; was wir hier vor allem betonen, ist das, dass dem «antithetischen Generationswechsel», da es sich um eine Erscheinung handelt, die allen sexuellen Organismen eigen ist und daher feste homologe und somit auch vergleichbare Punkte und Abschnitte bietet, eine ungleich grössere Bedeutung zukommt als dem Generationswechsel im älteren Sinne des Wortes. Er bildet gewissermassen den festen Rahmen,

in den sich bei den verschiedenen Gruppen vegetative Zustände, Dauerzustände und verschiedene Formen der Reproduktion in verschiedenartiger Weise verteilen. Vor allem aber hat die Betonung des «antithetischen Generationswechsels» einen ganz hervorragenden didaktischen Wert. Gerade im akademischen Unterrichte habe ich die Erfahrung gemacht, dass durch konsequente Zugrundelegung desselben sehr viel an Klarheit und Übersichtlichkeit gewonnen wird und, soweit ich es beurteilen kann, habe ich sogar bei Anfängern gutes Verständnis dafür gefunden. Es sei ferner noch daran erinnert, dass diese Betrachtungsweise für die Abklärung von Systemsfragen schon grosse Dienste geleistet hat, wir brauchen nur auf die neuere Ausgestaltung des Pilzsystems zu verweisen. Dies würde nun gewiss noch wesentlich gefördert, wenn es gelingen könnte, für die einzelnen Phasen und Organe, die beim antithetischen Generationswechsel hervortreten, allgemein gültige Termini, wie wir sie oben vorgeschlagen haben, zur Anerkennung zu bringen. Selbstverständlich würden durch die Bezeichnungen Zygote, Sporobiont, Sporogonarium, Gonotokont, Tetracyte, Gametobiont, Gametangium, Gamet, die bisher in den einzelnen Pflanzengruppen verwendeten Termini für charakteristisch gestaltete Entwicklungsglieder nicht überflüssig; vielmehr bleiben Ausdrücke wie z. B. Basidie, Ascus, Antheridium, Oogonium, Carpogon, Archegon, Gonimoblast, ascogene Hyphe, Aecidiospore, Teleutospore etc. etc. nach wie vor unentbehrlich. Auch gewisse entwicklungsgeschichtlich ganz neutrale Termini, wie Spore[1]) und Sporangium wird man immer wieder verwenden.

Und wenn die gleichen zusammenfassenden Oberbegriffe für bestimmte Glieder des Entwicklungsganges auch für das Tierreich sich einbürgern könnten, so wäre ein ganz wesentlicher, wichtiger Schritt getan für die einheitliche Betrachtung beider Reiche.

Ed. Fischer.

---

[1]) Unter einer Spore verstehen wir eine charakteristisch gestaltete Zelle oder Zellgruppe, die sich aus dem Zellverbande der Mutterpflanze ablöst und selbständiger Weiterentwicklung fähig ist. Dabei ist es (im Gegensatz zur zoologischen Auffassung der Spore) gleichgültig ob deren Entstehung endogen oder durch Abschnürung erfolgt.

Literaturverzeichnis.

(Bloss auf eine Auswahl der wichtigsten Publikationen beschränkt.)

1. *de Bary, A.* Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Myzetozoen und Bakterien. Leipzig (Engelmann) 1884.

2. *Bonnet, J.* Reproduction sexuée et Alternance des générations chez les Algues. In «Progressus Rei Botanicae». Bd. V, Heft 1, 1914. [Vortreffliche, allgemein orientierende Abhandlung, hinten mit sehr komplettem botanischem Literaturverzeichnis der Publikationen von ca. 125 Autoren].

3. *Bower, F. O.* On anthithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants. Annals of Botany 4, pag. 347—370, 1888—1891.

3a. — The origin of a Land-Flora: a theory based upon the facts of alternation. London 1908, 717 pag.

4. *de Candolle, A.* La parthénogénèse chez les plantes d'après les travaux récents. Archives des sciences phys. et nat. Tom. 19. 1905, pag. 259—272.

5. *Celakovsky, L.* Über die verschiedenen Formen und die Bedeutung des Generationswechsels bei Pflanzen. Sitzb. d. math.-nat. Klasse der k. böhm. Gesellsch. der Wiss. 1874.

5a. — Über den dreifachen Generationswechsel bei Pflanzen. 1877. Idem pag. 151—184.

6. *Chamberlain, Ch. J.* Alternation of generations in animals from a botanical stand point. Bot. Gazette, Bd. 39. 1905, pag. 137—144.

6a. — II. Alternation of generations in animals. Science 22, 1905, pag. 208—211.

7. *Chodat, R.* Principes de botanique. 2de édition. Paris-Genève 1911, pag. 549—576 ff.

8. *Doflein, F.* Lehrbuch der Protozoënkunde. 2. Aufl. Jena 1909 [pag. 241—246: Ausführliches Literaturverzeichnis über die Fortpflanzung der Protozoën].

9. *Erdmann, Rh.* Experimentelle Ergebnisse über die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Befruchtung bei Protozoën, besonders bei Amoeba diploidea. Archiv f. Protistenk. Bd. 29, 1913.

10. *Fischer, Ed.* Der Generationswechsel im Lichte der neueren Kernforschungen (21. XII. 1912); Autoreferat in «Mitteilungen der Naturforsch. Gesellsch. Bern». Jahrg. 1912, pag. 38—39 der Sitzungsberichte.

10a. — Die Pilze. Kapitel im «Handwörterbuch der Naturwissenschaften» (G. Fischer, Jena 1912) Bd. VII, pag. 850—929. [Zusammenfassende Darstellung der bei Pilzen vorkommenden Fortpflanzungsverhältnisse.]

11. *Göldi, E. A.* Vergleich zwischen dem Entwicklungsverlauf bei der geschlechtlichen Fortpflanzung im Pflanzen- und im Tierreich. Vortrag Jahresvers. Schweiz. Naturf. Gesellschaft. Genf 1915.

11a. — Über das Geschlecht in Tier- und Pflanzenreich, insbesondere im Lichte der neueren Vererbungslehre. Mitteilungen Naturf. Gesellsch. Bern aus dem Jahre 1915, 1916 pag. 140—204.

12. *Häcker, Valentin.* Über weitere Übereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. Biologisches Centralblatt 1897, Bd. XVII, Nr. 19, pag. 689—705; Nr. 20, pag. 721—745.

12a. — Die Vorstadien der Eireifung. Archiv für mikros. Anatomie. Bd. 45, 1895.

12b. — Kapitel «Zeugungslehre» in A. Lang «Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere». 1912, II. Bd., 1. Lief., pag. 51—106. [Mit ausführlichem Literaturverzeichnis.]

13. *Handwörterbuch der Naturwissenschaften.* Jena (Gustav Fischer). Bd. IV, 1913 (vide Bower, F. O., in Kapitel «Theorien über Generationswechsel», pag. 202—204, und «Biologische Betrachtungen über den Generationswechsel», pag. 211 ff.

14. *Hartmann, M.* Die Fortpflanzungsweise der Organismen. Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoën, Volvocineen und Dicyemiden. Biologisches Centralblatt (Leipzig), Bd. 24, Nr. 1, 1914, pag. 18—61.

14a. — Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. In

Verhandl. der Deutsch. Zoolog. Gesellschaft. Berlin 1914. pag. 15—51. [Hinten verdienstliches Literatur-Verzeichnis über diese Frage (74 Titel).]

15. *Hertwig, O.* Allgemeine Biologie. 3. Aufl. Jena 1909.

16. *Hertwig, R.* Mit welchem Rechte unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Vortrag am 7. Nov. 1899 in München. Gesellschaft für Morphologie und Physiologie. Sitzungsberichte (Sitzungsprotokolle pro 1899, XV. Bd., 1899 [1901], pag. 142—154.)

17. *Hofmeister, W.* Vergleichende Untersuchungen über die Keimung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und die Samenbildung der Coniferen. Leipzig 1851. 187 pag.

18. *Janet, Ch.* Le sporophyte et le gamétophyte du végétal. Le soma et le germen de l'insecte. Limoges (1912). [Vom vergleichend biologischen Standpunkte eine der wichtigsten neueren Publikationen.]

19. *Klebs, G.* Generationswechsel bei Thallophyten. Biolog. Centralblatt 19 (1899), pag. 209—226.

19a. — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen. Jena 1896.

19b. — do. einiger Pilze. 1899.

20. *Körnicke.* Studien an Embryosackmutterzellen. Sitzungsberichte der Niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde. Bonn 1901. (Entwicklungsvorgänge und deren Homologien mit der Pollenzellenentwicklung.)

21. *Kuckuck, M.* Es gibt keine Parthenogenese. Allg. verständl. wissenschaftl. Beweisführung. Herausgegeben von F. Dickel. 1907.

22. *Lotsy, J.* Die X-Generation und die 2 X-Generation. Biolog. Centralblatt. Bd. 25. 1905.

22a. — Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. I. Algen und Pilze. Jena 1907.

22b. — Vorlesungen über Descendenztheorien. Jena. Bd. I, 1906, Bd. II, 1908 (pag. 87—96).

23. *Lyon, H. L.* Alternation of generations in Animals. 1905. Science 21, pag. 666—667.

24. *Meves, F.* Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica), nebst Bemerkungen über Chromatin-Reduktion. Archiv f. mikrosk. Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 70. 1907.

25. *Nussbaum, M.* Ueber die Homologie der Zeugungsstoffe. Sitzungsberichte der Niederrhein. Gesellschaft in Bonn. Sitzung v. 17. März 1879.

25a. — Zur Differenzierung des Geschlechtes im Tierreich. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XVIII, p. 1. 1880.

26. *Nussbaum, Karsten* und *Weber.* Lehrbuch der Biologie für Hochschulen. Leipzig 1911.

27. *Oltmanns, F.* Morphologie und Biologie der Algen. I. und II. Teil. Jena 1904, 1905.

28. *Petrunkewitsch, A.* Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zoolog. Jahrbuch, Abteil. Anat. u. Ontog. Bd. 14. 1901.

29. *Porsch, Otto.* Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Vortrag 79. Vers. deutscher Naturf. und Aerzte. Dresden 1907. 14 Abbild.

29a. — id. in Verhandl. Zoolog.-Bot. Gesellsch. Wien, 57, pag. 120—134.

30. *Pringsheim, N.* Ueber die Paarung von Schwärmsporen. 1869. Ges. Abhandl. I (1895).

30a. — Ueber Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten. Jahrb. wissensch. Bot. 11, pag. 1—46. 1878.

31. *Sachs, J.* Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig (Engelmann), 1874.

32. *Schaudinn, Fr.* Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zoolog. Jahrb., Abteil. Anat. Bd. 13. 1900.

32a. — und *Siedlecki* (1897). Beiträge zur Kenntnis der Coccidien. Verhandl. der Deutschen Zoolog. Ges. 1897.

33. *Strasburger, G.* Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histologische Beiträge. VII. Jena 1909.

33a. — Cytologische Studien. Jahrb. f. wissensch. Botanik. T. XVIII, 1897.

33b. — Ueber periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgange der Organismen. Biolog. Centralbl., Bd. 14. 1894.

33c. — do. 1894. pag. 817—838 und 849—866.

33d. — Ueber Befruchtung und Zellteilung. Leipzig 1877.

34. *Treub, M.* Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. T. 3 (1883), pag. 120—128.

35. *Waldeyer, W.* Die Geschlechtszellen. In O. Hertwig «Hand buch d. Entwicklungsgeschichte d. Wirbeltiere». Bd. I. Jena 1901. pag. 86—476. [Wichtigste neuere Abhandlung über diesen Gegenstand. Mit sehr umfangreichem Literaturverzeichnis. 727 Titel.]

36. *Weismann.* Vorträge über Descendenztheorie. Jena 1902.

37. *von Wettstein, R.* Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig und Wien. 2. Aufl. 1910.

38. *Winkler, Hans.* Ueber Merogonie nnd Befruchtung. Jahrbuch für wissenschaftl. Botanik. Bd. 36. 1901. pag. 753—775.

38a. — Ueber Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. In «Progressus rei botanicæ,» von J. P. Lotsy. Jena 1908. pag. 293—454. Namentlich Cap. VII: Beziehungen zwischen Apomixis und Generationswechsel. pag. 408—418. [Sehr umfangreiches botanisches Literatur-Verzeichnis (239 Titel).]