Die Begründung der Sexualtheorie und des Generationswechsels kryptogamischer Gewächse.

Ein Beitrag zur Geschichte der Botanik, von den Anfängen der Kryptogamenkunde bis zum Jahre 1851.

Tournefort, Institutiones rei herbarii.
Michelius, Nova genera plantarum. Florent. 1729. Ed. Tazzelius in appendice ad Michelii catalog. plant. hort. caes. Florent. 1748.
Lancisius, Dissert. epistol. de ortu, vegetatione et textura fungorum. Rom. 1714.
Linné, Genera plantarum. 1764.
— System. nat. Holm. 1767.
Dillen, Historia muscorum Oxon. 1741.
Staehelin, Hist. de l'acad. de Paris 1730.
B. v. Jussieu, Hist. de l'acad. royale d. sciences. 1739. 1740.
Du Hamel, Physique des arbres. Paris 1758.
Ellis, Phil. Transact. vol. 57, pag. 426. 1767.
Haller, Historia stirpium. Bern. 1768.
Schreber, De Phasco observationes. Lips. 1770.
— Genera plantaum. 1791.
Hill, History of plants. 1751.
— Veget. System.
Schmiedel, Dissertatio de Blasia. Erl. 1758. — De Buxbaumia. Erl. 1783. — Dissert. de Buxbaumia. Erl. 1758.
— Jcones et analyses plantarum. Erlang. 1762. 1793.
Miller, An illustration of the sexual syst. of Linné. Lond. 1774.
Hedwig, Theoria generat. et fructif. plant. crypt. Petrop. 1784.
Gleichen, Das Neueste aus dem Reiche der Pflanzen. Nürnberg 1764.
J. P. Wolff, De filicum seminibus. Jenae 1770.
Baldinger, De filicum seminibus. Jenae 1770.
Necker, Eclairissements sur la propag. des Filicées en general. 1775.
Koelreuter, Das entdeckte Geheimnis der Krypt. 1777.
Sprengel, Einleit. in das Stud. krypt. Gewächse.
Lindsay, Transactions of the Linnean Society vol. 2.
Ehrhart, Beiträge zur Naturkunde.
Willdenow, Species plantarum 1810. — Magazin naturforsch. Freunde. 2 Bd.
Treviranus, Vermischte Schriften. 4 Bd.
Lightfoot, Conferva polymorpha.
Roth, Bemerkungen über das Studium krypt. Wassergewächse. Hannover 1797.
Turner, Synopsis Fucorum. Londini 1802.
Vaucher, Monographie des Conferves d'eau douce. 1802.
— Mémoire sur les charagnes.
Lamouroux, Essai. Erwiderung auf Mertens' Ansichten über das Geschlecht der Algen. 1813.
— Dict. class. Floridées. 1824.
— Histoire des Zoophytes. Caën 1815.
Gallion, Resumé Méthodique. 1828.
Nees v. Esenbeck, Handbuch der Botanik. — De muscorum propagatione. Erl. 1818. — Die Algen des süßen Wassers nach ihren Entwickelungsstufen dargestellt. 1814. — Naturgeschichte der deutschen Lebermoose. 1833—38.
Kaulfuss, Flora 1822. I. 97.
— Das Wesen der Farnkräuter. 1827.
Bischoff, Ueber die Entw. der Equiseten. N. act. acad. L. C. N. C. XIV. 1828.
— Die krypt. Gewächse. Nürnberg 1828.
Unger, Neuere Beobachtungen über die Moosantheren und ihre Samenthierchen. N. act. acad. XVIII.
— Die Pflanze im Moment der Thierwerdung. 1843.
Valentine, Observat. on the development of the Theca and on the sexe of mosses. Lin. Soc. of Lond. 1841.
Decaisne, Classification des Algues. Paris 1842.
Agardh, Algae mediterraneae. Paris 1842.
— Observations sur la germination des Prêles. Mém. du Musée d'hist. nat. IX. Paris 1822.

Mohl, Morphologische Betrachtungen über die Sporangien. — Die vegetabilische Zelle.
Meyen, Ueber die Gattung Chara. Linnaea. 1828.
— Pflanzen-Physiologie III.
Ehrenberg, Über die Entwickelung und Lebensdauer der Infusionstierchen. Abhandl. d. Academie der Wissenschaften zu Berlin. 1831. 1.
Fritzsche, Über den Pollen.
Thuret, Recherches sur les zoospores des algues. Paris 1830.
— Recherches sur la fécondation des Fucacées.
— Sur les anthères des Chara et les animalcules qu'elle renferme. Ann. d. sc. nat. V 14.
Decaisne et Thuret, Recherches sur les Anthéridies et les zoospores de quelques Fucus.
Derbès et Solier, Phys. des Algues.
Agardh, Species et genera et ordines Algarum. Nachtrag von J. G. Agardh. Lund 1880.
Lyngbye, Hydrogr. Danica.
Klützing, Die Umwandlung niederer Algenformen in höhere. Haarlem 1841.
— Über die Verwandlung der Infusorien in niedere Algenformen. Nordhausen 1844.
— Phycologia generalis. Nordhausen 1843.
Nägeli, Einzellige Algen. Zürich 1849.
— Die neueren Algensysteme.
— Zeitschrift für wiss. Bot. 1844. 118. (Pteris.).
Münter, Zur Entwicklg. des Farnkrautes. Bot. Zeitung 1848. 3.
— Sur la propagation et le changement de génération parmi les plantes acotylées D. C., comme nouvelle base pour la classification des plantes. Compte rendu des séances d'l'academie des sciences Paris. 1851. † 33. pag. 701.
— Beitrag zur ferneren Begründung der Lehre vom Generationswechsel für die Gruppe der Pilze. Bull. du Congrès International de Botanique et d'Horticulture, convoqué à Amsterdam au mois d'Avril. 1865.
Lesczyc-Suminsky, Zur Entw. des Farnkrautes. Berlin 1848.
Koerber, Grundriß der Kryptogamenkunde. Breslau 1849.
Schleiden, Grundzüge des wiss. Bot. 3. Aufl. II. 90—97.
Wigand, Bot. Zeitung. 1849. 2—7. (Filices).
Mercklein, Beobacht. an dem Prothallium der Farnkräuter. Petersburg 1850.
Thuret, Über Equisetum. Ann. d. sc. nat. III 1. 1849.
Milde, Zur Entwg. d. Equiseten u. Rhizokarpeen. N. act. acad. L. C. N. C. XXIII. 11. pag. 630.
M. G. Thuret, Note sur les authéridies des Fougères. Ann. d. sc. nat. III. 11.
Merklin, Zu den Untersuchungen über die Entwg. der Farnkräuter. Linnaea 1850. XXIII.
Henfrey, On the developement of Ferns from their Spores. Transactions of the Lin. Soc. Lond. 1849.
Schacht, Beitrag zur Entwg. d. Farnkr. Linnaea 1849. XXII.
Mettenius, Beiträge zur Botanik. Heidelberg 1850. I.
— De Salvinia. Heidelberg 1845.
— Beitr. z. Kenntnis d. Rhizokarpeen. Frankfurt a. M. 1846.
— Über Azolla. Linnaea 1847.
Milde, Beiträge zur Keimung von Salvinia und Pilularia. N. act. acad. XXIII.
Nägeli, Über die Fortpfl. d. Rhizokarpeen. Zeitschrift für wiss. Bot. 1847.
Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen. Leipzig 1851.
Sachs, Geschichte der Botanik. München 1875.

Die Entdeckung des Generationswechsels bezeichnet entschieden eine der wichtigsten Thatsachen in der Geschichte der Botanik. Nirgends wird vielleicht ein Gesetz so allgemeine Anwendbarkeit und Giltigkeit in den verschiedenen Abteilungen des Pflanzenreiches erlangen, wie das der notwendigen Folge differenter Generationen und kein anderes dürfte so vorzüglich unsere biologischen Kenntnisse erweitern. Wo überhaupt auf den niedrigsten Stufen der Pflanzenwelt die individuelle Organisation die Bildung zweier geschlechtlich verschiedener Elemente erstrebt und dadurch einen bestimmten Abschluß in der Bildungsgeschichte der Species darbietet, finden wir auch schon die ersten Wahrzeichen jenes Entwickelungsgesetzes angedeutet. Aber unsere Kenntnis von den niederen Algen und Pilzen, von dem Verlaufe bestimmter, abgegrenzter Entwickelungs-Perioden reicht nicht aus, um schon jetzt mit Sicherheit die Lehre vom Generationswechsel überall durchführen zu können und, was noch wichtiger ist, die Grundform und allmähliche Ausbildung jenes Gesetzes zu erkennen, welches in den höheren Kryptogamen seine vollendetste Entfaltung gewinnt. Alle Bemühungen, welche die Erweiterung unseres Wissens auf diesem Gebiete zum Zwecke hatten, können kaum mehr als ein Versuch gelten, der spekulativ die bestehenden Schwierigkeiten überwinden soll.

Es dürfte immerhin richtiger sein, für die Erlangung sachlicher Kenntnisse innerhalb der Thallophyten, so viel wie möglich von dem erkannten Entwickelungsgesetz, welches die Moose und Gefäßkryptogamen beherrscht, abzusehen, und in dem Studium der gesetzlichen Änderungen, welche sowohl in dem Leben der einzelnen Zelle, die hier einen viel selbständigeren Charakter hat, wie in dem des gesamten Thallus mit Notwendigkeit wiederkehren müssen, Erfahrungen zu sammeln und die gewonnenen Erkenntnisse Schritt für Schritt in die höher organisierten Formen zu verfolgen, als daß man die den höheren Kryptogamen entlehnten Gesetze schematisch auf die niederen Pflanzentypen zu übertragen sucht und nach Aufdeckung von Analogien strebt, die nur zu leicht der Subjektivität des Forschers entspringen und die beobachteten Vorgänge einer vorherrschenden Idee anpassen, anstatt Wiedergabe sachlicher Vorgänge zu sein.

Schon ein Überblick über die Fülle der bestehenden Algen-Species und die Würdigung der Entwickelungsgeschichte weniger untersuchten Algen-Familien läßt uns mit Bestimmtheit behaupten, daß für die Begründung eines natürlichen Systemes als erste und dringendste Forderung die Kenntnis der biologischen Vorgänge notwendig ist und daß namentlich die vergleichende Anwendung der einzelnen, erkannten Entwickelungsgesetze, sowohl in ihrem ganzen Verlaufe, wie in den Bestimmungen abgegrenzter Perioden den lohnendsten Erfolg verspricht.

Die allgemein verbreiteten Chaetophoreen zeigen in dem Verlaufe ihrer Entwickelung neben Zuständen, welche an die Gattung Palmella erinnern, Formen, die dem Typus von Bangia und Stigonema entsprechen, während gleicher Zeit die borstentragenden Endfäden durch Umbildung der einzelnen Zellen zu perlschnurartigen Gliedern übergehen können, deren eine, ampullenartig vorgezogene Endzelle noch lebhaft an den früheren Sitz der Borste erinnert. Derartige Fäden zeigen die Formcharaktere der Gattung Lyngbya. Außerdem können dabei nicht selten Fäden von Ulothrix beobachtet werden, die in Gestalt kürzerer, meist unverzweigter Fäden in Watten vereinigt liegen. Das von der Systematik benutzte Auftreten kleiner oder größerer Gallertmassen bezeichnet nur einen gewissen Entwickelungszustand und sie tritt wahrscheinlich bei allen Species ein. In den ersten Frühlingsmonaten scheint überall Paarung von Schwärmzellen vorzuherrschen, während späterhin besondere, schon von Kützing beobachtete Sporenzustände auftreten, deren fernere Entwickelungsgeschichte noch nicht überall erschlossen ist. Man darf annehmen, daß dieselben mit irgend einer Art geschlechtlicher Zeugung im Zusammenhange stehen. Die Auffindung und Wertschätzung der geschlechtlichen Zeugung wird aber ein Moment abgeben, welches von einschlägiger Bedeutung für die Stellung dieser und der verwandten Familien, wie für

die Beurtheilung des vorliegenden Entwickelungsganges wird. Die Widersprüche, welche über die Form und Wirkung der geschlechtlichen Fortpflanzung gewisser Algen-Familien bestehen und die auch bei den Chaetophoreen aufzutreten scheinen, müssen uns zur Vorsicht mahnen, denn es läßt sich mit unseren modernen Anschauungen und mit den klassifizierenden Merkmalen, welche die systematische Einteilung der Algen bedingen, kaum vereinbaren, daß bei ein und derselben Gruppe neben Paarung von Schwärmsporen eine Zeugung vermittelst Oosphaeren und männlicher Schwärmzellen stattfinden kann[1]).

Die Schwankungen in der Deutung der Geschlechtsvorgänge bedingen notwendig eine Unsicherheit in den Anschauungen über allgemeine Entwickelungsgesetze. Doch belebt die Anerkennung einer bestehenden Gesetzmäßigkeit in der Entwickelung die Annahme einer endgiltigen Lösung aller schwebenden Fragen und die Zuversicht, die Lebenserscheinungen der gesamten Pflanzenwelt soweit sie die Entwickelungsgeschichte betreffen, einstmals nach geordneten, mechanisch und notwendig eingreifenden Gesetzen einheitlich darstellen zu können. Unsere heutigen Kenntnisse reichen aus, um die Annahme eines einzigen, allgemein giltigen Gesetzes rechtfertigen zu dürfen.

Die geschichtliche Darstellung und Kritik wissenschaftlicher Ideen nach ihrem vergänglichen und bleibenden Wert hat dasselbe Recht auf Bedeutung, wie die Beschreibung morpholischer Charaktere oder einzelner Vorgänge in den Lebenserscheinungen der Organismen und dasselbe Recht auf Anerkennung, wie die Schöpfung naturphilosophischer Anschauungen. Die Geschichte der Wissenschaften bietet jeder einzelnen Disziplin das für das umfassende Verständnis unumgänglich notwendige Material und sie schützt gleicher Zeit vor dem Auftreten irriger Vermutungen und falscher Lehren. Sie zeigt uns den Fortschritt in den Wissenschaften und würdigt die Motive, welche denselben herbeiführten. Nur die Geschichte kann eine hervorragende That voll und ganz als solche darstellen: es ist der Gegensatz, der in der Bekämpfung und Vernichtung vergangener Irrlehren und in der Erfüllung von Hoffnungen, die die Zukunft verwirklichte, seine Ausgleichung findet. Auch der Wert der Lehre vom Generationswechsel kann nur erschlossen werden aus den Anschauungen, welche seiner Entdeckung vorangingen und denjenigen, welche sich als unmittelbarer Ausfluß seiner Wirkungskraft erwiesen.

Nach unseren begrifflichen Darstellungen vom Wesen des Generationswechsels ist als erstes Erfordernis das Vorhandensein einer sexuellen Fortpflanzung nachzuweisen. Die geschlechtliche Zeugung nimmt ja überhaupt für die Beurteilung des Pflanzenlebens und der Pflanzenformen eine beherrscheude Stellung ein. Zeigt doch schon die allgemeine Geschichte der Botanik, welche Wichtigkeit diesem physiologischen Akte beizulegen sei. Zwei Jahrhunderte lang hat der wissenschafliche Streit für und wider die Sexualtheorie mit wechselndem Erfolge gewährt, bis die preisgekrönte Schrift von Gaertner denselben zu Gunsten der Sexualtheorie und ihrer Anhänger beilegte. Das Beweismaterial für die widerstreitenden Ansichten war ausschließlich den Phanerogamen entnommen — die Kryptogamen waren weniger beachtet worden, obgleich sie später für das Bestehen einer allgemein verbreiteten sexuellen Differenz so wirksame Begründung liefern sollten.

Die verschiedenen, sich oft widersprechenden Anschauungen, welche im Verlaufe der Geschichte der Kryptogamenkunde über die Lebenserscheinungen dieser Gewächse und über ihren Wert und ihre Stellung in dem Systeme des Ganzen aufgetreten sind, erscheinen überall abhängig von den Ansichten, welche über den Sexualcharakter dieser Gewächse galten. Deshalb muß die Geschichte der Sexuatheorie uns einen vorzüglichen Maßstab für die geschichtliche Entwickelung der biologischen Gesetze abgeben und sie ist am besten geeignet den Wert der wahren Geschlechtsverhältnisse und die davon abhängige Lehre vom Generationswechsel zur Darstellung zu bringen. Wir teilen die Geschichte der Sexualtheorie kryptogamischer Gewächse in drei Perioden: Die erste umschließt die ursprünglichen Anfänge unserer entwickelungsgeschichtlichen Kenntnisse bis auf Hedwig; die zweite reicht von hier bis auf das Jahr 1847 und die dritte hiermit anhebend, geht herab bis auf unsere Zeit.

Ein Irrtum durchläuft fast den ganzen Zeitraum, welcher von dem ersten Auftreten spekulativer Anschauungen bis zur Begründung des Generationswechsels in nur geringen Schwankungen auftritt,

---

[1]) Ausgeprägt ist dieser Widerspruch in den Beobachtungen von Dodel, Die Kraushaar-Alge, Ulothrix zonata, und von Cienkowski, Zur Morphologie der Ulothricheen. (Mélanges biologiques du Bull. de l'acad. imp. d. scienc. de St. Petersbourg $\frac{\text{20 Mars}}{\text{1 April}}$ 1876).

nämlich der: Die Spore der kryptogamischen Gewächse ist gleichwertig dem Samen phanerogamer Pflanzen. Man darf vielleicht der aristotelischen Lehre: der Same ist das Wesen aller Dinge, den Ursprung dieses Irrtums zuschreiben. Mit dem Falle der Scholastik und dem Aufblühen der exakten Wissenschaften waren die letzteren zunächst noch auf die Überlieferungen des Altertums und auf die im unbedingten Dienste der Kirche entstandenen Anschauungen angewiesen. Dem Aristoteles, Theophrast und Plinius entlehnten die Autoren der ältesten Kräuterbücher die Idee einer geschlechtlichen Verschiedenheit und den Begriff des Samens, daß derselbe aus der Wechselwirkung getrennter, selbständiger Geschlechtsorgane entstände. Von den Blütenpflanzen breitete sich diese Ansicht auf die Kryptogamen aus. Habituelle Unterschiede mußten der ersten Spekulation dienen. In der Nomenclatur jener Kräuterbücher finden sich die noch jetzt bestehenden Bezeichnungen Filix mas und Filix femina, die mit aller Bestimmtheit auf die Annahme geschlechtlicher Differenzen bei den Farnkräutern zurückzuführen sind. Überhaupt nehmen die **Filicineen** in der Geschichte der Kryptogamenkunde eine bevorzugte Stelle ein; die Speculationen und Erfahrungen, welche sich an diese knüpften, beherrschen im großen und ganzen die Meinungen über die anderen kryptogamischen Gewächse. Am allermeisten aber gilt dies von der Sexualtheorie. Man könnte fast in einer geschichtlichen Darstellung über die wissenschaftlichen Fortschritte in den biologischen Kenntnissen der Farne die Geschichte der Sexualtheorie kryptogamischer Gewächse wiedergeben, wenn nicht den übrigen Klassen einzelne, interessante Momente entlehnt werden müßten.

Die Geschichte der Sexualtheorie kryptogamischer Gewächse steht unter demselben Wechsel von Annahmen und widerlegenden Erkenntnissen, wie dies von den Phanerogamen gilt. Wie wir schon bemerkten, waren es auch hier zunächst habituelle Unterschiede (Filix mas; Filix femina), welche dem Gedanken einer geschlechtlichen Differenz Ausdruck verliehen. Indes blieb es nur bei einer Annahme und die Kritik ihrer Zuständigkeit konnte nicht einmal geübt werden, da es an wirksamen Mitteln und an einer wissenschaftlichen Methode gebrach. Was wir überhaupt von den Ansichten über die geschlechtliche Fortpflanzung, über Sitz und Gestalt der betreffenden Organe wissen, bezieht sich vorzugsweise auf die Farne und deren Verwandte, und so mag es gerechtfertigt erscheinen, wenn wir dieselben einer besonderen Beachtung würdigen. Brunfels, Mathiolus, Thalius, Prosper Aepinus, Bauhin, Rheede, Rumph, Sloane, Plumier, Willdenow, Morison, Ray und einige andere haben sie zuerst behandelt. Neben der Erweiterung systematischer Kenntnisse suchte man die Entwickelungsgeschichte in ihren allerdürftigsten Zügen aufzudecken: Tragus deutet die Sporangien als Samen und vergleicht sie mit Mohnsamen; Mathiolus verwirft diese Auslegung, nimmt aber das Vorhandensein von Samen auf der Rückseite an, dessen Keimung sich indes wegen der Kleinheit unserer Beobachtung entziehe. Cordus und Porta halten ebenfalls den Staub auf der Rückseite der Wedel für Samen und Caesius will ihn zuerst mit dem Mikroscope deutlich erkannt haben. Grew und Malpighi machen morphologische Studien an den Fruchthäufchen von Scolopendrium und Polypodium, während Cole mikroscopische Untersuchungen über den Bau der „Samen" anstellt. Morison ist dann der erste, der durch Beobachtung des Keimungsprozesses die falsche Annahme erhärtet, daß die Sporen echte Samen sein und dadurch zur inneren Begründung jenes Irrtums verhilft, welcher fast ausschließlich bis zur Entdeckung der wahren Geschlechtsorgane in Geltung war.

Das Verdienst des Camerarius um die Sexualtheorie phanerogamer Gewächse und der Wert, den Linné in seinem Systeme den Geschlechtsorganen beilegte, machte die Kryptogamenforscher fester und zuversichtlicher in der Annahme, daß jener „Same" aus der Wechselwirkung zweier getrennter und verschiedener Geschlechtsapparate hervorgehe und dieselbe irrige Annahme ließ mehr denn ein Jahrhundert lang nach Sexualorganen an einer Stelle suchen, wo sie nicht bestanden. Michelius, Staehelius und Hill[1]) stehen unter dem Einflusse dieser Zeitströmung. Die Sporen sind „Samen"; ihre jugendliche Anlage muß den weiblichen Geschlechtsapparat darstellen. In dem Suchen und Deuten der männlichen Organe trat schon frühzeitig Zwiespalt ein: Michelius verlegt sie zurück in die Zeit der Wedel-Entrollung, wo die jungen Fruchthäufchen von dem Inhalte zierlicher Drüsenhaare befruchtet werden sollten. Hedwig[2]) hat sich späterhin dieser Auslegung angeschlossen. Nach Staehelin, Schmiedel[3])

[1]) Michelius, Ed. Tozzelius, in appendice ad Michelii catalog. plant. hort. caes. Flor. 1748. — Staehelius, Hist. de l'acad. de Paris. 1730. — Hill, Systema vegetabilium.

[2]) Hedwig, Theorie generat. et fruct. plant. crypt.

[3]) Schmiedel, De Buxbaumia. Erlang. 1783.

und Hill soll der Kapselring die befruchtende Wirkung ausüben. In Bezug auf die Annahme weiblicher Organe sind sich alle Forscher dieser Periode einig: es sind die in den Fruchthäufchen vorkommenden Sporangien, welche bald von Drüsenhaaren, bald vom Kapselring, bald von den Spaltöffnungen (Gleichen)[1]), bald von dem Indusium (Koelreuter)[2]), oder auch von Saftfäden (Sprengel)[3]) und verdickten Gefäßbündeln (Bernhardi)[4]) befruchtet werden.

Diesen allgemein herrschenden Ansichten widersprach die von J. P. Wolff in seiner Abhandlung: De filicum seminibus. Jenae 1770 niedergelegte Beobachtung, nach welcher größere glattwandige Körper (fehlgeschlagene Sporangien?) in den Fruchthäufchen von Struthiopteris neben den feinkörnigen Sporen vorkommen sollten und welche von ihm als Samen in Anspruch genommen wurden, hervorgegangen aus der Wechselwirkung der Anlage dieser Körper und den Sporen als befruchtenden Organen. Linné hat die Entdeckung von Wolff mit Eifer aufgenommen und sie als eine der bedeutendsten Errungenschaften gepriesen, wie aus einem Briefe an Baldinger (17. XII. 1771. Jenenser Gelehrte Zeitschrift) hervorgeht. Seine Ansicht ist in folgendem Satze: Fructus filicum debet constare solo corculo absque seminibus. Wolffs Hypothese und deren lebhafte Befürwortung durch Linné ist mit einiger Wahrscheinlichkeit auf die über das Geschlechtsleben der Rhizocarpeen und Isoeteen herrschenden Ansichten zurückzuführen: Michelius, Linné, B. v. Jussieu, Necker, Sprengel und Hedwig legten der Hauptsache nach die Makrosporangien als weibliche, die Mikrosporangien als männliche Geschlechtsorgane aus.

Doch wie gestalteten sich die Ansichten und die Fortschritte in den Kenntnissen der Morphologie und Physiologie anderer kryptogamischer Gewächse? Die **Lycopodiaceen** waren seit ihrer Behandlung durch Dillen in der Historia Muscorum allgemein den Moosen zugeordnet worden, obgleich hinsichtlich der ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane zwischen beiden Klassen auffallende Unterschiede hervortreten. Unter Dillen's „corpuscula cristata rigida" sind ohne Zweifel Lycopodiensporen gemeint, die auch hier die Funktion von Samen übernehmen sollten. Nach anderen Geschichtsquellen soll Dillen als solchen das ganze Sporangium in Anspruch genommen haben. In beiden Auslegungen wurden die Brakteen als männliche Geschlechtsorgane hingestellt, wie aus den Worten, welche der Historia Muscorum entnommen sind: „Suspicor autem, bracteas illas folia seminalia esse, et novarum plantarum productioni inservire" hervorgeht. Hedwig verändert die Sexualtheorie Dillens insofern, als er von der Beobachtung zweier verschiedener Fortpflanzungsorgane ausgeht: die keimfähigen Sporen sind ihm Samen, hervorgegangen aus dem Inhalt der nierenförmigen Sporangien, welcher von kleinen, quadratisch-länglichen Körperchen befruchtet würde, die ihrerseits ihren Ursprung an dem Endsprosse des Fruchtstandes nehmen (vielleicht sind hierunter gonidienartige Sprossungen zu verstehen, wie sie an den Achsen- und Laubspitzen vieler Lebermoose vorkommen.) Später gemachte Beobachtungen an Lycopodium selaginoïdes und an der früheren Gattung Bernhardia ergaben das Auftreten zweier verschiedener Sporenformen, welche Entdeckung alsbald für die Sexualtheorie ausgebeutet wurde. Nach Martius, Müller und anderen wurden die nierenförmigen Sporangien als Antheridien gedeutet, während Link dieselben Organe als Pollensäcke, und die darin enthaltenen Sporen als Pollen bezeichnet. Die zweite Sporenform, übrigens nur eine morphologische Abart jener größeren, grannulierten Lycopodiensporen, stellte die weiblichen Eizellen dar und in dieser Eigenschaft führen sie die Bezeichnungen: Coptosidia, *Martius* und Oophoridia, *Müller*. Man hätte vermuten sollen, daß diese Naturforscher, indem sie der doppelten Gestaltung der Sporen eine auffallende biologische Bedeutung beilegten, sich der älteren Theorie von Hedwig, jenem Meister in der Kryptogamenforschung, anschließen würden. Allein der diametrale Gegensatz, der in der bezüglichen Lehre zum Austrag gelangt, ist für diese neuere Richtung auf den Einfluß Linnés zurückzuführen. Linné und Berg in seiner Dissertation „De seminibus Muscorum" hielten die Lycopodiaceen für monoezische Blütenpflanzen: als männliche Organe, also als Staubgefäße, wurden die nierenförmigen Sporangien, als „Samen" die Brakteen angesehen. Alle diese spekulativen Versuche wurden späterhin durch die von Fox, Lindsay, Willdenow und Göppert gemachten Erfahrungen widerlegt, nach denen sich die grannulierten Lycopodiensporen, die

[1]) Gleichen, Das Neueste aus dem Reiche der Pflanzen. Nürnberg 1764.
[2]) Sprengel, Einl. in das Stud. der Krypt. Gewächse. 1804.
[3]) Koelreuter, Das entdeckte Geheimnis der Kryptogamie. 1777.
[4]) Bernhardi, Über Asplenium und einige ihm verwandte Gattungen der Farnkräuter. Erfurt 1802.

Staubgefäße nach Berg und Linné, keimfähig erwiesen. Link ließ sich infolge dieser Entdeckung und durch die fortschreitenden Kenntnisse der übrigen Kryptogamenklassen zu der Erklärung verleiten, daß die Lycopodiaceen Heterosporeen seien, die aus einer früheren geologischen Periode nur die Mikrosporen hinüber genommen hätten.

Die Untersuchungen über die Lebensgeschichte der **Schachtelhalme** beginnen mit Caesalpin und Tournefort. Die Ähnlichkeit, welche der Sporangienstand der Equiseten mit einigen Spadicifloren darbietet und die Morphologie der Sporangien, welche an die Form von Staubgefäßen erinnert, ließen frühzeitig in diesen Gewächsen einen Zusammenhang mit den Blütenpflanzen vermuten. Tournefort bemerkt in seinen Institutiones rei herbarii pag. 533 über Equisetum: Das endständige Zäpfchen ist eine männliche Blüte, die allerdings des Blumenblattes entbehrt, aus der allein aber kein keimfähiger Same hervorgehen könne, da sie nur aus pilzförmigen Antheren besteht, welche einem gemeinsamen Blütenboden eingefügt sind. Die Sporen sind danach Pollenkörner; sie befruchten kleine dunkle Körper, welche an den sterilen Achsen vorkommen sollen. Diese letzte Ansicht ist den Angaben von Caesalpin entlehnt. Adanson (Familles des plantes) hält die Deutung der weiblichen Geschlechtsorgane nach Tournefort bei, der Pollen wirkt indeß auf die Blattscheiden junger Sprosse. Linné, Haller und Oeder hegen Zweifel in betreff der weiblichen Geschlechtsorgane — Linné, dessen Hauptbestreben darauf gerichtet war, die Sexualität der Kryptogamen nachzuweisen, um dieselben alsbald den Klassen der sichtbar blühenden Gewächse einzureichen, redet nur von männlichen Organen und in demselben Sinne wie Tournefort und Adanson.

Um die Mitte des achtzehnten Jahrhunderts trat für die Equiseten ein gewichtiger Umschwung ein. Die Entdeckung, daß der vermeintliche Pollen keimfähig sei, führte zu denselben Anschauungen, welche im allgemeinen über das Wesen der Sporen galten. Die Spore, nun als echter Same gedeutet, ging aus dem geschlechtlichen Zusammenwirken der Sporen-Anlage als weiblichen Organ und dem sechsseitigen Sporangienschild hervor. So nach Koelreuter. Andererseits schrieben Du Hamel, Hedwig und später Vaucher die befruchtende Kraft den Elateren zu, an denen die wirksame Substanz in Gestalt kleiner Körnchen hervortrete.

Die Kryptogamenforschung hatte sich in dem eben behandelten Zeitraum neben der Erweiterung systematischer Kenntnisse hauptsächlich auf die Entdeckung der Geschlechtsorgane bei den höher entwickelten Kryptogamen gerichtet. Nebenbei waren, wie wir sogleich sehen werden, die Moose in den Bereich der Untersuchungen gezogen worden. Um indeß ein klares Bild von den Fortschritten, welche die Kryptogamenkunde errungen hatte, geben zu können, scheint es zweckmäßig, demjenigen Forscher eine besondere Betrachtung zu widmen und in Kürze die Resultate seiner Untersuchungen zu geben, der ohne Widerspruch in dem ganzen Verlauf dieser Periode als der erste und fruchtbarste bezeichnet werden darf und welcher in der Geschichte der Sexualtheorie kryptogamischer Gewächse einen Höhenpunkt und zugleich einen Abschluß bezeichnet, dem um die Kryptogamenkunde hochverdienten Botaniker Hedwig.

Die **Pilze, Flechten und Algen** entziehen sich fast ganz dem Rahmen dieser geschichtlichen Betrachtung. Die Lehre von der Urzeugung, welche in diesen Klassen unbeschränkte Anwendung fand, hinderte vielfach das Streben nach Entdeckung sexueller Differenzen. Nur die Characeen mit ihren auffallenden Geschlechtsorganen bilden eine Ausnahme; sie waren von Linné in den systema naturae den Monoecia Monandria eingereiht worden. Hedwig brachte sie unter Beibehaltung der schon von Linné biologisch richtig gedeuteten Geschlechtsorgane wieder zu den Kryptogamen und gab damit dem wichtigen Satze Ausdruck, daß das Vorhandensein geschlechtlicher Differenzen ebenso wohl ein Charakter der kryptogamischen Gewächse wie der Blütenpflanzen sei.

Die **Moose** hatten ihre erste Behandlung durch Michelius gefunden: die Mooskapsel wurde einem Pollinarium gleich geachtet und der darin zur Entwickelung gelangende Blütenstaub sollte die keuligen Antheridien befruchten. Dillen, Haller und Linné traten dieser Lehre bei. Späterhin gab Michelius diesen Standpunkt auf und die größere Mehrzahl der Botaniker schloß sich seinen neuen Ansichten an. Sie gründete sich auf die jener Zeit charakteristische Bestimmung der Sporen als Samen, welche allgemein anerkannt wurde. Bedeutende Abweichungen traten indes in der Deutung der männlichen Geschlechtsorgane ein: bald galten dafür die Poraphysen (Michelius, Schreber), bald die Peristomzähne (Hill), bald die Calyptra (Koelreuter). Schmiedel glaubte dann in einer besonderen Kapselschicht den Sitz des männlichen Geschlechtsapparates gefunden zu haben, während

John Miller der Calyptra und O. F. Müller fehlgeschlagenen Archegonien männliche Geschlechtsfunktion zuschrieben.

Hedwig ward Reformator der Mooskunde. Er brachte Einheit in die Anschauungen über das Geschlechtsleben der Moose und seine Erfahrungen haben noch heute Geltung, wenngleich die morphologische und physiologische Kenntnis der einzelnen Organe sowie des gesamten Mooskörpers seit jener Zeit einen ungeheuren Aufschwung gewinnen mußte. Hedwig erklärt die Antheridien für männliche Organe, während den flaschenförmigen Archegonien, seinen Ovarien, die passive, weibliche Rolle zugeschrieben wurde. Allerdings hatte Dillen schon früher die Antheridien beobachtet und beschrieben, aber ohne sie mit der Samenbildung in Beziehung zu bringen.

In Hedwigs Darstellung von der sexuellen Zeugung der Gefäßkryptogamen gilt für die Isosporeen überall das junge Sporangium als weiblicher Apparat. Bei den Schachtelhalmen funktionierten als männliche Organe die Elateren, bei den Farnen Drüsenhaare und bei den Bärlappgewächsen sind es kleine, quadratische Körperchen, welche am Endsproß des Fruchtstandes erzeugt werden. Über die Heterosporeen ist eigentlich wenig zu sagen. Die Selaginellen waren im System den Lycopodiaceen beigeordnet und standen in betreff der Sexualtheorie unter der gleichen Annahme. Die einfächerigen Früchte der Rhizocarpeen enthielten die Samen (Makro- und Mikrosporangien), die in einem jugendlichen Zustande von dem Inhalte gleichzeitig auftretender Paraphysen befruchtet wurden.

Die falsche Deutung der Sporen, als Produkt einer geschlechtlichen Zeugung und die auffallende Ähnlichkeit im Habitus der Gefäßkryptogamen mit Blütenpflanzen, führten zu einer falschen Wertschätzung der kryptogamischen Gewächse, in denen man nur zu gerne klare Analogien mit den Phanerogamen wiederfinden wollte. Die fortschreitenden Kenntnisse der Moose wurden von diesen Ansichten beeinflußt, aber es hätte höchst wahrscheinlich aus dem Studium dieser Pflanzen schon frühzeitig der Umschwung zu unseren jetzigen Anschauungen erfolgen müssen, wenn nicht die mikroskopischen Hilfsmittel zu dürftig gewesen wären. Hedwig konnte den physiologischen Beweis seiner Sexualtheorie bei den Moosen nicht erbringen, eine bessere Ausrüstung von Seiten der mikroskopischen Technik hätte ihm in den Archegonien die Eizelle als freies, selbstständigers Organ erblicken lassen können. Aus dieser Erkenntnis hätte dann bereits der Ursprung und die Selbstständigkeit der sporogenen Generation hergeleitet werden können. So aber blieb Hedwig von der Macht der Tradition umfangen, die um so wirksamer sein mußte, da nicht einmal Zweifel an der Zuständigkeit ihrer Ideen auftauchten. Die Einheit in den Anschauungen über weibliche Organe und Samen verhinderte dies.

Anders sollte sich die Entwickelung in der folgenden Periode, von Hedwig bis etwa auf die Mitte des neunzehnten unseres Jahrhunderts gestalten. Durch Schmiedel und Sprengel wurden zwar die Ansichten Hedwigs und der älteren Forscher auf diesen Zeitraum übertragen und die bedeutenden Erfolge, welche Bischoff, Nees von Esenbeck und Kaulfuß erzielten, stehen unter dem direkten Einfluß jener älteren Meinungen. Allein die Einigkeit in den Grundanschauungen und das dadurch bedingte Streben nach einem bestimmten Endziel, welches als solches einzig und allein anerkannt wurde, sollte bald verloren gehen. Der Aufschwung, den die Philosophie durch Kant genommen hatte und die vorherrschende, idealistische Richtung, die ihre wesentliche Förderung in Schiller und Fichte und in dem nationalen Werk der Befreiungskriege fand, konnten nicht ohne Einfluß auf die weitere Ausbildung der exakten Wissenschaften bleiben. Die Botanik gewann aus diesen Faktoren die Herrschaft einer idealistischen Schule, sie verdankt ihnen aber hauptsächlich das Zustandekommen einer kurzen Periode, die von der Skepsis beherrscht wurde. Der Andrang jener äußeren Momente und die Erkenntnis, daß die Physiologie in allen entwickelungsgeschichtlichen Gesetzen nur allein den beweisenden Austrag geben könne, waren es, welche Schleiden und seine Schule dem Zweifel zuführten. Neben dieser positiven, anerkennungswerten Bedeutung, welche Schleiden für die Entwickelung der Kryptogamenkunde gewonnen hat, sind aber auch jene Umstände zu erwähnen, die von verderblicher Wirkung waren. Durch die Anerkennung und das Bewußtsein seiner Autorität war Schleiden einer Art von Überhebung anheim gefallen, die ihm seine Ideen nur zu leicht und zu oft als die einzig richtigen betonen ließen. Derselbe Umstand ließ ihn eine Sprache führen, so sicher und durch seine Autorität so überzeugend, daß die meisten Botaniker nicht einmal zu widersprechen wagten und wo Widerspruch

auftrat, ward er nicht einmal beachtet oder Schleiden selbst brandmarkte die Führer der Gegenpartei und bezeichnete ihr Streben als ein unwissenschaftliches und noch schlimmer[1]). Jene Art der Selbstüberhebung führte ihn zu völlig irrigen Ansichten; dem sachlichen Fortschritte der Kryptogamenkunde hat Schleiden direkt nicht genützt, er hat geschadet.

Neben Schleidens Auftreten sind es noch einige andere Motive, welche den inneren Zwiespalt und die Unsicherheit in den Anschauungen herbeiführten. Es war einmal die aus der früheren Periode überkommene Lehre von der Urzeugung, die größtenteils für die Thallophyten in Giltigkeit blieb. Aus diesem Grunde glaubte man vielfach jenen Gewächsen eine höhere Organisation absprechen zu können, obgleich Vaucher durch seine Studien an den Süßwasseralgen, durch die Entdeckung auffallender Sporenformen an denselben und Ehrenberg durch die Beobachtung der Copulation an Syzygites megalocarpus jenen Ansichten entgegentraten. Im weiteren hinderte die durch Hornschuh zu besonderer Blüte gelangte Evolutionstheorie das Aufkommen einer besseren Erkenntnis von den Lebenserscheinungen der niederen Organismen. Auch die Bemühungen Ehrenbergs, allen mikroskropischen Lebewesen eine tierische Natur zuzuschreiben, drängte den wahren Charakter der einzelligen Algen zurück und brachte Verwirrung in die ohnehin schwachen Kenntnisse von der Entwickelungsgeschichte der Algen. Vor allem aber beanspruchte die Systematik ein reges Interesse und nahm einen bedeutenden Kraftaufwand für sich in Anspruch.

Trotz dieser sich oftmals geradezu widerstreitenden Strömungen hat die Botanik in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts bedeutende Fortschritte aufzuweisen. Es war die sichere Überzeugung der hervorragendsten Führer, daß der von ihnen auf den einzelnen Gebieten betretene Weg zu einem sicheren Ziele führen würde und dieselbe Überzeugung ließ sie unbeirrt in den hochgehenden Wogen dieses biologischen Streites dem erkannten Ziele zustreben. Am unsichersten mußte der Austrag des Kampfes auf denjenigen Gebieten erscheinen, welche in dieser Zeit der Wissenschaft erschlossen wurden. So bei den **Thallophyten.**

Zwar hatte schon Lancisius im Jahre 1714 die Annahme der generatio spontanea bei den **Hutpilzen** zu widerlegen versucht, indem er die Sporen als Fortpflanzungsorgane bezeichnete und Michelius hatte sogar in dem allgemeinen Streben nach Entdeckung von Geschlechtsorganen die Sterigmata mit den krönenden Sporen als Staubgefäße ausgelegt, allein diese Ansichten konnten keine rechte Anhängerschaft gewinnen und man hielt fast allgemein an einer Entstehung durch Urzeugung fest. Ebenso wenig Anerkennung hatten Malpighi und Tournefort gefunden, welche in richtiger Anschauung den Pilzkörper der **Agaricinen** als „Frucht" des Thallus erkannten. Auch die Arbeiten von Hedwig, Gleditsch und Batsch konnten der Zeitströmung keinen energischen Halt entgegenstellen, und wie sehr man selbst noch zu Anfang des vorigen Jahrhunderts in dem Wahne der Urzeugung befangen war, zeigt die Auslegung von Nees von Esenbeck, der die Pilze als „Nachbilder der Vegetation" bezeichnet. Mit freudiger Hoffnung mußte man deshalb das Auftreten von Elias Fries begrüßen, der in dem systema mycologicum die generatio spontanea als bei den Pilzen nicht bestehend zurückwies. Bestärkt wurde diese Theorie durch Ungers Beobachtung von dem Eindringen der Hyphen parasitischer Pilze in die Nährpflanze und durch die morphologischen Untersuchungen über den Pilzkörper, welche namentlich durch Dutrochet und Meyen gefördert wurden. Durch mikroskopische Untersuchungen gelangte Dutrochet zu dem Resultate, daß die Hutpilze die „Frucht" eines Byssus seien. (Observ. sur les Champignons. Ann. du Musée. 1834. I. pag. 59—76). Meyen bestätigte dann die Angaben des französischen Forschers. (Pflanzen-Physiologie. III pag. 468).

Die **Flechten** hatten im Laufe des achtzehnten Jahrhunderts hinsichtlich ihrer Geschlechtsorgane die verschiedensten Auslegungen erfahren. Michelius, Dillen und Linné gaben die Soredien für Samen aus; der erstere hielt die Apothecien für die Behälter der weiblichen Organe, während die beiden letzteren in ihnen den Sitz des Befruchtungsstoffes erblickten. Nach Hedwig sind die Soredien und Spermogonien männliche Organe, welche die Apothecien befruchten. Auch Meyers Untersuchungen (Entw. Metamorph. und Fortpflanzung der Flechten) konnten die herrschenden Wirren nicht lösen, sie trugen nur dazu bei, an dem Geschlechtsleben der Lichenen zu zweifeln, deren Biologie dann fast ganz vernachlässigt wurde.

1) Vergl. Schleidens Urteil über Bischoff in der wissenschaftlichen Botanik II. 2. und den Abschnitt über die Kryptogamen in der dritten Auflage. (Farne.)

Die **Algen** verdanken die Begründung ihrer wissenschaftlichen Erforschung Vaucher. Obgleich verhältnismäßig spät, ein volles Jahrhundert nach den Untersuchungen über die Pilze und Flechten, in den Bereich physiologischer Beobachtungen gezogen, durfte doch ihre Geschichte als Erstlingsthat ein Erkenntnis bleibenden Wertes verzeichnen. Vaucher erkennt in dem Hörnchen der ihm zu Ehren benannten Gattung Geschlechtszellen, und Meyen deutet die Copulation der Spirogyren als einen Akt geschlechtlicher Zeugung. Auch für die höheren Formen wurden manche nennenswerte Erfolge erzielt: Weber und Mohr haben die Nebensamen bei Fucus tuberculatus zuerst als männliche Befruchtungsorgane in Anspruch genommen; Kützing, der bedeutendste unter den Phykologen dieser Zeit, will ihnen indes keine geschlechtliche Funktion beimessen (Phycologia generalis, pag. 135), obgleich, wie er selbst zugiebt, die von Greville an Chondria zuerst entdeckten Spermatoiden zu den wahren Früchten in einem diöcischen Verhältnisse stehen und als besondere Nebenorgane doch eine gewisse Beziehung zur Fortpflanzung haben müssen. Kützing war ein Anhänger Schleidens, und als solcher mußte er den Bestrebungen nach Auffindung von Sexualzellen entgegentreten, die indeß von C. Agardh, von Decaisne et Thuret, Recherches sur les anthéridies et les spores de quelques Fucus, und von C. Nägeli in „Die neueren Algensysteme" ihre rege Verteidigung und wirksamen Erfolg fanden. Namentlich ist die Algenkunde jenen französischen Forschern Dank schuldig, da, durch ihre Erfolge ermuntert, nicht nur das Studium der Algen, sondern auch das der übrigen Kryptogamen neu belebt wurde.

Linné und Hedwig hatten bereits eine physiologisch richtige Erklärung von den Sexualorganen der **Characeen** gegeben. Wiederholte Beobachtungen von Vaucher und Kaulfuß über die Keimung und Entwickelung der Samen machte jene Theorie haltbar. Trotzdem machte sich unter dem Einflusse der allgemeinen Unsicherheit in den Kenntnissen kryptogamischer Gewächse bald eine andere Richtung bemerkbar, welche die globuli als Knospen, als ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane bezeichnete. Die Anhängerschaft, welche diese Ansicht vertrat, war zu zahlreich, als daß sogleich beim Erscheinen des charakteristischen Aufsatzes von Meyen über Chara (Linnaea 1827) ein allgemeiner Umschwung erfolgen konnte. Meyens Beobachtungen beziehen sich hauptsächlich auf die männlichen Geschlechtsorgane; er giebt an, daß in den gegliederten, konfervenartigen Fäden, welche in den Globulis zur Entwickelung gelangen, bewegliche Organismen entständen, und daß diese, die „vegetabilischen Samenfäden" die Befruchtung ausübten. Meyen hatte mit doppelten Schwierigkeiten zu kämpfen, er widerstrebte jenen Männern, welche die Agamie der Kryptogamen vertraten und er widerstrebte dem Sinne Ehrenbergs, indem er die beweglichen Organismen nicht als Tiere, sondern als pflanzliche Gebilde anerkannte. Die Zeit war entschieden nicht empfänglich für seine Entdeckung und wie wenig Wert man darauf legte, zeigt der Umstand, daß Bischoff in dem nächsten Jahre (Krypt. Gewächse, Chareen und Equiseteen) bei der Besprechung der Characeen erwähnt, er habe in jenen Fäden „Infusorien" beobachtet. Meyen blieb indes mit gutem Rechte bei seiner Behauptung (Pflanzenphysiologie III), namentlich da Varley in seinen Improvements in vial microscopy und Fritzsche in seiner Abhandlung über den Pollen (1832) seinen Ausführungen beitraten. Jedenfalls aber ist diese Entdeckung als eine von denjenigen zu bezeichnen, welche den Gedanken einer geschlechtlichen Differenz, wenn auch nur langsam, zur Anerkennung brachten und mit Notwendigkeit auf die Erfolge der Zukunft verwiesen. Kützing widmet der Morphologie der Characeen und namentlich den eigentümlichen Globulis eine längere Besprechung (Phycol. gener. 313—318), aber er giebt keine sichere Erklärung von der physiologischen Bedeutung jener Organe. Nur so viel sei ihm gewiß, daß er den Vermutungen von Fritzsche, welcher diese Organe morphologisch mit den Staubgefäßen von Zostera vergleiche und ihnen eben männliche Funktion zuschreibe, nicht beitreten könne.

Die **Mooskunde** war durch Hedwigs Untersuchungen zu einer einheitlichen Anschauung hingeleitet worden. Wir haben gesehen, wie nahe er der Wahrheit gekommen und daß, abgesehen von unüberwindbaren Schwierigkeiten, welche die mikroskopischen Hilfsmittel ihm entgegenstellten, der große Mangel seiner Lehren darin bestand, die Selbständigkeit des in den Ovarien sich entwickelnden Embryos übersehen zu haben. Die Anerkennung der Hedwigschen Darstellung führte dann späterhin Bischoff zu demselben Irrtum. Andererseits wurden aber bedeutende Fortschritte gemacht, und dies gilt namentlich von den Kenntnissen über den Bau und die Funktion der Antheridien, die schon deshalb um so wichtiger sein mußten, weil die Anbahnung des Beweises der geschlechtlichen Bestimmung, welche diesen Organen zu Grunde liegt, zum mindesten die Ansichten einer Reihe bedeutender Botaniker (Schleiden, Koerber)

hätten erschüttern müssen und ihnen zeigen, daß die Nichtbeobachtung des Zeugungsaktes das Vorhandensein geschlechtlicher Differenzen noch nicht widerlege. Schmiedel beobachtete zuerst Molekularbewegung an dem Inhalte der Antheridien, dann erkannte Nees von Esenbeck (Flora 1822) in dem ausgetretenen Inhalte kugelartige Zellen, die er wegen ihrer Bewegungsfähigkeit für Monaden hielt und von deren tierischer Natur er vollends überzeugt war. Einen genaueren Überblick über die Struktur der Spermatozoen brachte bald darauf Unger in den Annales d. scienc. nat., Botanique 2 sér. XI. 257 und zwar für die Leber- und Laubmoose. Nach seiner Darstellung, die in den gröberen Zügen noch den heutigen Anschauungen entspricht, sind jene Inhaltspartikelchen spiralig gewundene Fäden. Allein in einem Zeitalter, wo jeder mikroskopische Organismus und vornehmlich die bewegungsfähigen ohne Anstand als Glieder des Tierreiches den Infusorien eingereiht wurden, wo die gesamte Forscherwelt im feurigsten Wettstreit danach strebte, neue Lebewesen jener Tierklasse beizufügen, da ist es verzeihlich, ja durch die Umstände geboten, wenn die Natur jener kleinen, beweglichen Fäden falsch gedeutet wurde. Auch Unger sah sich veranlaßt, hingerissen von der Strömung der Zeit, diese für Tiere zu halten und sie als Spirillum bryozoon den Infusorien beizuordnen.

Die **Lebermoose** nehmen in der Geschichte eine interessante Stellung ein. Hedwig hatte die von Linné zu den Algen gezählten Riccien untersucht und war bei der Beobachtung des Keimungsprozesses der Sporen zu jener Ansicht gelangt, welche zu Beginn des neunzehnten Jahrhunderts bei den Gefäßkryptogamen vorherrschend war. Von den beiden aus der Spore hervortretenden Keimschläuchen deutete Hedwig den einen als Primärwurzel, während dadurch der andere, indem er allmählich zum flachen Thallus auswächst, zum Cotyledo werden mußte. Die aus dem Keimblatt hervorgehende Geschlechtspflanze erzeugte Antheridien und Archegonien; die Befruchtungskörper welche indessen nicht beobachtet wurden, sollten durch den Hals in den Basalteil gelangen, welcher alsbald bedeutende Anschwellung zeigte. Als Produkt der geschlechtlichen Zeugung galt Hedwig die Spore, welche vollständig gleichwertig dem Phanerogamensamen erachtet wurde. Für die Lebermoose sollte Hedwigs Hypothese bald angefochten werden. Schmiedel hatte in seiner Inaugural-Dissertation über Blasia die in den Blattwinkeln nistenden Nostoc-Kolonien für männliche, die Brutzellen für weibliche Organe ausgelegt. Dieser Meinung schloß sich späterhin Bischoff an, verleitet durch den Umstand, daß aus der keimenden Brutknospe immer wieder die Mutterpflanze hervorgehe und daß somit in der Entwickelung ein völlig geschlossener Kreis von Brutzelle zu Brutzelle auftrat. Nees von Esenbeck hält die Nostoc-Kügelchen für Keimkörnerknötchen — seine Darstellung von den Geschlechtsorganen ist indes nicht recht verständlich, man erkennt nicht, was er unter Antheridien meint. Für die Entwickelungsgeschichte der Lebermoose sind namentlich von Bedeutung die Arbeiten des englischen Naturforschers Hooker, der speziell für Blasia den Nachweis wahrer Antheridien erbrachte, sowie die Untersuchungen über Keimung von Gottsche und Groenland. Mirbels vorzügliche Darstellung von Marchantia polymorpha ist es hauptsächlich zu danken, daß mit dem Schluß der dreißiger Jahre ein allgemeiner Umschwung eintrat. Ein beredtes Zeugnis hiervon giebt Meyen in seiner Pflanzen-Physiologie III. Das Protonema wird nicht mehr in Primärwurzel und Keimblatt geschieden, es repräsentiert ein einheitliches Ganzes, einen confervenartigen Faden, dem die Vermittlung der keimenden Spore zum Vegetationskörper funktionell zu Grunde liege. Es ist klar, daß diese Erkenntnis, welche als Resultat der Untersuchungen von Mirbel zu betrachten ist, die Haltbarkeit der Keimblatt-Theorie bei den Gefäßkryptogamen erschüttern mußte, allein sie konnte nicht den ganzen Erfolg haben, da mit der Unkenntnis der Entwickelungsgeschichte kryptogamischer Gewächse, die sich in dem herrschenden Zweifel offenbarte, kein Maßstab einer vergleichenden Beurteilung gegeben war. Hinsichtlich der geschlechtlichen Fortpflanzung hielt Meyen noch an dem Irrtum fest, daß die Sporen das Produkt sexueller Zeugung seien und die sporogene Generation mit der sexuellen in organischem Verbande stehe. Die Entdeckung der Selbständigkeit der sporogenen Generation wurde erst mit der Begründung des Generationswechsels gewonnen, obgleich schon im Jahre 1841 W. Valentine die freie Eizelle im Archegonium beobachtet hatte (Observations on the Development of the Theca and on the Sexes of Mosses. Lin. Soc. of London 1841).

Die morphologischen und physiologischen Kenntnisse **der Laubmoose** schlossen sich im großen und ganzen dem von Hedwig gegebenen Standpunkte an. Man kannte die Antheridien und kannte die Archegonien; fehlerhaft war die Annahme, daß die Sporen das Produkt geschlechtlicher Zeugung seien, und ebenso fehlerhaft die Deutung Bischoffs, wonach der Embryo als unbefruchteter, weiblicher

Geschlechtskörper angesehen wurde. Einen wirklichen Fortschritt auf diesem Gebiete verzeichnet nur der Widerruf Ungers, wonach er sein früheres Spirillum bryozoon als „Samentierchen" anerkannte. (Neure Beobacht. über die Moosantheren und ihre Samentierchen. Nov. Act. Ac. N. C. XVIII). Hemmend wirkten die Bestrebungen Schleidens, die Sexualität zu leugnen, unter deren Einfluß dann späterhin Koerber erscheint. Auch die Keimblatt-Theorie ward für die Moose in Anwendung gezogen, und von den betreffenden Autoren wurden die Brya einfach als Monokotyledonen betrachtet.

Das Studium der **Gefäßkryptogamen** führte zu Beginn des vorigen Jahrhunderts zu Zweifeln an den überlieferten Anschauungen. Zunächst war es die begriffliche Bestimmung des Samens, welche zur Unsicherheit Veranlassung gab. Für das Wesen des echten Samens war es erforderlich, daß derselbe an einer Nabelschnur (placenta) zur Entwickelung gelange. Schmiedel und Treviranus stellten umfassende Untersuchungen an jungen Kapseln an, und sie gelangten stets zu dem Schlusse, daß der Farnsame schon beim Entstehen von dem Samenbehältnisse gelöst werde. Gegen die Natur des Samens sprach dann die Beobachtung, daß das Innere nie die differenten Bestandteile des Samens erkennen lasse, daß dasselbe vielmehr einen gleichmäßigen „Dotter" (Gaertner) darstelle, aus dem sich beim Keimen erst der Embryo entwickele. Louis Claude Richard (Journal de Physique, t. 73, pag. 297) stellt alle diese Kriterien zusammen und aus dem Keimungsprozesse der Sporen beweist er, daß die Farnsamen mit dem eigentlichen Samen garnicht zu vergleichen seien. „Das wirkliche Samenkorn ist das animalische Ei, das Produkt der Vermischung der Samenfeuchtigkeit." Die vermeintlichen Farnsamen aber sind Keimkörnchen. Die Schwankungen der biologischen Wertschätzung der Sporen zeigten sich am deutlichsten in den verschiedenen Benennungen, die für diesen Gegenstand auftauchen. Schon Hedwig mußte nicht allzu sehr von der Wahrheit seiner Sexualtheorie bei den Farnen überzeugt sein, als er statt semen die Bezeichnung spora vorschlug.

Während die Morphologie der Sporen mit Bestimmmtheit darauf hinwies, daß sie nicht Samen, nicht das Produkt geschlechtlicher Zeugung sein könnten, kam der älteren Auffassung ein Umstand wesentlich zu nutze. Es war die schon seit Ehrhart bekannte Thatsache, wonach aus dem keimenden Samen zunächst ein keimblattartiger Körper hervorgehe. Nees von Esenbeck und Kaulfuß stellten erfolgreiche Untersuchungen über den Keimungsprozeß an. Namentlich ist die Abhandlung von Kaulfuß: „Das Wesen der Farnkräuter" von einschlägiger Bedeutung geworden. Aus dem Farnsamen treibt zunächst ein „konfervenartiges Keimchen" hervor, welches durch besonderes Zellwachstum ein flaches, nieren- oder herzförmig eingebuchtetes „Keimblättchen" erzeugt. An diesem Keimblättchen, einzeln aus jedem Samenkörnchen hervorgehend — nur wenige Naturforscher ließen sich nach dem Vorgehen Sprengels bestimmen, zwei Keimblätter anzunehmen — entwickelt sich die junge Farnpflanze durch eine Art ungeschlechtlicher Knospung. Eine solche Auslegung war neu und wegen der Neuheit bestechlich, zumal die bedeutendsten Forscher sie anerkannten und durch weitere Untersuchungen zu erhärten strebten. Bischoff zeigte, daß auch die Equiseten einen „Proembryo" entwickeln, an dem auf demselben ungeschlechtlichen Wege das junge Pflänzchen hevorgehen solle. Auch die Entwickelungsgeschichte der Rhizocarpeen, deren Kenntnisse durch Bischoff ungemein gefördert waren, wurde dieser Lehre angepaßt. Die Zustimmung war eine allgemeine und schon deshalb größere, weil Sprengel innerhalb kurzer Zeit seine Ansicht über das Geschlechtsleben der Rhizocarpeen ganz auffallend geändert hatte, ohne für den neueren Standpunkt den thatsächlichen Beweis zu erbringen. In seiner „Einleitung in das Studium der krypt. Gew." zählt er sie 1804 nach dem Vorgange von Guettard in die 21ste Klasse des Linnéschen Systemes, während er 1817 (Anleitung zur Kenntnis der Gewächse) zwei geschlechtlich differente Organe annimmt, hervorgegangen aus morphologisch gleichwertigen Anlagen. Bischoffs Darstellung erlangte um so mehr Anklang, als sie den Nachweis einer einheitlichen Organisation innerhalb der Gefäßkryptogamen brachte und sie war deshalb jener zum Zweifel geneigten Strömung sehr willkommen.

Aber wohin führte diese Lehre, die von Bischoff, Nees von Esenbeck und Kaulfuß getragen wurde? Trotz aller Ungewißheit, die man über das Wesen der Kryptogamen-Sporen hatte, blieb doch immer nur der eine Weg, sie als Samen zu betrachten. Und dieser Same mußte das Produkt einer geschlechtlichen Zeugung sein, deren Nachweis ungeachtet der Bemühungen eines vollen Jahrhunderts nicht gelungen war und deren Vorhandensein vielfach bestritten wurde. Selbst die besonneren Naturforscher wurden sich dieses merkwürdigen Umstandes bewußt, und er war der Anlaß, der sie mehr und

mehr von dem methodischen Suchen nach Geschlechtsorganen entfernte und in dem Studium der Entwickelungsgeschichte nach Aufklärung suchen ließ.

Diese innere Wandlung in der Untersuchungsmethode hat reichen Erfolg gehabt; sie führte langsam und sicher über manche Verirrungen der wahren Erkenntnis zu. Zwar muß man sich eingestehen, daß die Lehren, welche die nächste Zeit beherrschten, die Keimblatt-Theorie mit ihrer Erweiterung, die die junge Pflanze durch Knospung aus dem Keimblatt selbst entstehen ließ, wenig Gutes geschaffen hätte, wenn sie von Bestand geblieben wäre. Denn die Auffassung der Gefäßkryptogamen und der Moose als Monokotyledonen hätten eine unüberbrückbare Kluft zwischen Thallophyten und den übrigen kryptogamischen Gewächsen hervorgerufen, die, sobald sie als solche anerkannt wurde, der Algenkunde und ihrem jungen Aufblühen zeitweise geschadet hätte. Die Evolutionstheorie ließ aus der Konferve ein Lebermoos, aus dem Lebermoose des Farnkraut hervorgehen. (Chr. G. Nees v. Esenbeck, Handbuch der Botanik II. 572). Es war klar, daß man in dieser Auffassung dem ersteren keine Geschlechtsorgane zuschreiben konnte und daß alle Bemühungen, die Entwickelungsgeschichte der Algen aufzudecken, wenig Anklang gefunden hätten. Kaum wird die Geschichte der Botanik in ihrem ferneren Verlaufe eine Periode verzeichnen können, welche so reich war an aufstrebenden naturphilosophischen Anschauungen, wie die vorliegende. Dort stand die große Zahl, die trotz begründeten Zweifels an dem Bestehen der Sexualität festhielt und dort ihre mutigen Gegner, hier die Anhänger der generatio spontanea, hier Hornschuh und Nees von Esenbeck mit der Metamorphosen-Lehre und dort der vorsichtige Meyen; dort Ehrenberg mit all seinen Infusorien und hier Meyen und Unger mit den „Samentierchen" der Characeen und Moose. Kein Geist konnte diesen Zwiespalt einheitlich versöhnen und jeder junge Forscher mußte sich unter den Autoritäten diejenige aussuchen, der er dann fast willenlos folgte.

Arm ist diese Periode an Bestrebungen, bei den Gefäßkryptogamen Geschlechtsdifferenzen nachzuweisen. Es war die aus erfolglosen Mühen erstandene Unlust an solchem Unternehmen und der laut werdende Zweifel an dem Bestehen einer geschlechtlichen Zeugung. Schleiden leugnet sie, er hält sie für nicht erweisbar, weil sie eben noch nicht erwiesen war. Und derselbe Schleiden, den der Mangel des physiologischen Beweises zur Negation schreiten ließ, erkennt die sexuelle Fortpflanzung auf einem Gebiete an, das der Einführung seiner Pollenschlauch-Theorie gelegen schien, und er erkennt sie hier an ohne Beobachtung des Zeugungsaktes! Der morphologische Bau der „Keimwarze" bei den Rhizocarpeen verleitete ihn zu jener Annahme, aber unerklärlich bleibt es, was Schleiden als keimenden Pollenschlauch gesehen hat. Mettenius hat in seiner trefflichen und an Aufklärungen so reichen Schrift: „Beiträge zur Kenntnis der Rhizocarpeen" keine der wesentlichen Angaben von Schleiden bestätigen können, aber trotzdem wagte er es nicht, seine Bedenken auszusprechen — so gewaltig war die Autorität jenes Meisters.

Karl Nägeli hat sich ein bleibendes Verdienst erworben, als er an dem Proëmbryo der Farne die Antheridien mit den Samenfäden entdeckte, (Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik 1844. 168) und als er dieselben beweglichen Gebilde an den gekeimten Mikrosporen der Rhizocarpeen nachweisen konnte. (Ebenda. 1846. 188). Die Keimblatt- und die Pollenschlauch-Theorie wurden gleicherweise erschüttert. Die Ähnlichkeit, welche die Farn-Spermatozoiden mit den Samenfäden der Moose und Characeen, deren Keimunfähigkeit bereits erwiesen war, darboten, mußte darauf aufmerksam machen, daß denselben eine besondere Funktion zu Grunde liegen könne. Andererseits war nicht einzusehen, welchen Zweck sie an dem Prothallium neben der aussprossenden Knospe haben sollten. Mit Sicherheit mußte man dieser Entdeckung entnehmen, daß die Wissenschaft vor einem bedeutungsvollen Rätsel angelangt sei.

Ein Umstand anscheinend geringfügiger Wichtigkeit sollte die Lösung dieses Problems beschleunigen. Der polnische Graf Lesczyc-Suminsky, ein mit Glücksgütern reichlich gesegneter Landschaftsmaler, wollte sich für eine geplante Reise nach den Tropen botanische Kenntnisse erwerben und es konnte ihm zu diesem Zweck nichts erwünschter sein wie die Bekanntschaft zweier junger Gelehrten, Münter und Oschatz. Bald hatte die malerische Schönheit der Farne das Interesse des Grafen erweckt und ihre majestätische Pracht mußte dasselbe erhalten. Man entschloß sich, die neuerdings von Nägeli an Pteris serrulata gemachten Entdeckungen zu wiederholen, zumal jenes Farnkraut in den Gewächshäusern eine weite Verbreitung gefunden hatte. Die Untersuchungen hatten den lohnendsten Erfolg, weil sie die

Beobachtungen Nägelis auf das Vollkommenste ergänzten. Die Entdeckung des Farn-Archegoniums aber brachte die Bestätigung der von Nägeli den Antheridien beigelegten Bestimmung, und sie lenkte zugleich die Blicke der Naturforscher den kryptogamischen Gewächsen zu, deren Studium nun von wesentlich anderen Gesichtspunkten aus begonnen werden mußte. Während Lesczyc-Suminsky in seiner reich ausgestatteten Monographie „Zur Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter" nur eine sachliche Wiedergabe beobachteter Thatsachen gab, ward dasselbe Untersuchungsmaterial Gegenstand einer wissenschaftlichen Auslegung. Die Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter zeigte einen auffallenden Unterschied gegen diejenige der Phanerogamen: die regelmäßige Wiederkehr zweier ganz ungleicher Fortpflanzungsorgane, von denen das eine auf ungeschlechtlichem Wege entstand, während das andere das Produkt einer sexuellen Zeugung war und die Entwickelung der Geschlechtsorgane an einem selbständigen, gegen das Farnkraut verschwindend kleinen Zellkörper, brachte so viel des Wunderbaren und Eigentümlichen, daß man das Bestehen eines besonderen Gesetzes nicht verkennen durfte. Schon vor der Veröffentlichung der Monographie des Grafen Suminsky hatte Münter am 21. Dezember 1847 in der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin einen Vortrag über das Resultat der mit dem Grafen Suminsky gemeinsam unternommenen Untersuchungen gehalten, der dann als kurzes Referat in der Bot. Zeitung von 1848 Stück Nr. 3 pag. 41—45 erschien. Gestützt auf die Lehre von der Ammenzeugung, wie sie Steenstrup den Coelenteraten entlehnt hatte, ward in jenem Vortrage das Auftreten des Farn-Embryos als ein die gesamte Entwickelungsgeschichte des Farn-Individuums in zwei wesentlich verschiedene Perioden teilender Zeitpunkt charakterisiert, so daß von der einzelligen Spore (die nicht das Äquivalent des Samens sei) bis zur Bildung des Embryos die erste, von hier an bis zur Entwickelung der Sporen die zweite Periode reicht. Fügen wir der Deutlichkeit halber die in dem Referate der Bot. Zeitung ebenfalls enthaltenen Angaben hinzu, daß „die Spore eine auf ungeschlechtlichem Wege entstandene Fortpflanzungszelle, eine frei sich ablösende Blütenknospe, der Embryo das Produkt einer allerdings in allen Einzelheiten noch nicht nachgewiesen geschlechtlichen Zeugung" sei, so ist eben in diesen begrifflichen Bestimmungen das Wesen des Generationswechsels ausgesprochen. Die Botanische Zeitung giebt wörtlich folgende Darstellung: „— Wir müssen noch außerdem anerkennen, daß das Farn-Individuum in zwei verschiedenen Lebensformen auftritt. Die eine Form umfaßt den Zustand der Pflanze von der einzelligen Knospe (Spore) durch das Stadium des Blühens, der Fruchtreife bis zum Hervortritt des ausgewachsenen Embryo aus der Ovularhülle, die andere Form aber hiermit anhebend, umfaßt alsdann den Zeitraum der Wedel-, Wurzel-, Stamm- und Sporenbildung." — Nägelis Vermutung von der Geschlechtsbestimmung der Farn-Antheridien konnte nicht überzeugender bewahrheitet werden, als durch den Nachweis einer geschlechtlichen Zeugung, der gegenüber auch die von Schleiden auf die Rhizokarpeen übertragene Pollenschlauch-Theorie völlig haltlos erscheinen mußte. Andererseits mußten die Lehren von Bischoff, Kaulfuß nnd vielen anderen, die in dem Prothallium ein wirkliches Keimblatt erblickten mit der Entdeckung der physiologischen Bestimmung des Prothalliums sich als irrig erweisen. Zwar will Münter in den Farnkräutern Monokotyledonen, wie einst Bischoff und Decandolle, erblicken, aber doch in einem ganz anderen Sinne. Nicht die Deutung des Prothalliums als Cotyledo bestimmte ihn hierzu, vielmehr war es der Umstand, daß der wachsende Embryo mit „einem Blatte und einer Wurzel, d. h. monokotylisch" auskeimte. In der Überwindung überlieferter Anschauungen, welche allmählich den Mut und die Kräfte der Botaniker hatten sinken lassen, liegt ein großer Teil der Wertschätzung jenes Aufsatzes, ein anderer aber, noch bedeutender wie jener, zeigt sich in der Wirkung auf die Zukunft. Die physiologische Botanik ward durch diese neue Lehre vollständig umgeschaffen. Anerkennung fand sie in der allernächsten Zeit zwar nur sehr wenig — nur Koerber in seinem Grundriß der Kryptogamenkunde, pag. 163, erwähnt mit Freuden den genannten Aufsatz aus der Botanischen Zeitung, die Stelle, welche die Lehre vom Generationswechsel begründet, wörtlich wiedergebend. Es war das Fundament zu einer neuen folgereichen Anschauung, die mit den Ansichten älterer, bewährter Autoritäten in völligem Widerspruch stand, gelegt worden, wenn auch leider dem Aufsatze in der Botanischen Zeitung die erläuternden Abbildungen und das bezeichnende Wort „Generationswechsel" fehlten. Diese Umstände wohl waren es, daß die Lehre vom Generationswechsel nicht sofort den notwendigen Einfluß auf die vielseitigen Untersuchungen der nächsten Jahre ausübte, und hieraus resultierte auch wohl die gänzliche Nichtbeachtung einer geschichtlichen Thatsache, die billigerweise in Sachs, Geschichte der Botanik, Erwähnung verdient hätte.

Thuret und Milde schrieben über Equisetum; Suminsky veröffentlichte jene schon erwähnte

Monographie über die Farne; nach ihm behandelten denselben Gegenstand Wigand, W. G. Thuret, Mercklin, Henfrey, Schacht und Mettenius. Außerdem veröffentlichte der letztere wichtige Untersuchungen über Isoëtes und die Selaginellen. Nur bei Wigand und Mercklin finden wir einen Anklang an jene wissenschaftliche Lehre, an das Gesetz, das jetzt allgemeine Anerkennung erlangt hat.

Indessen ließ sich der Begründer des Generationswechsels durch jenen scheinbaren Mißerfolg nicht zurückschrecken. Eine größere Abhandlung, welche alle Klassen der Kryptogamen umfaßte, konnte schon im Jahre 1851 der Akadamie der Wissenschaften zu Paris eingereicht werden. Jussieu, Brongniart und Gaudichaud übten die Kritik. Doch diese erkannten den Wert des darin vorgetragenen Gesetzes nicht, weil es zu neu und durch die Neuheit befremdend war, und zogen es vor, den Hauptinhalt, der ihnen aus dem oben angeführten Grunde unverständlich war, in dem Berichte der Akadamie der Wissenschaften ganz schwinden zu lassen. Der Zweifel, den sie über den eigentlichen Zweck jener Abhandlung hegten, ist hinlänglich nachweisbar an den einleitenden Worten: Ce mémoire est terminé par les conclusions suivantes, qui donneront du moins l'idée du but que s'est proposé l'auteur. So ging der hauptsächliche Bestandteil des eingesandten Schriftstückes fast ganz verloren: er reduzierte sich auf einen Vorschlag zur systematischen Einteilung der Kryptogamen, wie er der Darstellung von Münter entnommen und in Compte rendu des séances de l'academie des sciences (1851), tom. 33, pag. 701 abgedruckt wurde:

Physique Botanique. — Sur la propagation et le changement de génération parmi les plantes acotylées D.C., comme nouvelle base pour la classification des plantes; par M. Münter à Greifswald.

(Commissaires, M. M. de Jussieu, Brongniart, Gaudichaud.)

Le mémoire est terminé par les conclusions suivantes, qui donneront du moins l'idée du but que s'est proposé l'auteur:

„En resumant les observations exposées ci-dessus, on arrive à reconnaître que les plantes, selon leur mode de propagation, peuvent être divsées:

„1° En plantes sporigènes (Algæ, Fungi, Lichenes);

„2° En plantes sporembryogènes (Hepaticae, Musci, Equisetaceae, Lycopodiaceae et Rhizocarpeae);

„3° En plantes embryogènes (Mono- et Dicotyledones).

„On reconnaît, de plus, que les Sporembryogènes ne sont ni cryptogames, leur propagation nous étant maintenant connue, ni acotylées, parce qu'elles sont en partie (?) munies d'un vrai cotyledon. Mais les plantes de cette classe ne naissent deux fois seulement que par nécessité absolue, une fois par les spores, et l'autre par la concourrence des deux sexes. Leur mode de classification peut être comme suit:

„1° Homœosporae, composées des familles Hepaticae, Musci, Filices et Equisetaceae;

„2° Heterosporae, composées des familles Lycopodiaceae et Rhizocarpeae.

„Les sporules du premier groupe produisent un prothallium avec les ovules et les anthéridies. Les sporules des Hétérospores, au contraire, sont déja elles-mêmes de sexe différent.

„Dans les Hépatiques et les Mousses parmi les Homœospores, la plante sexuelle prédomine sur la plante sporigène; dans les Fougères et les Prêles, au contraire, la plante sporigène prédomine sur la plante sexuelle."

Immerhin ist an dem arg beschnittenen Berichte doch noch so viel zu erkennen, daß ein vorurteilsfreies Ermessen sich bewußt wird, um was es sich handelt. Die Bezeichnung „changement de génération" ist zwar heute von den französischen Botanikern in générations alternantes umgewandelt, aber sie läßt keinen Zweifel aufkommen über ihren Ursprung und über ihren Zweck. Ihren Ursprung verdankt sie, wie aus dem Referate hervorgeht, der abwechselnden Erscheinung einer ungeschlechtlichen und einer geschlechtlichen Fortpflanzung, und der Zweck dieses Gesetzes ist seine Verwertung für die Systematik. Außerdem ist die Trennung zweier besonderer Entwickelungsperioden durch die Benennungen „la plante sexuelle" und „la plante sporigène" hinlänglich und unzweideutig gekennzeichnet. Für die innere Begründung meiner Behauptung ist es notwendig, den Original-Bericht selbst heranzuziehen, der mir von dem Verfasser seiner Zeit zur Verfügung gestellt wurde und den ich getreu und in seinem ganzen Umfange wiedergebe.

Sur **la propagation et le changement de génération** parmi les plantes acotylées D. C., comme nouvelle base pour la classification des plantes.

Quoique les plantes acotylées de Decandolle aient été, dans les derniers temps, séparées des plantes phanérogames sous les noms de: plantae acotyledoneae ou agamicae, les objections n'ont pas manqué, ayant pour but de démontrer que la plus grande partie des Cryptogames ne sont non seulement pas acotylées, mais même phanérogames.

Moi-même, je crois avoir été le premier qui a dit en 1848, dans le Journal botanique (Botanische Zeitung) redigé par M. M. de Mohl et de Schlechtendal[1]), 1° que les sporules des fougères ne sont pas analogues aux graines des phanérogames (semen), parce qu'elles ne sont pas produites par la concurrence de deux sexes, et 2° que la jeune plante (l'embryon) produite par les deux sexes, qui se trouve à la surface inférieure du prothallium des fougères, ne se détache pas avec l'enveloppe de la graine, mais croît sur le prothallium même, non avec la racine, mais avec la partie moyenne (le merithalle?) située entre la première feuille et la racine, 3° que chaque individu des fougères apparaît en deux formes différentes, et que chaque forme a la faculté de se propager d'autre manière. L'une de ces formes et constituée par le prothallium avec les organes sexuels et les fibrilles radicillaires, magnifiquement dessinées dans les oeuvres de M. le comte de Lesczyc-Suminski[2]) et de M. le D. de Mercklin[3]). Quoique la durée vitale de cette forme soit très-courte, elle est pourtant celle qui produit l'embryon par la concourrence de la foville des anthéridies et de la cellule embryonale des pistils (ovules, archegonia Bisch.).

L'autre est composée de la tige (le rhizom), des racines, des feuilles, des sporangia et des sporules. La durée vitale de cette forme est, au contraire, très-longue, et cette forme vitale est celle que les botanistes et les laïques ont nommée fougère, tandis qu'on croyait autrefois que le prothallium ne représentait que le premier individu croissant d'une fougère. Après la découverte de ce fait important, qui rappelle si vivement le changement de génération dans les Salpes, les Distomes, les Méduses ect., découvert par M. le Prof. Steenstrup à Copenhague, il était concevable de rechercher le même fait dans les autres cryptogames. Malgré que je me sois moi-même adonné à l'étude de ce fait intéressant, les circonstances ne m'étaient favorables ni en 1848, ni les années suivantes pendant lesquelles je fus nommé professeur de botanique appliquée à l'academie agronomique d'Eldena. Mais après avoir entièrement voué mon temps à l'université de Greifswald, j'ai saisi avec empressement le moment favorable pour étudier de nouveau le changement de génération dans les autres cryptogames.

J'ai cherché à approfondir le développement des sporules des Phyceés d'eau douce et de la mer Baltique, mais j'ai seulement trouvé que les sporules se développent en un individu qui ressemble à l'organisme maternel, tandis que je n'ai pu reconnaître dans les anthéridies découvertes par M. Decaisne et M. Thuret les organes masculins comparables aux anthères des plantes phanérogames; je n'ai pu voir des pistils, dans lesquels naissent les embryons. J'ai même reconnu que le point de repos de la végétation a lieu après la séparation et avant le développement des sporules, comme c'est le cas dans les graines des phanérogames.

En examinant les classes des champignons (fungi) et des lichens (lichenes), j'ai trouvé la même série de développements que dans les phycées. La sporule, en se développant, devient une plante semblable à celle qui l'a produite, et entre deux sporules, depuis le développement jusqu'à la séparation, nous ne trouvoes qu'une seule plante asexe. Pour nous resumer, nous nommons en général et *κατ'ἐξοχὴν* ces trois classes des acotyledones: les splantes sporigènes.

Passant à la classe des Hépatiques, nous trouvons que ce sont des sporigènes et que les sporules sont produites par le sporangium, placé sur la seta, dont la base est souvent un peu épaissie, p. ex. dans les Jungermannieae etc. et avec la base épaissie, implantée sur la pointe du caulis foliosus; de sorte qu'il paraît comme si elle en était une partie même. En faisant des recherches sur le premier état de sporangium et de seta avec la base épaissie (radix), on peut voir que ces trois organes sont développés dans le pistil (l'ovule) connu sous le

---

[1]) No. 4. 21. Janvier 1848.
[2]) Zur Entwickelungsgeschichte der Farnkräuter. Berlin 1848.
[3]) Beobacht. a. d. Prothallium der Farnkräuter. St. Petersburg 1850.

nom d'archegonium et que l'ovule (archegonium) pendant le développement du sporangium se détache à la base et devient calyptra. En allant plus loin, nous voyons un petit corps sphérique de cellules, et encore plus loin, une seule cellule dans la base de l'excavation de l'ovule (pistil). Mais ce n'est ordinairement que dans un pistil que ce développement a lieu. Pourtant, d'où vient cela? Evidemment de ce qu'au temps de la dissolution des anthéridies, seulement l'un ou l'autre des pistils est développé, de telle sorte qu'il est en état de prendre la foville des anthéridies, c'est-à-dire, la masse muqueuse, globuleuse et remplie de spermatoides. En un mot, nous avons ici une vraie fécondation, semblable à celle des phanérogames; mais avec la différence importante, que l'embryon, né de la fécondation, ne se sépare pas del'enveloppe seminale (testa) de l'organisme maternel, mais se développe de suite sur la pointe de l'axe de la plante maternelle; et se joint à elle-même avec la base qui s'épaissit alors peu à peu, tandis que la seta s'allonge et le sporangium produit les sporules dans son intéreur, lesquelles étant mûres, quittent la capsule rompue, et tombant à terre, se développent de nouveau en plantes sexuelles. En recapitulant ce que nous venons de dire, il résulte que pendant la vie d'une plante hépatique, il existe deux formes vitales susceptibles de produire un individu, dont l'un est sexuel et l'autre sporigène, et que la plante sporigène ne devient non seulement pas libre et indépendante, mais même se joint à la plante sexuelle; en un mot, nous reconnaissons dans le développement des Hepaticae l'anologue des fougères, c'est-à-dire le changement de génération.

Recherchant à l'égard de la propagation, la classe des mousses, proprement dites Musci, nous trouvons le même développement double de l'individu; nous voyons des anthéridies et des pistils, nous observons dans l'intérieur de la base du pistil une cellule libre se métamorphosant en un embryon par l'influence de la foville, et la racine épaissie de l'embryon même se joint à la pointe de la tige sur laquelle il est né; enfin nous voyons que la jeune plante développée, consistant en seta et capsula, répand les sporules qui sont formées dans l'intérieur de la capsule.

Le mode de propagation, comme il nous est connu dans ce que nous avons énoncé ci-dessus et que nous avons nommé changement de génération, semble aussi avoir lieu dans la famille des Prêles (Equisetaceae). Malheureusement, il m'a été impossible d'observer toutes les mêmes particularités qui sont nécessaires pour constater la loi du changement de génération. Nous avons appris, par les d'ecouvertes récentes de M. Thuret[1]), que les anthéridies se trouvent sur le proëmbryon des Equisetacées, ce qui a été observé par M. le D. Milde à Breslau; ainsi, il ne nous est connu que depuis fort peu de temps par les observations de M. le Prof. Mettenius[2]) à Fribourg en Brisgau, qui a eu occasion de les faire chez M. le Prof. Bischoff à Heidelberg, qu'il y a des pistils (ovula archegonia), observés seulement dans l'état sec, sur le proëmbryon des Equisetacées, absolument de la même manière que sur le proëmbryon (prothallium) des fougères dont nous avons parlé plus haut. — Par mes propres recherches, j'ai aussi acquis la conviction que le sporangium des Equisetacées n'est pas l'analogue du sporangium etc. des mousses, car il n'est pas produit dans l'intérieur d'un pistil par la concurrence de deux sexes, mais il est la production de la pointe de l'axe simple de la plante qui le porte. Pour le dire brièvement, le prothallium (proëmbryon) des Equisetacées est une plante pour elle-même, et par conséquent sexuelle, qui produit la plante sporigène, composée du stirps avec des boutons, des feuilles et du sporangium.

Telles sont les différentes familles que nous avons observées. En les comparant entre elles, nous trouvons que le développement des Equisetacées est intimement lié au développement des fougères; ces deux classes font voir que chaque plante apparaît en deux formes différentes, dont chacune est susceptible de propagation, l'une, nommée le prothallium ou proëmbryon, petite et peu observée jusqu'à présent, parce qu'on a considéré cette forme comme le premier stadium du développement, tandis que d'après nos observations il résulte que le prothallium n'est non seulement pas le premier état vital, mais, au contraire, une plante par elle-même: la plante sexuelle, sous la forme d'un petit lobe horizontal, qui porte les ovules (archegonia, pistils)

[1]) Annales.
[2]) Beiträge zur Botanik, Heft I. Heidelberg 1850, pag. 22.

et les antheridia à la surface supérieure dans les Equisetacées et à la surface inférieure dans les fougères. L'autre plante (l'objet du système des botanistes) plus ou moins grande, portant des racines, des tiges et des feuilles développées, mais aussi produisant des sporules, n'est autre chose que la plante sporigène.

Et dans ces deux différentes formes, sous lesquelles l'individu paraît, n'avons-nous pas designé assez clairement le changement de génération, comme il nous est connue des animaux sans vertèbres?

Passons maintenant à la comparaison des Hépatiques et des Mousses.

La plante sexuelle dans ces deux classes est la plante la plus connue des Hépaticologues et des Bryologues, c'est la plante qui consiste, dans les mousses, en organes développés, tels que les radicelles, les tiges feuillées, la calyptra (les ovules-pistils. Hedw.) et les anthéridies; c'est la plante que nous trouvons composée de la même manière dans les Jungermanniées que les mousses; c'est la plante qui est construite dans les Marchantiées des frons avec des fibrille radicillaires, d'anthéridies, de receptaculum porté par un pédoncule commun d'ovules (archegonia Bisch.) produites sur la surface inférieure du receptaculum; c'est enfin la plante qui est composée dans les Ricciées, de frons plat, dichotome, d'antheridia posés dans la substance du frons, d'ovules (archegonia) débordants avec le stigma et une petite partie du styles sur la surface du frons.

Enfin la plante sporigène, souvent très-petite, et jusqu'à présent jugée comme faisant partie intégrante de la plante sexuelle apparaît sous la forme la plus simple dans les Ricciées, dans lesquelles jusqu'à aujourdhui elle a été complètement inconnu des botanistes. Elle n'est ici qu'un sac roud, rempli de sporules, qui restent toujours envéloppées de l'ovule (archegonium Bisch.).

Dans les familles des Hépatiques, les Marchantiées, Targionniées (?) et les Jungermanniées et puis dans les mousses proprement dites, la plante sporigène est composée: 1° d'une petite racine qui se plonge peu à peu dans la pointe de l'axe même de la plante sexuelle, 2° de la seta, longue dans les mousses et les Jungermanniées, et très-courte dans les Marchantiées, et 3° de la capsule produisant dans l'intérieur de ses cellules les sporules, qui en plus ou moins de temps, restent dans le sporangium. jusqu'à ce qu'elles se dispersent. Ainsi, nous voyons que dans les Hepatiques et les mousses, un changement de génération a aussi lieu comme dans les fougères et les Equisetacées, mais si nous comparons les différents organes de ces deux groupes, nous trouvons que la plante sexuelle dans les Hépatiques et les mousses a un organisme très-compliqué, qui, non seulement a une plus longue existence, mais aussi l'emporte sur la petite plante sporigène et la produit de la même base annuellement une fois; tandis que dans les fougères et les prêles la plante sexuelle est petite, d'une courte durée vitale. Elle est peu développée et reste tellement en arrière, qu'elle a été jusqu'à présent, non seulement peu observée, mais aussi entièrement mal jugée, puisqu'on croyait qu'elle était le primitif état de la plante sporigène.

Quant à la place de la famille des Characeae je me reserve encore de présenter à l'académie des sciences un rapport à ce sujet, lorsque mes observations seront terminées.

En résument les observations exposées ci-dessus on arrive à reconnaître que les plantes, selon leur mode de propagation, peuvent être divisées:

1° En plantes sporigènes (Algae, Fungi, Lichenes).
2° En plantes sporembryogènes (Hepaticae, Musci, Equisetaceae, Lycopodiaceae, Rhizocarpeae).
3° En plantes embryogènes (Mono- et Dicotyledones).

On reconnaît, de plus, que les Sporembryogènes ne sont ni cryptogames, leur propagation nous étant maintenant connue, ni acotylées, parce qu'elles sont en partie (?) munies d'un vrai cotyledon. Mais les plantes de cette classe ne naissent deux fois seulement que par nécessité absolue, une fois par les spores, et l'autre par la concurrence de deux sexes. Leur mode de classification peut être comme suit:

1° Homœosporae, composées des familles Hepaticae, Musci, Filices et Equisetaceae;
2° Heterosporae, composées des familles Lycopodiacae et Rhizocarpeae.

Les sporules du premier groupe produisent un prothallium avec les ovules et les anthéridies. Les sporules des Hétérospores, au contraire, sont déjà elles-mêmes de sexe différent.

Dans les Hépatiques et les Mousses parmi les Homœospores, la plante sexuelle prédomine sur la plante sporigène; dans les Fougères et les Prêles, au contraire, la plante sporigène prédomine sur la plante sexuelle.

Nach dem angeführten Beweismaterial unterliegt es keinem Zweifel, das Münter die Lehre vom Generationswechsel im Pflanzenreich begründete und zwar schon im Jahre 1847 in jenem, in der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin gehaltenem Vortrage, dessen Inhalt durch das Referat in der Botanischen Zeitung von 1848 Stück Nr. 4 erhalten blieb. Schleiden (Grundz. d. w. Botanik. 3. Aufl. II. 90—97) und Wigand (Bot. Zeitung 1846 Stück Nr. 2, 3, 4, 5, 6, 7) griffen die dort vorgetragene Lehre von der sexuellen Fortpflanzung an; der letztere mußte aber zugeben, daß das Auftreten zweier getrennter Lebensformen, wie es in dem Referate der Botanischen Zeitung betont war, seine volle Bedeutung habe. (Bot. Zeit. 1849 Stück Nr. 6 pag. 97). „Richtig aber bleibt, selbst wenn wir den verschiedenen Entwickelungszuständen und Organen, Spore, Vorkeim, Sporangium ihre bisherige Bedeutung lassen, Münters Anmerknung, daß das Farnindividuum in zwei verschiedenen Lebensformen auftritt: die erste von der Entwickelung der Spore bis zur Bildung von Stengel, Blatt, Wurzel, die zweite von da bis zum Abschluß des Lebens." Neben Koerber, Kryptogamenkunde pag. 163 erwähnt auch von Mercklin (Beobacht. an dem Prothallium der Farnkräuter. St. Petersburg 1850 pag. 43) des betreffenden Aufsatzes von Münter in der Botanischen Zeitung.

Ein Vorwurf könnte erhoben werden: der Darstellung in der Botanischen Zeitung fehlt die charakteristische Bezeichnung: „Generationswechsel". Doch läßt sich dieser leicht durch den in den Comptes rendus 1851 veröffentlichten Auszug abschwächen und zurückweisen. Dieser Auszug erschien außerdem vor den vergleichenden Untersuchungen von Hofmeister, denn dieselben waren der Akademie der Wissenschaften zu Paris unbekannt; im entgegengesetzten Falle würden Jussieu, Brongniart und Gaudichaud sich auf dieselben berufen haben und nicht zweifelhaft an dem Zweck der eingesandten Abhandlung geworden sein. Wenn man trotzdem heute allgemein in den Hand- und Lehrbüchern der Botanik Hofmeister das Verdienst zuschreibt, die Lehre vom Generationswechsel im Pflanzenreich begründet zu haben, so haben zur Entstehung dieser irrigen Meinung zwei Momente wesentlich beigetragen: Die „vergleichenden Untersuchungen" von Hofmeister erschienen als selbständiges Werk, sie konnten von Seiten der Kritik nicht um ihren Inhalt verkürzt werden. Die große Anzahl der vorzüglichen Abbildungen, welche denselben beigegeben wurden, mußten den Beobachtungen Hofmeisters leichteren Eingang verschaffen. Hofmeisters Verdienst bleibt bei alledem ein gewaltiges, die direkte Beobachtung des Zeugungsaktes und der Nachweis, daß der Generationswechsel in reduzierter Form auch seine Giltigkeit bei den Coniferen hat, haben das Verständnis der Stammesgeschichte des Pflanzenreiches ungemein gefördert und den Anlaß zu unserer heutigen Auffassung gegeben, daß der Embryosack der Phanerogamen dem Prothallium der höheren Gefäßkryptogamen entspricht.

Die Lehre vom Generationswechsel ist seitdem zu einem der wichtigsten und erfolgreichsten Entwickelungsgesetze geworden, welches nicht nur in allen Abteilungen des Pflanzenreichs, von den jochsporigen Pilzen und Algen bis zu den hochentwickelten Dikotyledonen nachgewiesen werden konnte, sondern seine Anwendbarkeit auch bei einer größeren Anzahl von Gruppen des Tierreiches gefunden und dadurch ein biologisches Prinzip geliefert hat, das die einheitliche Auffassung beider Glieder der organischen Schöpfung, des Pflanzen- und des Tierreiches, wesentlich näher gerückt hat.