

Grundformen des pflanzlichen Phasenwechsels

Von

Felix WIDDER

(Aus dem Institut für systematische Botanik der Universität Graz)

Mit 4 Abbildungen

Es ist — 100 Jahre nach der Entdeckung des pflanzlichen Generationswechsels durch HOFMEISTER — von besonderem Interesse, daß noch immer Begriffsfragen im Schrifttum eine erhebliche Rolle spielen. Die Einfachheit und Größe des Problems wurde im Laufe der Jahre durch viele Abweichungen, Ausnahmen, vor allem aber durch Mißverständnisse verschleiert. Denn die Begriffe „Generation“ und „Phase“ wurden in verschiedenster Weise mißbraucht, verwechselt, ja sogar gleichgesetzt. Auch in den neuesten Lehrbüchern begegnet man kaum einer klaren, auf die Grundtatsachen abgestellten Erörterung der hierhergehörigen Fragen. Daher veröffentliche ich einige mit Absicht in lehrbuchmäßiger Form und Kürze gehaltene Ausführungen, die nur den Zweck verfolgen, eine Übersicht der wichtigsten Tatsachen zu bieten, ohne sich in Ausnahmen und dgl. zu verlieren. Dabei beschränke ich mich auf eine Darstellung des Phasenwechsels im Pflanzenreich. Eine nähere Behandlung des umfangreichen Schrifttums kann hier unterbleiben, da es u. a. namentlich von RENNER 1916, BUDER 1916, SVEDELIUS 1916, 1921, 1931, HARTMANN 1933, 1943, WETTSTEIN 1935, ZIMMERMANN 1938, 1949, WINKLER 1942 bereits in jeder Richtung gewürdigt worden ist.

Zur Wahrung einer eindeutigen Terminologie müssen einige Definitionen an den Anfang gestellt werden. Wenn ich einen Organismus (Lebewesen) mit einem Namen bezeichne, z. B. *Spirogyra*, *Bellis perennis*, *Xanthium spinosum* var. (mut.) *inermis*, so verstehe ich darunter jeweils eine unbestimmte Anzahl von Ontogenieen (Lebenskreisen), die in ihren wesentlichen Sippenmerkmalen untereinander, auch mit vorhergehenden und nachfolgenden soweit übereinstimmen, d. h. ähnlich sind, als es das jeweilige Taxon (Stirps, Sippe) erfordert oder zuläßt. Die Ontogenie, der Lebenskreis, ist jener Entwicklungsabschnitt, der von einem beliebigen Punkt bis zum Wiederauftreten des nächsten gleichen Punktes reicht, also z. B. von der befruchteten Eizelle eines Individuums über deren Folgezustände, bis sich wieder die gleiche befruchtete Eizelle ergibt. (Unter Ontogenese ist die Entwicklungsgeschichte des Einzelindividuums zu verstehen.) Eine fortlaufende Folge von Ontogenieen ist eine hologenetische Kette, eine Hologenie. Vgl. ZIMMERMANN 1938: 22—23, 1943: 24—25.

Der Begriff „Phase“ wurde und wird in sehr verschiedenem Sinne verwendet, als Bezeichnung für irgendwelche Erscheinungsformen oder -stufen, für Zustände oder Wandlungen in den verschiedensten Wissenschaftsbereichen. Es spielt für den Botaniker keine Rolle, daß man in Chemie und Physik bestimmte Aggregat- oder zeitliche Zustände als Phasen bezeichnet, von Phasenregel und Mondphasen spricht — oder in der Zoologie den Wanderheuschrecken einen Phasenwechsel zuschreibt. In der Pflanzenkunde kennt man z. B. Wachstumsphasen, ferner das Phasendiagramm des Protoplasten; auch LYSENKOS Phasentheorie ist nicht unbekannt (vgl. KREIER 1941). Aber in erster Linie wurde und wird Phase in der Karyologie verwendet. Als Kernteilungsphasen werden die einzelnen Zustände während der Kernteilung (z. B. Prophase, Metaphase, Anaphase, Telophase, Interphase . . .) benannt, in Kernphasen (z. B. Haplophase, Diplophase . . .) wird ein bestimmter Chromatinbestand des Kernes, bzw. der Zelle oder der Pflanze charakterisiert. Wenn im folgenden von Phasen und von dem nur bei sexueller Fortpflanzung möglichen Phasenwechsel die Rede ist, kommt nur die zuletzt erwähnte Begriffsbestimmung in Betracht — umso mehr, als die nach SVEDELIUS 1921: 179 schon 1908 von VUILLEMIN vorgeschlagene Bezeichnung „Phasenwechsel“ im Jahre 1916 fast gleichzeitig im selben Sinne von mehreren bekannten Forschern wie KYLIN, RENNER und BUDER wieder aufgenommen worden ist. Vgl. BUDER 1916: 575. Alle drei Forscher haben auch unabhängig voneinander auf die Notwendigkeit einer scharfen Trennung zwischen Phasenwechsel und Generationswechsel hingewiesen.

Als Generation bezeichnet man einen Ontogenieabschnitt, der mit einem bestimmten Keim-(Keimzellen-, Keimkörper-)Typus beginnt und nach Mitosen (!!) mit einem anderen Keim-(Keimzellen-, Keimkörper-)Typus abschließt. Auf eine Besprechung der vielfachen anderen Verwendung des Begriffes Generation, z. B. als Bezeichnung für die einzelnen Glieder einer Infektkette in der Mykologie (GÄUMANN 1946: 104) kann hier verzichtet werden. Man vergleiche auch noch besonders RENNER 1916 und WINKLER 1942. Eine geschlechtliche Generation (Gametophyt) schließt mit geschlechtlichen Keimen (Gameten) ab, eine ungeschlechtliche Generation (Sporophyt, z. B. Karposporophyt, Tetrasporophyt, Äzidiosporophyt usw.) endigt mit ungeschlechtlichen Keimen (z. B. Sporen der verschiedensten Ausbildungsformen).

Für einen Generationswechsel ist das Auftreten eines Gametophyten und wenigstens eines Sporophyten erforderlich, die in gesetzmäßigem Wechsel eine Ontogenie zusammensetzen. Sogenannte Nebenkreisläufe, die, gewissermaßen zu ihren eigenen Ausgangskeimzellen zurückkehrend, sich selbst wieder erzeugen, bleiben daher außer Betracht. Man unterscheidet nach der Anzahl der Generationen einen zwei-, drei- . . . gliedrigen Generationswechsel. Fallen alle Generationen einer Ontogenie im

wesentlichen in eine Kernphase, so ergibt sich der monophasische (homophasische, homologe) Generationswechsel, verteilen sie sich auf mehrere Kernphasen, wobei sie oft mit diesen mehr oder weniger parallel laufen, dann liegt der di-, tri- . . . phasische (heterophasische, antithetische) Generationswechsel vor. Man vgl. im übrigen besonders RENNER 1916 und HARTMANN 1943. Es ist jedoch zu bedenken, daß z. B. DREW in SMITH 1951: 188 die Trennung von Generation und Phase nicht anerkennt, sondern nur von „morphologically triphasic“ und „cytologically diphasic“ spricht (— bei *Polysiphonia*, die nach unserer Auffassung ein Diplohaplont mit dreigliedrigem, diphasischem Generationswechsel ist).

Schon aus dem bisher Gesagten ist zu entnehmen: 1. Generationswechsel ist ohne Phasenwechsel in der Regel unmöglich! 2. Der Phasenwechsel ist vom Generationswechsel sonst durchaus unabhängig! 3. Phasenwechsel kann auch ohne Generationswechsel vorkommen! 4. Keime allein sind keine Generation, auch dann nicht, wenn sie sich unmittelbar in andere Keime verwandeln, also wenn z. B. aus Konidien Schwärmer entstehen!

Vorbedingungen des Phasenwechsels

Für jede Pflanzensippe ist eine bestimmte Menge von Chromatin, für Pflanzen mit kernhaltigen Zellen eine bestimmte Chromosomenzahl des Kernes charakteristisch. Diese wechselt zwischen den n -Werten 2 und ungefähr 250 (WARBURG 1949: 12) und ist überdies noch je nach der Kernphase verschieden. Als Phase bezeichnet man einen Ontogenieabschnitt, der durch einen bestimmten (gleichen) Chromatinbestand des Kernes (der Kerne) gekennzeichnet ist. Man unterscheidet daher Haplophase (haploide, n -Phase) mit dem einfachen, Dikaryophase (dikaryoide, dikaryotische, dikaryontische¹⁾), Paarkern-, $n+n$ -Phase) mit dem doppelten, Diplophase (diploide, $2n$ -Phase) mit dem zweifachen, Triplophase (triploide, $3n$ -Phase) mit dem dreifachen Chromatinbestand usw. Ebenso kann man auch Zellgruppen, Zellen, Kerne auf dieser Grundlage als haploid, diploid usw. ansprechen.

Bei der normalen Kern- und Zellteilung werden diese Werte durch den Vorgang der Mitose infolge der Längsteilung jedes Chromosoms in genau gleicher Zahl und Zusammensetzung an die Tochterkerne weitergegeben. Mitose:

$$\begin{array}{l} n \rightarrow n \\ n + n \rightarrow n + n \\ 2n \rightarrow 2n \\ \text{usw.} \end{array}$$

Mit geschlechtlicher (sexueller) Fortpflanzung muß in der Regel ein Phasenwechsel verbunden sein. Denn das Wesen der ge-

¹⁾ Die Bezeichnungen wechseln sogar bei demselben Autor. So verwendet z. B. GAUMANN 1949: 245 „Dikaryotisierung“ neben „dikaryontisch“, GREIS 1943: 97 „Dikaryont“ neben „dikaryotisch“. Ich halte es für zweckmäßig, das den alteingebürgerten Bezeichnungen haploid, diploid usw. sich einfügende dikaryoid in erster Linie anzuwenden.

Daraus ergibt sich für alle gewöhnlichen Fälle (vgl. Abb. 1):

1. Befruchtung und Reifeteilung sind die beiden sich bedingenden Hauptpunkte der Ontogenie jeder Pflanze mit geschlechtlicher Fortpflanzung!

2. Jede Pflanze mit geschlechtlicher Fortpflanzung besitzt einen Phasenwechsel, d. h. einen gesetzmäßigen Wechsel obligater Phasen (s. o.)!

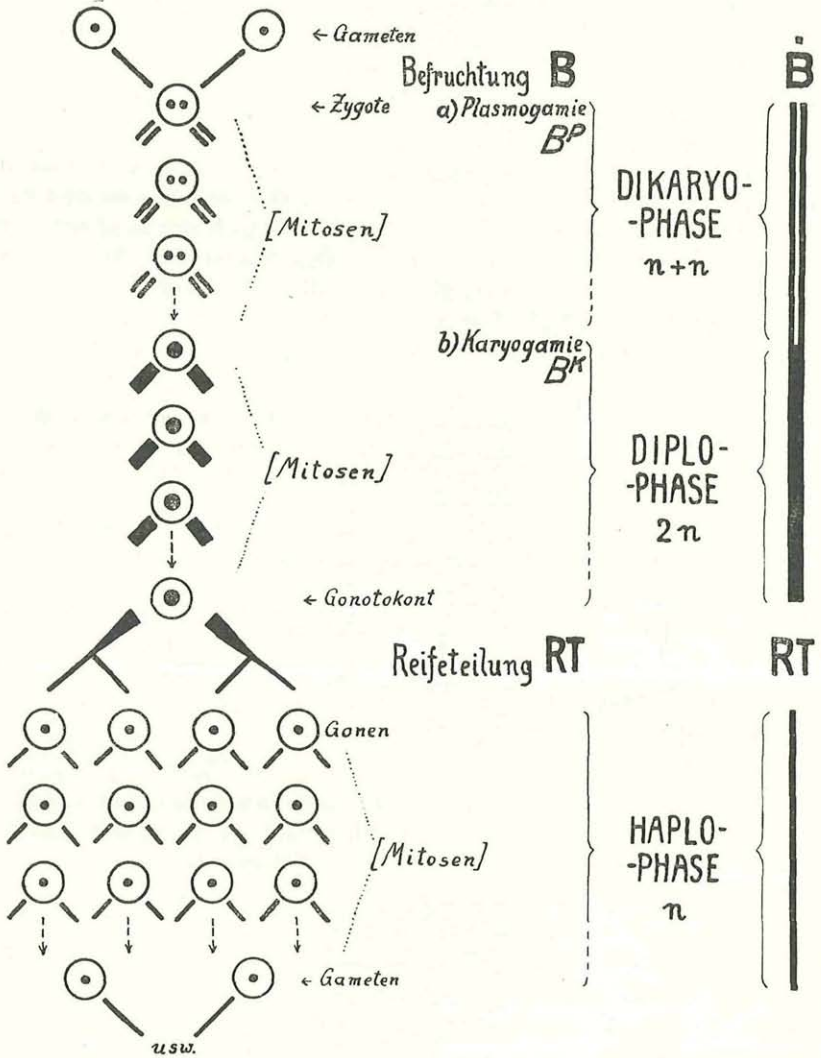


Abb. 1. Wichtige Punkte des pflanzlichen Phasenwechsels bei vollständiger Ausbildung aller Abschnitte. Mitosen nur angedeutet. — Flächenschema (links) und Strichschema (rechts).

Bei vollständiger Ausgestaltung aller Abschnitte des Phasenwechsels sind also, wobei die Befruchtung als der auslösende Punkt an den Beginn gestellt wird, die in Abb. 1 schematisch wiedergegebenen wesentlichen Glieder zu unterscheiden.

Für die Darstellung wurde hier das Flächenschema (links) und das oft auch waagrecht gezeichnete Strichschema (rechts) gewählt. Für die Wiedergabe von Ontogenieen ist das einprägsame und zweckmäßige Kreischema sehr oft vorzuziehen, das durch Umwandlung des Strichschemas in Kreisform unter Zusammenfügen der beiden Enden gewonnen wird (vgl. Abb. 2).

Grundformen des Phasenwechsels

Wie schon aus der Definition von Phase und Phasenwechsel und auch aus Abb. 1 hervorgeht, ist für den Phasenwechsel an sich das Vorkommen von Mitosen, die ebensogut fehlen wie in jede Phase eingeschaltet sein können, völlig unwesentlich. Aber innerhalb großer Pflanzengruppen treten solche Mitosen in bestimmten Phasen gesetzmäßig auf. Es ist daher nicht nur möglich und zweckmäßig, sondern für die Klärung phylogenetischer Beziehungen notwendig, darnach mehrere Grundformen des Phasenwechsels zu unterscheiden. Die möglichen Fälle sind in der folgenden Übersicht zusammengestellt:

Übersicht der Grundformen des Phasenwechsels

Wenn in den Phasen jeder Ontogenie einer Pflanzensippe Mitosen (vegetative Teilungen) regelmäßig auftreten u. zw.	... dann ist diese Pflanzensippe ein ...
a) in keiner Phase	1) Uplont
b) nur in einer Phase, nämlich . .	
b ₁) nur in der Dikaryophase . . .	2) Dikaryont
b ₂) nur in der Diplophase	3) Diplont
b ₃) nur in der Haplophase	4) Haplont
c) nur in zwei Phasen, nämlich . .	
c ₁) nur in der Dikaryo- und Diplophase	5) Dikaryodiplont
c ₂) nur in der Dikaryo- und Haplophase	6) Dikaryohaplont
c ₃) nur in der Diplo- und Haplophase	7) Diplohaplont
d) in drei Phasen, nämlich in der Dikaryo-, Diplo- und Haplophase	8) Dikaryodiplohaplont

Es sei schon hier bemerkt, daß aus der durch die Übersicht bedingten Reihung dieser acht Fälle keineswegs eine bestimmte allgemein-

gültige genetische Aufeinanderfolge herausgelesen werden darf. Die „Polyplonten“ im Sinne von ZAMELIS 1932: 197, 198 betreffen Ausnahmefälle der „polygenomatischen Monogenese“, die hier nicht behandelt werden und überdies mit dem Phasenwechsel nichts zu tun haben.

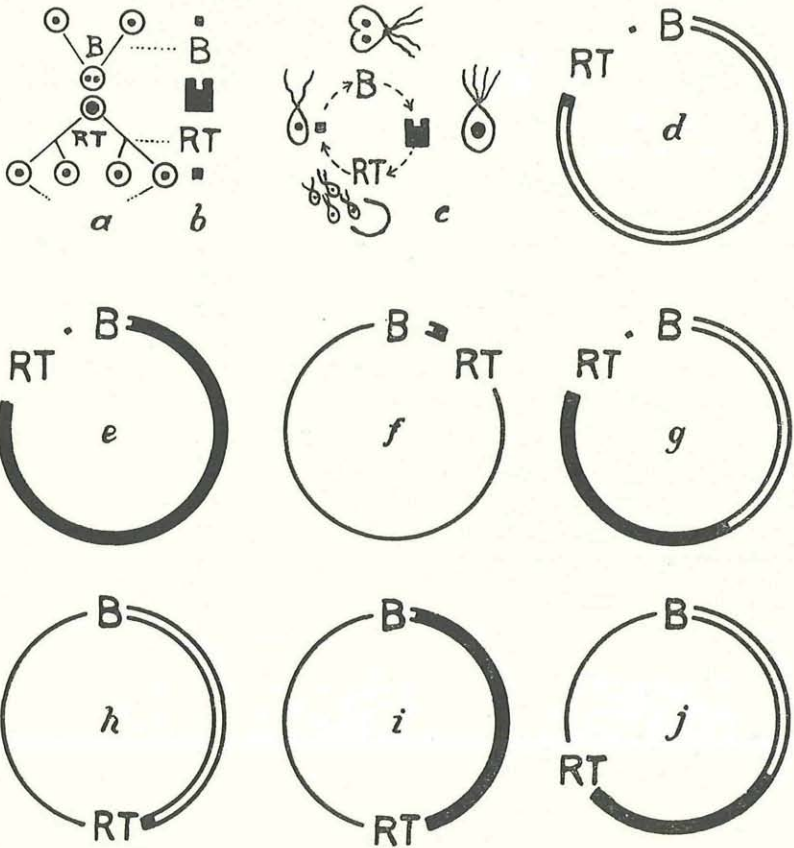


Abb. 2. Grundformen des pflanzlichen Phasenwechsels. a—c: Uplont im (a) Flächenschema „Einfacher Organismus mit Phasenwechsel“ (nach WETTSTEIN, abgeändert), (b) Strichschema und (c) Kreisschema; d: Dikaryont; e: Diplont; f: Haplont; g: Dikaryodiplont; h: Dikaryohaplont; i: Diplohaplont; j: Dikaryodiplohaplont. — Vgl. die Faltbilder in Abb. 3. Näheres im Text.

Bevor in die Einzelerörterung dieser acht Fälle eingegangen wird, sei nur an wenigen Beispielen gezeigt, in welche Irrgänge eine Vernachlässigung der klaren Scheidung von Phasen- und Generations- (und Individuen-)wechsel führt, welche unhaltbaren Zustände durch die will-

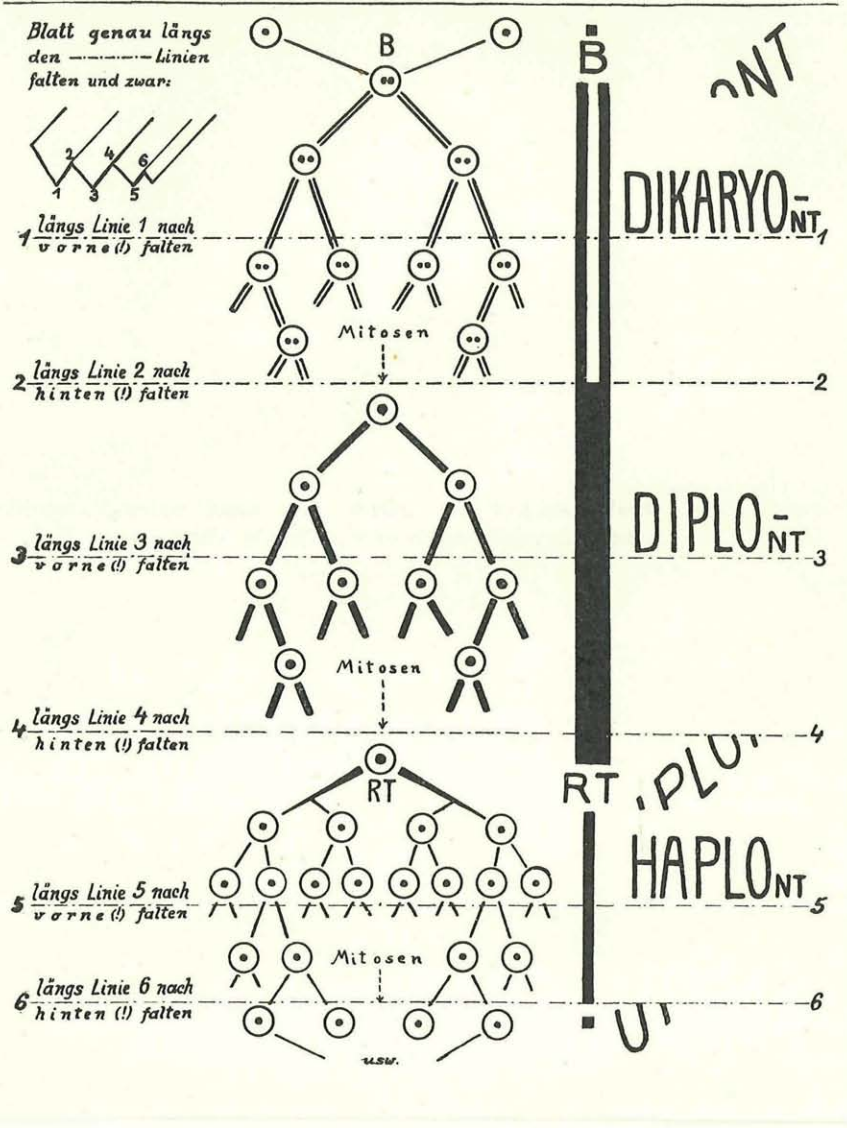


Abb. 3. Grundformen des pflanzlichen Phasenwechsels im Flächenschema (links) und Strichschema (rechts). Bei Faltung des Blattes nach den Linien 1, 2, 3, 4, 5, 6 ergibt sich der UPLONT, nach 3, 4, 5, 6 der DIKARYONT, nach 1, 2, 5, 6 der DIPLONT, nach 1, 2, 3, 4 der HAPLONT, nach 5, 6 der DIKARYO-DIPLONT, nach 3, 4 der DIKARYO-HAPLONT, nach 1, 2 der DIPLO-HAPLONT, ohne Faltung der DIKARYO-DIPLO-HAPLONT. — Bei richtiger Faltung sind rechts die jeweiligen Bezeichnungen lesbar. Vgl. das zugehörige Kreisschema in Abb. 2. — Näheres im Text.



(Dieses Falblatt kann vom Verlage F. BERGER, Horn, N.-Ö., Wiener-
straße 21—23 gesondert nachbezogen werden.)

Abb. 3. Grundformen des pflanzlichen Phasenwechsels im Flächenschema (links) und Strichschema (rechts). Bei Faltung des Blattes nach den Linien 1, 2, 3, 4, 5, 6 ergibt sich der UPLONT, nach 3, 4, 5, 6 der DIKARYONT, nach 1, 2, 5, 6 der DIPLONT, nach 1, 2, 3, 4 der HAPLONT, nach 5, 6 der DIKARYO-DIPLONT, nach 3, 4 der DIKARYO-HAPLONT, nach 1, 2 der DIPLO-HAPLONT, ohne Faltung der DIKARYO-DIPLO-HAPLONT. — Bei richtiger Faltung sind rechts die jeweiligen Bezeichnungen lesbar. Vgl. das zugehörige Kreisschema in Abb. 2. — Näheres im Text.

kürliche Umprägung festgelegter Begriffsinhalte geschaffen werden und wie unnötig oder wenigstens entbehrlich viele neuere Fachausdrücke sind.

Sehr oft werden die Begriffe „Generation“ und „Phase“ verwechselt oder sogar für wesensgleich gehalten. Dies kommt u. a. auch in dem sonst vorzüglichen Lehrbuch von ROBBINS-WEIER 1950: 318 in den Sätzen zum Ausdruck: „The $2n$ plant is frequently referred to as the diploid plant, or the diploid generation, or diploid phase; the n plant as the haploid plant or generation or phase.“ WALTER 1948: 233 anerkennt zwar: „Der Generationswechsel geht also ganz unabhängig von dem Kernphasenwechsel vor sich“, meint aber dennoch auf S. 38: „Die haploide Phase beginnt mit der Reduktionsteilung und endet mit der Bildung von Gameten. Man bezeichnet sie daher als ‚Gametophyten‘ — und gibt überdies in Abb. 8, S. 39 eine „Schematische Darstellung der drei Möglichkeiten beim Generationswechsel“, die tatsächlich nichts anderes ist als ein Schema eines Haplonten, eines Diplohaplonten und eines Diplonten. GUTTENBERG 1951: 43, 44, 340—343, 369 betont mehrfach, „daß Kernphasen- und Generationswechsel zwei verschiedene Vorgänge sind“, hält aber daran nicht fest und verkennt offenbar auch, daß natürlich bei beiden Erscheinungen nur der Wechsel innerhalb einer Ontogenie in Betracht zu ziehen ist. Daher bezeichnet er z. B. *Spirogyra* als Haplonten mit homophasischem — in Abb. S. 344 haplophasischem — Generationswechsel und schreibt *Dictyota* auf S. 342 einen „heterophasischen oder antithetischen Generationswechsel“ zu, der auf S. 344 „Diplophasischer Generationswechsel“ genannt wird. *Spirogyra* ist aber ein Haplont ohne Generationswechsel und *Dictyota* ein Diplohaplont mit zweigliedrigem, diphasischem Generationswechsel!! GRESSON 1948: 79—82 verzichtet auf die Scheidung von Phasen- und Generationswechsel und bringt z. B. die Algen in die vier Gruppen: „Haplonts“, „Diplonts“, „Diplohaplonts“ mit „isomorphic or homologous“ und solche mit „antithetic“ Generationswechsel. Wenn man bei WETZEL 1940: 70—71, 75 liest: „So ist karyologisch . . . jede kopulationsbefähigte Pflanze in zwei Entwicklungsphasen getrennt, 1. in eine haploide von der Reduktionsteilung bis zur Kopulation (Haplont), 2. in eine diploide von der Kopulation bis zur Reduktionsteilung (Diplont). Man bezeichnet den regelmäßigen Wechsel haploider und diploider Generationen als Kernphasenwechsel.“ — und knapp darauf: „Man bezeichnet das regelmäßige Abwechseln von ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung . . . als Generationswechsel“ — und schließlich: „Bei den höheren Pilzen ist die erste Teilung der Zygote stets eine Reduktionsteilung, sodaß ein Diplont hier gar nicht mehr in Erscheinung treten kann. Dagegen ist ein Kernphasenwechsel — wenn auch in versteckter Form — noch vorhanden.“ — so erkennt man daraus mindestens die Notwendigkeit einer allgemeinen Begriffsklärung. TROLL 1948: 648,

657—661 trennt zunächst Kernphasenwechsel und Generationswechsel. Sodann behandelt er aber nur den sogenannten „antithetischen“ Generationswechsel und kommt zu der ungerechtfertigten Gleichsetzung Gametophyt = Haplont, Sporophyt = Diplont. Bei BOWER 1947: 336, 390, 456, 543 ff. trifft man allenthalben auf die nutzlose Verquickung von Phasen- und Generationswechsel.

Es sind früher nicht selten (von WETTSTEIN 1924, nicht mehr 1935!!, auch noch von MAINX 1948: 141, 142) für Haplont, Diplont . . . die irreführenden Bezeichnungen Haplobiont, Diplobiont . . . gebraucht worden. Diese sind jetzt für den Individuenwechsel besonders der Florideen seit SVEDELIUS 1916 so eingebürgert, daß sie nur mehr in diesem Sinne verwendet werden sollten. Vgl. auch SVEDELIUS 1931: 39 „Haplobiont and diplobiont is not the same as haplont and diplont“ — und HARTMANN 1943: 14.

Die „haplobiontischen“ Gewächse BRAUNS 1854: 58 sind heute längst vergessen; es sind dies die monokarpischen Blütenpflanzen der Morphologen. Auch die unter Verschmelzung von Phasen- und Generationswechsel von SCHUSSNIG 1939 aufgestellten „vier Gruppen, Etappen oder Stufen des Generationswechsels“ Haplont, Haplobiont, Diplobiont, Diplont haben sich nicht durchgesetzt. Gleichwohl hält z. B. GÄUMANN 1949: 94, 42 für die Mykologie an diesen umstrittenen Bezeichnungen fest und ergänzt sie noch durch „haplo-diplobiontisch“ — einen Begriff, der auch von GUILLIERMOND 1940: 7 verfochten wurde, aber in einer Editors Note zur Vermeidung von „confusion in the minds of many readers“ einen Hinweis auf SVEDELIUS' Terminologie nach sich gezogen hat.

Die Anwendung von Haplont, Diplont als störendes und ganz überflüssiges Synonym für Haplophase, Diplophase oder für haploide, diploide Zellen ist abzulehnen und schwindet zusehends. Im „STRASBURGER“ 1951: 140 wäre sie erst zu beseitigen. JANKE 1950: 46 hat sie noch beibehalten, ebenso wie die überholten Verallgemeinerungen „Gametophyt oder x-Generation“ und „Sporophyt oder 2x-Generation“. Die Auffassung, den Begriff Haplont in der Botanik ausschließlich auf die Geschlechtszellen einzuschränken — vgl. ILTIS 1924: 251 —, ist ganz vereinzelt geblieben.

Oft werden auch Dikaryophase und Diplophase nicht voneinander unterschieden. Der Hinweis darauf, daß in der Dikaryophase nur eine gewissermaßen fraktionierte Diplophase vorliege, ist richtig. Aber mit Rücksicht auf die Beständigkeit, die physiologische Einheit (vgl. GÄUMANN 1946: 241 und besonders 319) und die Entwicklung dieser Phase bei großen Pilzgruppen würde es einen bedauerlichen Verzicht auf interessante Erkenntnisse bedeuten, wenn man von $n + n$ und dem sehr bezeichnenden Namen Dikaryophase abgehen wollte. So gebraucht z. B. BULLER 1941: 395, 399, 401 diploid im allgemeinen auch für dikaryoid

und daher Diplophase auch im Sinne von Dikaryophase. Er empfiehlt überdies "with Kniep (1928), Zattler (1924), and others, to refer to a haploid mycelium as a haplont (haploid soma) and to a dikaryotic mycelium or fruit-body produced as a result of the mating of two haploid mycelia as a diplont (diploid soma)". Die Verbindung mehrerer solcher Verstöße ergibt so unbegreifliche Sätze wie z. B.: „... die Pilze sind Haplobionten, auch dann, wenn eine Dikaryophase vorhanden ist, die ja eine Haplophase hinsichtlich der Kerne ist. ... Neben Haplo- und Haplo-Diplobionten kommen bei den Pilzen vereinzelt auch reine Dikaryobionten vor ... Hier verläuft die ganze Entwicklung in der Dikaryophase und die Haplophase besteht nur von dem Augenblick der vollendeten Reduktionsteilung in der Basidie bis zur Sporenentwicklung ... Die Haplophase tritt daher überhaupt nicht mehr in Erscheinung.“ GREIS 1943: 96—97!

SCHAEDE 1948 hält es für zweckmäßig, auch die Zygote allein als Generation zu bewerten und als Ergänzung des Generationswechselfbegriffes den mit diesem fast übereinstimmenden *Dynamiswechsel* einzuführen. Unter *Dynamis* versteht er den gesamten Anlagenbesitz der Zelle (Genom mit Plasmon und Plastidom), sodaß in der Regel dem Gametophyten die *Archidynamis*, dem Sporophyten die *Mixodynamis* zukäme.

Der von WINKLER 1942 als Wechsel zwischen Gamobiont und Zygo-biont formulierte *Biontenwechsel* leidet unter der Ähnlichkeit mit dem von SVEDELIUS 1916 gewählten Namen für den Individuenwechsel der Florideen. Noch mehr ist er dadurch gefährdet, daß neben ihm noch ein „Generationswechsel“ in anderer Begriffsfassung bestehen bleiben soll. ROTHMALER 1948: 217 hält es für „zweifelhaft, ob die Bezeichnung Biontenwechsel jemals Bedeutung erlangen wird, da er die Betrachtung nur verschiebt, Neues einschließt und anderes ausschließt.“ Statt nun zu den alten, klaren, eingebürgerten Begriffen zurückzukehren, schlägt auch er einen vermeintlich neuen Terminus vor, die *Generationsfolge*, von der er neun Formen aufstellt, „von denen die Begriffe Generationswechsel (im engeren Sinne), Biontenwechsel und Kernphasenwechsel nur jeweils einen Teil umfaßten“. Der Ausdruck „Generationsfolge“ ist schon von BRAUN 1851 in ganz anderem Sinne verwendet worden!!

Über die Unmenge neuer Fachausdrücke und die ideenreichen Ausführungen FALCKS 1950 werden sich vorerst die Mykologen näher zu äußern haben. An dieser Stelle darf auch auf GOELDI 1915 verwiesen werden, dessen Verständigungsvorschläge für eine einheitliche biologische Terminologie auch das Phasen- und Generationswechselproblem berühren, aber erfolglos geblieben sind.

Bei einer solchen Sachlage ist es wohl umso empfehlenswerter, vor neuerlichen Experimenten zunächst bei den durchaus tragfähigen bisherigen Unterlagen zu bleiben.

Bezüglich der Schreibweise, d. h. Lesart der Mehrfachnamen war nur die technisch und sachlich begründete Lösung maßgebend, bei dem anerkannten ersten Kardinalpunkt des Phasenwechsels zu beginnen, der auch in allen Zeichnungen an die Spitze gestellt ist, bei der Befruchtung! Daher heißt es natürlich: Diplohaplont, Dikaryohaplont usw. — und nicht etwa „Haplodiplont“. Ich könnte auch den sehr formellen Standpunkt, daß n vor $n+n$ usw. zu reihen wäre, noch verstehen; ob er den Vorzug verdient, ist zweifelhaft. Es führt jedoch „nur zur Verwirrung, wenn in Begriffen wie Haplo-Diplonten (Bleier, 1933) mit Haplo die Chromosomenzahl und mit Diplont die Generationsphase (der Meiotophyt) gemeint wird“ LORBEER 1934: 571. Bei *Marchantia* hat jedoch BURGEFF 1943: 225 festgestellt, „daß es im Fall des Diplohaplonten niemals zu einer vor der Gametenbildung eingeschalteten Reduktionsteilung, im Fall des Haplodiplonten niemals zu einer Entwicklung der Gameten ohne Reduktionsteilung kommt“. Die unzulängliche Erläuterung: „Haplodiplont. — A haploid spore-producing plant“ bei KNIGHT 1948: 66 sei nur vermerkt.

Uplont

Kennzeichen: Pflanzensippe mit sexueller Fortpflanzung; ohne Mitosen; die Gonen werden zu Gameten, die Zygote wird zum Gonotokonten.

Beispiel: Niedere Pilze, auch Chlorophyceen, wie einzelne *Chlamydomonas*-Sippen unter bestimmten Kulturbedingungen. Abb. 2 a—c und Abb. 3 nach Faltung 1, 2, 3, 4, 5, 6, wonach im rechten Abschnitt das Wort UPLONT lesbar wird.

Anmerkung: Von WETTSTEIN wird diese einfachste Grundform des Phasenwechsels als „Einfacher Organismus mit Phasenwechsel“ bezeichnet. Als ein anderen Grundformen analoger Kurzname wird von mir Uplont vorgeschlagen¹⁾, worin *οὐ* (die griechische Verneinung) auf das charakteristische Merkmal des gänzlichen Fehlens vegetativer Teilungen (Mitosen) hinweisen soll. Ein Uplont kann eben wegen dieses Merkmals niemals einen Generationswechsel besitzen. Die Bedeutung des Uplonten liegt vor allem darin, daß er in vielen Fällen als Ausgangspunkt für Entwicklungsreihen gelten kann, die vom reinen (obligaten) Uplonten über den Bedarfs-(fakultativen) Uplonten oder Fast-(Para-)Uplonten zu allen anderen Grundformen reichen können. Aber auch als Ergebnis äußerster Rückbildung ist der Uplont möglich.

¹⁾ Ich danke auch an dieser Stelle dem Vertreter der klassischen Philologie an der Universität Graz, Herrn Univ.-Prof. Dr. H. GERSTINGER für seine freundlichen Ratschläge.

Dikaryont

Kennzeichen: Pflanzensippe mit sexueller Fortpflanzung; Mitosen nur in der Dikaryophase; die Gonen werden zu Gameten.

Beispiel: *Ustilago nuda* und mehrere andere Brandpilze, auch einzelne Rostpilze und Hymenomyzeten, ebenso Askomyzeten der Reihe *Taphrinales*. B^P erfolgt bei *Ustilago nuda* schon zwischen den haploiden + und — Zellen der keimenden Brandspore, die den Gonen entsprechen. Die damit hergestellte Dikaryophase, die eine eigenartige Mitoseform besitzt, schmarotzt auf der Nährpflanze und bildet in dieser die Brandsporen aus, in welchen erst B^K stattfindet. Die Diplophase ist auf die Brandspore beschränkt, in welcher bei der Keimung die RT stattfindet. — Abb. 2 d und Abb. 3 nach Faltung 3, 4, 5, 6, wonach im rechten Abschnitt das Wort DIKARYONT lesbar wird.

Anmerkung: Der Zusammenhang der Chromosomenverdopplung mit der Höherentwicklung des Pflanzenreiches ist schon oft erörtert worden. Dem Dikaryonten könnte im Bereich der Pilze eine ähnliche Rolle zukommen, wie dem „Fast“-Diplonten der Decksamer. Aber GÄUMANN 1949: 105, 257 macht mit Recht auf die Frage aufmerksam, ob der Dikaryont nicht ebenso als Ergebnis von Rückbildung verständlich wäre. Vorläufig sind wohl beide Möglichkeiten im Auge zu behalten.

Diplont

Kennzeichen: Pflanzensippe mit sexueller Fortpflanzung; Mitosen nur in der Diplophase; die Gonen werden zu Gameten.

Beispiel: Die Diatomeen (vermutlich alle) sind Diplonten, bei denen die vegetativen, durch die eigentümliche Zweiteilung auffallenden Zellfolgen diploid sind. Die RT tritt oft bei einer bestimmten Mindestgröße ein und liefert Gonen, die meist zum Teil fehlschlagen. Für die in sehr mannigfaltiger Weise variierende B sind jedenfalls die restlichen Gonenkerne die Gametenkerne. Die diploide Zygote wird unter Größenzunahme zur „Auxospore“, aus deren Mitose die vegetativen Zellfolgen hervorgehen. Auch bei manchen Pilzen wie *Saccharomyces Ludwigi* kommt es zum Diplonten, sobald die vier haploiden Askosporen (Gonen) unmittelbar paarweise kopulieren und die Kerne unter Ausschaltung einer vegetativen Dikaryophase verschmelzen. Vgl. GÄUMANN 1949: 97. — Abb. 2 e und Abb. 3 nach Faltung 1, 5, 6, wonach im rechten Abschnitt das Wort DIPLONT lesbar wird.

Anmerkung: Die unvollständige Aussage, „Zellen und Organismen mit diploiden Chromosomensätzen sind Diplonten“ (MAINX 1948: 141) bedarf also der Einschränkung und Ergänzung. Die Definition „Diplont. — An organism during the diploid phase of its life-cycle“ (KNIGHT 1948: 43) ist abzulehnen. Siehe auch S. 261. Der bei „STRASBURGER“

1951: 312 aus früheren Auflagen übernommene Satz „Alle vegetativen Zellen der Pennales sind somit Diplonten“ wäre in „... diploid“ oder in die Feststellung zu berichtigen (vgl. GEITLER 1949: 79): „Die Diatomeen sind Diplonten“.

Haplont

Kennzeichen: Pflanzensippe mit sexueller Fortpflanzung; Mitosen nur in der Haplophase; die Zygote wird zum Gonotokonten.

Beispiel: Viele Algen- und Pilzgruppen sind oft in ihren ursprünglich einfachen (primitiven) Sippen Haplonten, gelegentlich auch nur Bedarfs- (fakultative) Haplonten, die *Zygothyceae* sind reine (obligate) Haplonten. Bei *Spirogyra* ist die Zygote die erste und einzige diploide Zelle der Ontogenie, die zum Gonotokonten wird und nach der RT zu einem haploiden Faden auskeimt, wobei 3 der 4 Gonenkerne fehlschlagen. Der Ansicht GUTTENBERGS 1951: 344, daß *Spirogyra* ein Generationswechsel zukäme, kann ich nicht folgen. Vgl. S. 260. Neben diesem Beispiel eines Haplonten ohne Generationswechsel sei deshalb noch ein Fall eines Haplonten mit Generationswechsel im Kreisschema erläutert, das auch für die Wiedergabe von Generationswechsel und Individuenwechsel geeignet ist.

Bei *Batrachospermum* (*Rhodophyceae*, *Nemalionales*) erfolgt die B zwischen haploiden Gameten, die hier als Spermatium im Spermogonium¹⁾ und als Ei im Karpogonium gebildet werden. Die diploide Zygote wird unmittelbar zum Gonotokonten, die nach der RT sich bildenden sporogenen Fäden des Gonimoblasten sind daher haploid und erzeugen schließlich die haploiden Karposporen, aus denen sich wieder haploide Pflanzen mit Gametangien entwickeln. Diese Geschlechtspflanzen können nicht selten auch fakultative ungeschlechtliche Sporen ausbilden, Monosporen, die wieder zu gleichen Geschlechtspflanzen auskeimen, also nur einen Nebenkreislauf bedingen. Aus dem Kreisschema der Abb. 4 a ist deutlich zu ersehen: a) bezüglich des Phasenwechsels liegt ein Haplont vor; b) bezüglich des Generationswechsels ist

¹⁾ Der Begriff „Antheridium“ sollte wie der analoge „Archegonium“ nur für jene Gametangien verwendet werden, deren Wand aus sterilen Hüllzellen besteht. Die entsprechenden Organe, deren Wand nur die Gametangiumwand ist, heißen „Spermogonium“ und „Oogonium“ (im Sonderfall Askogon, Karpogon). Der Begriff „Spermogonium“ ist nicht ganz unbelastet (vgl. LINSBAUER 1917: 648); seiner Anwendbarkeit steht aber gerade für Rhodophyceen kaum viel im Wege. SVEDELIUS in LINSBAUER 1917: 356 verwendet „Spermatangien (Spermogonien)“ und GEITLER 1944: 132 „Spermatangien“ „Spermatogonien“, „STRASBURGER“ 1951: 334 aber „Antheridium“. Auch in allen anderen Fällen wäre die Einschränkung von „Antheridium“ auf den Gegensatz zu „Archegonium“ nur von Vorteil.

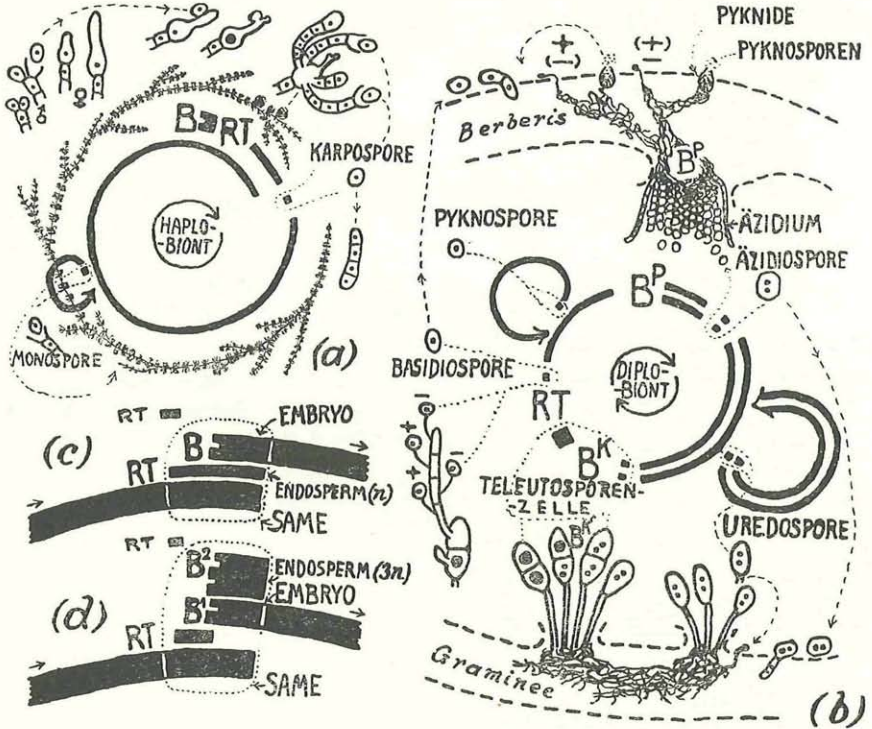


Abb. 4. Das Kreisschema in der Anwendung auf Einzelfälle unter Berücksichtigung von Individuenwechsel, Phasenwechsel und Generationswechsel. — (a): *Batrachospermum* als haplobiontischer (Individuenwechsel!) Haplo- (Phasenwechsel!) mit zweigliedrigem, monophasischen Generationswechsel! Vgl. Text. — (b): *Puccinia graminis* als diplobiontischer (Individuenwechsel!) Dikaryohaplo- (Phasenwechsel!) mit dreigliedrigem, diphasischen Generationswechsel! Vgl. Text. Auch das Vorhandensein von drei Generationen je Ontogenie (Gametophyt, Äzidiosporophyt, Teleutosporophyt) ist dem Kreisschema zu entnehmen. — (c) und (d): *Gymnospermae* und *Angiospermae* als haplobiontische (Individuenwechsel!) Diplohaplonten (Phasenwechsel!) mit zweigliedrigem, diphasischen, „verdeckten“ Generationswechsel! Die beiden Kreisausschnitte sind zu vollen Kreisen zu ergänzen. (c): *Gymnospermae*. Die von der Diplophase gebildeten Gonotokonten ergeben einerseits durch RT Gonon, die als Mikrosporen unmittelbar zu einem wenigzelligen Mikroprothallium führen, andererseits durch RT Gonon, die als Makrosporen ebenfalls unmittelbar ein mehrzelliges Makroprothallium, das Endosperm der Gymnospermen (!) entwickeln, das mit der Diplophase in Verbindung bleibt. Die beiderlei Gameten vereinigen sich (B) und bilden durch Weiterentwicklung der diploiden Zygote den Embryo. Das Ruhestadium, der Gymnospermensame besteht also aus dem diploiden Gewebe der Samenanlage, aus dem haploiden Gewebe des Endosperms (n) und dem

ein obligater Gametophyt vorhanden, der regelmäßig von einem obligaten Karposporophyten gefolgt wird, der in die gleiche Haplophase fällt; der von Monosporen abstammende Thallus kommt für den Generationswechsel nicht in Betracht, da er außerhalb des Hauptkreislaufes der Ontogenie liegt; c) bezüglich des Individuenwechsels ist auf den ersten Blick zu erkennen, daß sich die Ontogenie auf einer selbständigen Pflanze abspielt, worauf sich der Begriff Haplobiont bezieht. Das Ergebnis lautet: *Batrachospermum* ist ein haplobiontischer Haplont mit zweigliedrigem, monophasischen Generationswechsel! — Abb. 2 f und Abb. 3 nach Faltung 1, 2, 3, 4, wonach im rechten Abschnitt das Wort HAPLONT lesbar wird.

Anmerkung: Bei WETTSTEIN 1935: 96 steht die für Flagellaten geltende Angabe „Sexuelle Fortpflanzung fehlt. Haplonten“ als offenes Versehen in Widerspruch mit dem wenige Seiten vorher erläuterten Haplontenbegriff. Auf die Teilung des Spermatiumkernes von *Nemalionales* vor der B (vgl. DREW in SMITH 1951: 183) wurde hier nicht eingegangen.

Dikaryodiplont

Kennzeichen: Pflanzensippe mit sexueller Fortpflanzung; Mitosen nur in der Dikaryo- und Diplophase; die Gonen werden zu Gameten.

Beispiel: Bei Pilzen der Gruppe *Ascomycetes-Taphrinales* kommt es ausnahmsweise dazu, daß die mitosenreiche Dikaryophase in eine nur wenige (bis 1) Mitosen umfassende Diplophase mündet. Die bei der RT entstehenden Askosporen (Gonen) kopulieren unmittelbar und leiten damit wieder die Paarkernphase ein. (Vgl. GÄUMANN 1949: 103—104). Solche Fälle sind auch bei Hefen möglich, wo bei manchen Rassen von *Saccharomyces ellipsoideus* Dikaryodiplonten (neben Diplohaplonten und vielleicht Dikaryodiplohaplonten) vorzuliegen scheinen; vgl. GÄUMANN 1949: 96. — Abb. 2 g und Abb. 3 nach Faltung 5, 6, wonach im rechten Abschnitt das Wort DIKARYO .. DIPLONT lesbar wird.

diploiden Embryo. (d): *Angiospermae*. Das Ergebnis von RT und RT, die Haplophase, ist noch mehr verkürzt und erstreckt sich im Normalfall nur auf 2 bis 3 Mitosen; daher wäre die Bezeichnung „Fast“-Diplont oder Paradiplont nicht unzweckmäßig. Das Neue an der B ist die regelmäßige Verwendung von zwei männlichen Gameten, so daß B¹ und B² zu unterscheiden sind („doppelte Befruchtung“). Die Vereinigung des Eikernes mit dem ersten Spermakern in B¹ ergibt die diploide Zygote und schließlich den Embryo, die Vereinigung des aus den Polkernen entstandenen diploiden sekundären Embryosackkernes mit dem zweiten Spermakern in B² das triploide Endosperm der Angiospermen (!). Der Angiospermensame besteht also ebenfalls aus dem diploiden Gewebe der Samenanlage, haploiden Resten des Makroprothalliums und dem diploiden Embryo, enthält aber außerdem noch das triploide Endosperm (3n).

Anmerkung: Die Anteile der beiden „vegetativen“ Phasen können sich innerhalb der Ontogenie weitgehend verschieben; wesentlich bleibt nur das Vorhandensein von Mitosen.

Dikaryohaplont

Kennzeichen: Pflanzensippe mit sexueller Fortpflanzung; Mitosen nur in der Dikaryo- und Haplophase.

Beispiel: Die Pilze sind in ihrer großen Mehrzahl Dikaryohaplonten, wobei innerhalb der Ontogenie das Schwergewicht im allgemeinen bei den Askomyzeten auf der Haplophase, bei den Basidiomyzeten auf der Dikaryophase liegt. Vgl. die Abb. in „STRASBURGER“ 1951: Fig. 443 und 446. — Abb. 2 h und Abb. 3 nach Faltung 3, 4, wonach im rechten Abschnitt das Wort DIKARYO . . HAPLONT lesbar wird.

Der anscheinend verwickelte Fall des Getreiderostes *Puccinia graminis* läßt sich im Kreisschema so klar darstellen, daß man ohneweiters sieht, daß ein diplobiontischer (Individuenwechsel!) Dikaryohaplont (Phasenwechsel!) mit dreigliedrigem, diphasischen Generationswechsel vorliegt. Die Pyknosporen und Uredosporen leiten Nebenkreisläufe ein, die für den Generationswechsel, wie schon oben erwähnt, nicht in Betracht gezogen werden. Abb. 4 b zeigt die Anpassungsfähigkeit des Schemas der Abb. 2 h an diesen Sonderfall. Man vgl. damit die Ausführungen von GREIS 1943: 97 und GÄUMANN 1949: 315—319.

Diplohaplont

Kennzeichen: Pflanzensippe mit sexueller Fortpflanzung; Mitosen nur in der Diplo- und Haplophase.

Beispiel: Das hervorragendste und allgemein geläufige Beispiel, das zugleich die allmähliche Schwerpunktsverlagerung von der Haplophase auf die Diplophase — immer aber im Rahmen des Diplohaplonten! — zeigt, ist die Abteilung der *Cormophyta* in ihren Unterabteilungen *Bryophyta*, *Pteridophyta*, *Anthophyta*. Auch bei Pilzen (*Saccharomyces*-Sippen) und Algen (*Phaeophyceae*, *Rhodophyceae* u. a.) gibt es bereits Diplohaplonten. — Abb. 2 i und Abb. 3 nach Faltung 1, 2, wonach das Wort DIPLO . . HAPLONT lesbar wird. — Die *Anthophyta*, bei denen der haploide Anteil des Diplohaplonten fast im Schwinden begriffen ist, lassen einige Unterschiede zwischen Gymnospermen und Angiospermen gerade im Kreisschema sehr deutlich hervortreten. Die völlige Verschiedenheit des „Endosperms“, die „doppelte Befruchtung“, der Aufbau des „Samens“ usw. ist aus der Abb. 4 c, d leicht abzulesen.

Anmerkung: Die Frage, ob das bei den Angiospermen als 3n-Phase (Triplophase) etwas Neues darstellende Endosperm für den Phasenwechsel in Betracht käme, ist zu verneinen, da diese Phase in den Phasenwechsel nicht eingebaut ist. Der Generationswechsel sei hier nur gestreift. Ein zweigliedriger, diphasischer Generationswechsel, der

wegen der Rückbildung des Gametophyten auch als „verdeckter“ bezeichnet wird, ist hier einwandfrei gegeben. Das Angiospermen-Endosperm ist aber keine Generation; denn seine Entwicklung wird zwar durch Keimzellen eingeleitet, aber nach Mitosen nicht durch andersartige Keime abgeschlossen! Der Name „Xeniophyt“ ist also überflüssig. TISCHLER in LINSBAUER 1917: 823 äußert sich dazu: „Der Name wird von TRELEASE (Proc. Americ. Philosoph. Soc. 1916) für Endosperm vorgeschlagen, da dieses weder als ein echter Gametophyt, noch als Sporophyt angesehen werden könne. Demgegenüber ist von anderer Seite wohl auch wie vordem Endosperm als zur Gametophyten-Generation gehörig aufgefaßt worden“. Das Angiospermen-Endosperm müßte eher zum Sporophyten gerechnet werden, da ja der Gametophyt mit den Gameten abschließt.

Dikaryodiplohaplont

Kennzeichen: Pflanzensippe mit sexueller Fortpflanzung; Mitosen in allen drei Phasen.

Beispiel: Diese Form des Phasenwechsels ist nur selten verwirklicht. Bei Hefen kommt sie als anscheinend fakultativer Ausnahmefall vor, der sich aus dem Diplohaplonten durch Einschaltung einer vegetativen Dikaryophase ergibt, wenn ich GÄUMANN 1949: 96 richtig verstehe. — Abb. 2 j und Abb. 3 ohne Faltung, so daß das Wort DIKARYO . . DIPLO . . HAPLONT lesbar ist.

Phasenwechsel und Generationswechsel

Für die Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreiches enthüllen sich überaus wichtige Beziehungen, wenn man das Zusammenspiel zwischen den Formen des Phasenwechsels und dem sich bei verschiedensten Pflanzengruppen völlig unabhängig davon einstellenden Generationswechsel näher verfolgt. Aber nur die klare Trennung dieser beiden Erscheinungen führt zu aufschlußreichen und eindrucksvollen Ergebnissen. Das vorliegende Schrifttum beweist dies mit aller Deutlichkeit. Seit SVEDELIUS 1921 haben viele Forscher ihre Ansichten darüber veröffentlicht. Ich erwähne hier nur u. a. SCHUSSNIG 1930, ZIMMERMANN 1930, 1949, WETTSTEIN 1935, MÄGDEFRAU 1943, ROTHMALER 1948, GÄUMANN 1949 — besonders aber die ideenreichen Ausführungen von SMITH 1951 und dessen Mitarbeitern. Auf ihre Schlußfolgerungen hier einzugehen, würde eine gesonderte Aufrollung des gesamten Generationswechselproblems voraussetzen und daher den gegebenen Rahmen weit überschreiten.

Zusammenfassung

Unter Phasenwechsel ist nur der innerhalb einer Ontogenie regelmäßig ablaufende Wechsel von Phasen zu verstehen. Phase oder Kernphase ist ausschließlich Bezeichnung für einen bestimmten Chromatin-

bestand des Kernes, z. B. Haplophase, die nicht zu übersehende Dikaryophase, Diplophase usw. Eine scharfe Trennung des Phasenwechsels von dem damit in keinem ursprünglichen Zusammenhang stehenden Generationswechsel ist notwendig.

Generation ist ein Ontogenieabschnitt, der mit einem bestimmten Keimtypus beginnt und nach Mitosen mit einem anderen Keimtypus abschließt. Als Generationswechsel gilt der innerhalb einer Ontogenie regelmäßig ablaufende Wechsel einer Geschlechtsgeneration (Gametophyt, mit Gameten endigend) mit wenigstens einer ungeschlechtlichen Generation (Sporophyt, mit Sporen verschiedener Beschaffenheit endigend).

Auf eine Besprechung der bekannten elementaren Vorbedingungen des Phasenwechsels unter Hervorhebung der beiden Kardinalpunkte B (= Befruchtung) und RT (= Reifeteilung) folgt eine Übersicht der Grundformen des Phasenwechsels, die nach Auftreten bzw. Fehlen von Mitosen in den eine Ontogenie zusammensetzenden Phasen unterschieden werden. Neu ist der Name Uplont für den „Einfachen Organismus mit Phasenwechsel“ WETTSTEINS. Der Uplont (Mitosen in keiner Phase), Dikaryont, Diplont, Haplont (Mitosen nur in der einen, namengebenden Phase), Dikaryodiplont, Dikaryohaplont, Diplohaplont (Mitosen nur in den zwei namengebenden Phasen) und der Dikaryodiplohaplont (Mitosen in allen drei Phasen) — werden kurz gekennzeichnet sowie in Beispielen und Schemabildern erläutert.

Schriften

- BOWER F. O. 1947. Botany of the living plant. 4. ed. London.
- BRAUN A. 1851. Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Leipzig.
- 1854. Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniß zur Species, Abh. Akad. Wiss. Berlin 1853.
- BUDER J. 1916. Zur Frage des Generationswechsels im Pflanzenreiche. Ber. dtsh. bot. Ges. 34: 559—576.
- BULLER A. H. R. 1941. The diploid cell and the diploidisation process in plants and animals, with special reference to the higher Fungi. Bot. Rev. 7 (7): 335—431.
- BURGEFF H. 1943. Genetische Studien an *Marchantia*. Jena.
- FALCK R. 1950. Grundlinien eines orbisvitalen Systems der Fadenpilze. 3. Teil. Göttingen.
- GÄUMANN E. 1946. Pflanzliche Infektionslehre, Lehrb. u. Monogr. a. d. Geb. d. ex. Wiss. 3 (Reihe d. exp. Biol. I). Basel.
- 1949. Die Pilze. Lehrb. u. Monogr. aus d. Geb. d. exakten Wiss. 19 (Reihe d. exp. Biol. IV). Basel.
- GEITLER L. 1944. Ein neues einheimisches *Batrachospermum* sowie ... Wiener bot. Z. 93: 127—137.
- 1949. Die Auxosporenbildung von *Nitzschia sigmoidea* und die Geschlechtsbestimmung bei den Diatomeen. Portug. Act. biolog. A (1949): 79—97.

- GOELDI E. A. 1915. Vergleich zwischen dem Entwicklungsverlauf bei der geschlechtlichen Fortpflanzung im Pflanzen- und im Tierreich ... Verh. schweiz. naturforsch. Ges. 1915/2: 295—311.
- GREIS H. 1943. *Eumycetes*, Allgemeiner Teil. In: ENGLER A., Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl. 5 a I. Leipzig.
- GRESSON R. A. R. 1948. Essentials of general Cytology. Edinburgh Univ. Publ., Sc. and Math. 2.
- GUILLIERMOND A. 1940. Sexuality, Developmental Cycle and Phylogeny of Yeasts. Bot. Rev. 6(1): 1—24.
- GUTTENBERG H. v. 1951. Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Berlin.
- HARTMANN M. 1933. Allgemeine Biologie. 2. Aufl. Jena.
- 1943. Die Sexualität. Jena.
- ILTIS H. 1924. Gregor Johann Mendel, Leben, Werk und Wirkung. Berlin.
- JANKE A. 1950. Zur Systematik der Sproß- und Schimmelpilze. Sydowia 4: 44—52.
- KNIGHT R. L. 1948. Dictionary of Genetics. Lotsya 2. Waltham.
- KREIER G. K. 1941. [The theory of phasic development in plant systematics]. Sovetsk. Bot. 1941 (1/2): 39—50. — Nach Biol. Abstr. 22: 664.
- LINSBAUER K. 1917. C. K. SCHNEIDERS illustriertes Handwörterbuch der Botanik, 2. Aufl. Leipzig.
- LORBER G. 1934. Die Zytologie der Lebermoose mit besonderer Berücksichtigung allgemeiner Chromosomenfragen. Jb. wiss. Bot. 80: 567—818.
- MÄGDEFRAU K. 1943. Die Geschichte der Pflanzen. In: HEBERER G., Die Evolution der Organismen. Jena.
- MAINX F. 1948. Einführung in die Vererbungslehre. Wien.
- RENNER O. 1916. Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. Biol. Zbl. 36: 337—374.
- ROBBINS W. W. and WEIER T. E. 1950. Botany; an Introduction to Plant Science. New York—London.
- ROTHMALER W. 1948. Die Bedeutung des Generationswechsels für die Systematik. Forsch. u. Fortschr. 24 (17/18): 216—219.
- SCHAEDE R. 1948. Generationswechsel und Wechsel des Anlagenbesitzes der Zelle. Forsch. u. Fortschr. 24 (7/8): 85—87.
- SCHNARF K. 1941. Vergleichende Cytologie des Geschlechtsapparates der Kormophyten. Monogr. zur vergl. Cytol. 1. Berlin-Zehlendorf.
- SCHUSSNIG B. 1930. Der Generations- und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen. Österr. bot. Z. 79: 58—77, 323—332.
- 1939. Der Generationswechsel bei den Chlorophyceen im Lichte neuerer Erkenntnisse. Ber. dtsh. bot. Ges. 57: (148)—(154).
- SMITH G. M. 1951. Manual of Phycology. New Ser. of Plant Science Books, 27. Waltham.
- „STRASBURGER“ 1951. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 25. Aufl. Stuttgart.
- SVEDELIUS N. 1916. Das Problem des Generationswechsels bei den Florideen. Naturwiss. Wschr. 31 (N. F. 15): 353—359, 372—379.
- 1921. Einige Bemerkungen über Generationswechsel und Reduktionsteilung. Ber. dtsh. bot. Ges. 39: 178—187.
- 1931. Nuclear Phases and Alternation in the *Rhodophyceae*. Beih. bot. Zbl. 48/I: 38—59.
- TROLL W. 1948. Allgemeine Botanik. Stuttgart.
- WALTER H. 1948. Einführung in die Phytologie, II, Grundlagen des Pflanzensystems. Stuttgart-Ludwigsburg.

- WARBURG E. F. 1949. Cytology and critical groups. In: WILMOTT A. J. 1949. British flowering plants and modern systematic methods. London: 11—16.
- WETTSTEIN R. 1924. Handbuch der systematischen Botanik. 3. Aufl. Leipzig—Wien.
- 1935. Handbuch der systematischen Botanik. 4. Aufl. Leipzig—Wien.
- WETZEL K. 1940. Grundriß der allgemeinen Botanik. Berlin.
- WINKLER H. 1942. Über den Biontenwechsel und die Abweichungen von seinem normalen Verlauf. *Planta* 33: 1—90.
- ZAMELIS A. 1932. Über Entstehung neuer Sippen durch Monogenesis. *Act. Hort. bot. Univ. latviensis* 6: 193—202.
- ZIMMERMANN W. 1930. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena.
- 1938. Vererbung „erworbener Eigenschaften“ und Auslese. Jena.
- 1943. Die Methoden der Phylogenetik. In: HEBERER G., Die Evolution der Organismen. Jena.
- 1949. Geschichte der Pflanzen. Stuttgart.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1951

Band/Volume: [3_3_4](#)

Autor(en)/Author(s): Widder Felix Josef

Artikel/Article: [Grundformen des pflanzlichen Phasenwechsels. 252-272](#)