

SONDERDRUCK  
aus

2 | 2024

**VBio**

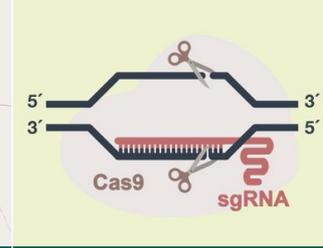
Verband | Biologie, Biowissenschaften  
& Biomedizin in Deutschland



**ÖKOLOGIE**  
Umwelt-DNA aus der  
Vergangenheit



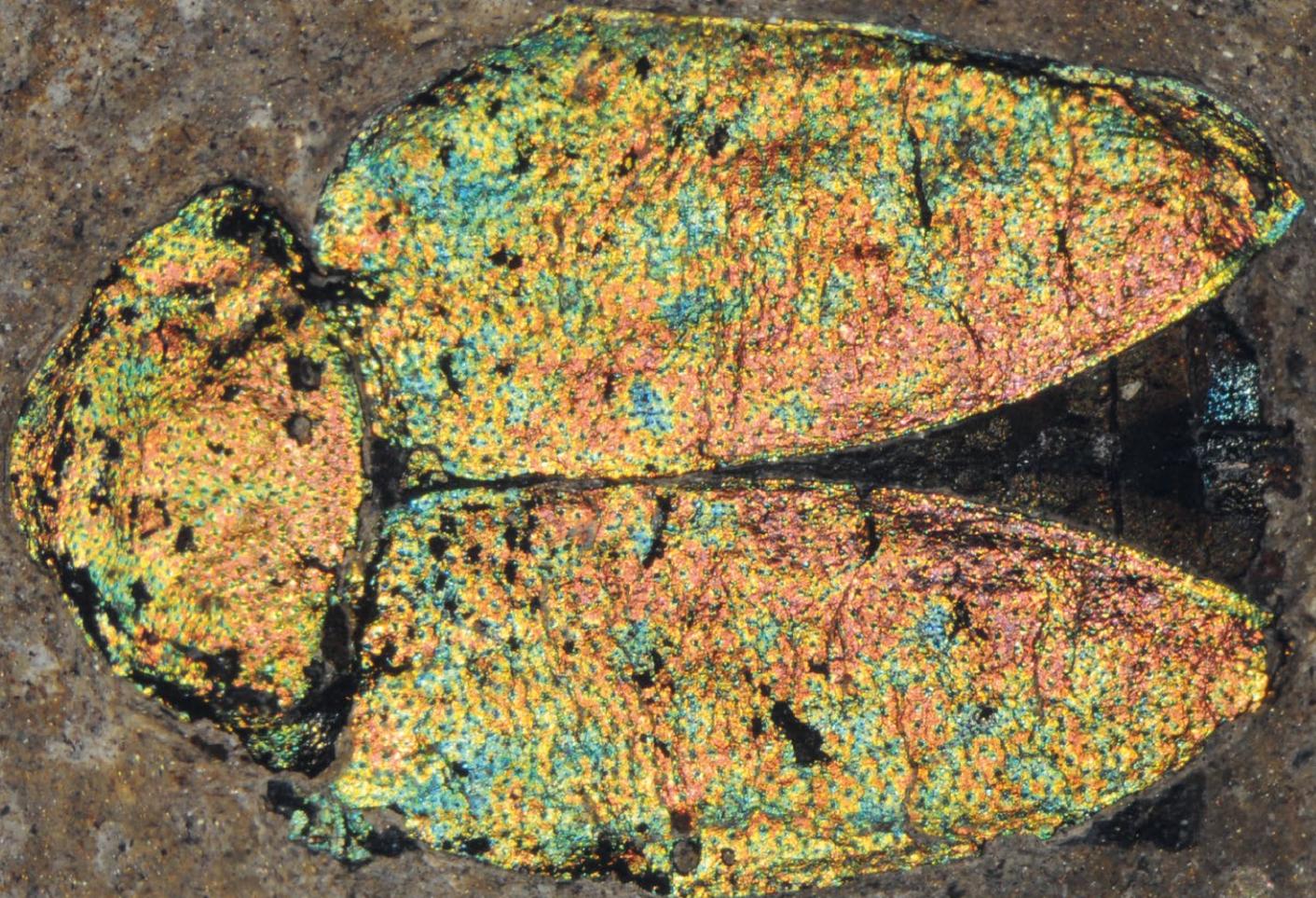
**ALGENFORSCHUNG**  
Nathanael Pringsheims  
sexuelle Revolution



**PFLANZEN-  
ZÜCHTUNG**  
Innovationen durch  
Genom-Editierung

# BIOLOGIE

IN UNSERER ZEIT

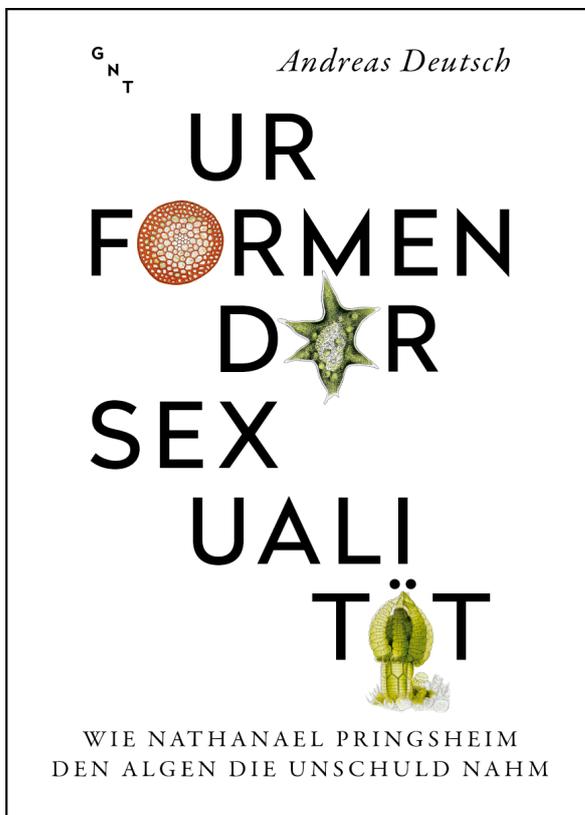


**Fossile Insekten  
aus der Grube Messel**

Eine Hommage zum 200. Geburtstag von  
Nathanael Pringsheim

# Die sexuelle Revolution in der Algenforschung

ANDREAS DEUTSCH



**Urformen der Sexualität.**  
Wie Nathanael Pringsheim den Algen die Unschuld nahm.  
Andreas Deutsch,  
GNT-Verlag, Berlin,  
2023, 270 S.,  
24,80 Euro, ISBN  
978-3-86225-142-1

Bereits im 18. Jahrhundert begann die Diskussion über die Existenz von Sexualität und die Rolle der verschiedenen Geschlechter bei Landpflanzen. Trotz anfänglicher Kontroversen war die Sexualität von Landpflanzen Mitte des 19. Jahrhunderts weitgehend anerkannt. Zudem mehrten sich nun auch Hinweise auf „Geschlechtsorgane“ bei den wasserlebenden Algen. Jedoch blieb der tatsächliche Befruchtungsakt bei diesen bis dato unentdeckt. Nathanael Pringsheim war es, der den Befruchtungsprozess in einer Alge erstmals nachweisen konnte – und zwar in der Gelbgrünen Alge *Vaucheria sessilis*. Wer war dieser Mann, dessen Entdeckung der „Urformen der Sexualität“ bei Algen belegte, dass auch Algen sexuelle Wesen sind und es somit keine sexuell-asexuelle Grenze bei Pflanzen gibt [1]?

*Nathanael Pringsheim, ein Zeitgenosse Charles Darwins, war ein Pionier der Botanik und der Algenforschung. Pringsheim wurde weltberühmt, als er bei einer unscheinbaren Alge erstmals die Befruchtung in einem lebenden Organismus beobachtete. Dies zeigte, dass Sexualität ein allgemeines Lebensprinzip ist und nicht nur das Privileg Höherer Pflanzen und von Tieren. Des Weiteren initiierte Pringsheim die Gründung der Deutschen Botanischen Gesellschaft und hatte einen entscheidenden Anteil am Bau der ersten meeresbiologischen Forschungsstation auf Helgoland.*

Nathanael Pringsheim wurde am 30. November 1823 in dem kleinen schlesischen Dorf Wziesko (heute: Dobrodziń) in eine wohlhabende jüdische Familie geboren. Der Vater wie auch der Großvater waren Eisenhüttenbesitzer. Pringsheim wuchs zusammen mit neun Geschwistern auf und machte sein Abitur in der schlesischen Hauptstadt Breslau gemeinsam mit dem ebenfalls aus einer jüdischen Familie stammenden Ferdinand Lassalle, Initiator des Allgemeinen Deutschen Arbeitervereins und damit auch einer der Urväter der Sozialdemokratischen Partei Deutschlands (SPD).

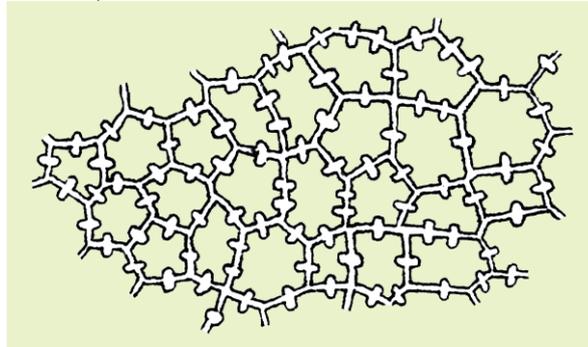
Im Jahr 1843 begann Pringsheim sein Studium der Philosophie an der Universität Breslau, orientierte sich aber rasch in Richtung Medizin und entdeckte dort seine wahre Leidenschaft für die Biologie. An der Universität Leipzig vertiefte er sich in die damals neue Zelltheorie von Matthias Jacob Schleiden und Theodor Schwann. Diese revolutionäre Theorie besagt, dass sowohl Pflanzen als auch Tiere aus Zellen aufgebaut sind und leitete einen Paradigmenwechsel in der Biologie ein. Vor der Zelltheorie wurde die Struktur von Organismen u. a. auf Gewebe, „Kügelchen“

oder „Fasern“ zurückgeführt [2]. Anstatt seine medizinische Laufbahn fortzusetzen, widmete sich Pringsheim schließlich ganz der mikroskopischen Erforschung des Pflanzenreichs. Technologische Fortschritte in der Mikroskopie erlaubten immer tiefere Einblicke in zelluläre Strukturen. Unter dem Einfluss von Schleiden entwickelte sich Pringsheim zu einem Vorreiter der experimentellen und vergleichenden Botanik und wandte sich von der rein beschreibenden Herangehensweise der traditionellen Naturphilosophie ab, die in Deutschland vor allem durch Persönlichkeiten wie Johann Wolfgang von Goethe und Christian Gottfried Daniel Nees von Esenbeck geprägt worden war.

Aufgrund seiner jüdischen Herkunft konnte Pringsheim in Preußen nur an der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin promovieren. Dies gelang ihm im Revolutionsjahr 1848 mit einer mikroskopischen Analyse des Wachstums von Erbsensamen (Abbildung 1, [3]). Im Anschluss unternahm er Studienreisen nach Paris und London, die sein Interesse an den damals noch als Niedere Pflanzen bezeichneten Organismen wie Algen, Moosen und Farnen weckten. Heute zählt man Moose und Farne zu den Landpflanzen. Die Grün- und Rotalgen, die Glaucophyta sowie alle Landpflanzen gehören zu den Archaeplastida, die auch als Primoplantae bezeichnet werden [4, 5]. Ihnen gemeinsam ist der Besitz von photosynthetisch aktiven Plastiden, die ursprünglich Cyanobakterien (Blaualgen) waren und nun endosymbiotisch in den Zellen leben. Die Primoplantae entstanden alle durch eine primäre Endosymbiose. Algenarten wie die Braunalgen und Kieselalgen sowie weitere Arten, die aus einer sekundären Endosymbiose hervorgingen, zählen nicht zu den Primoplantae.

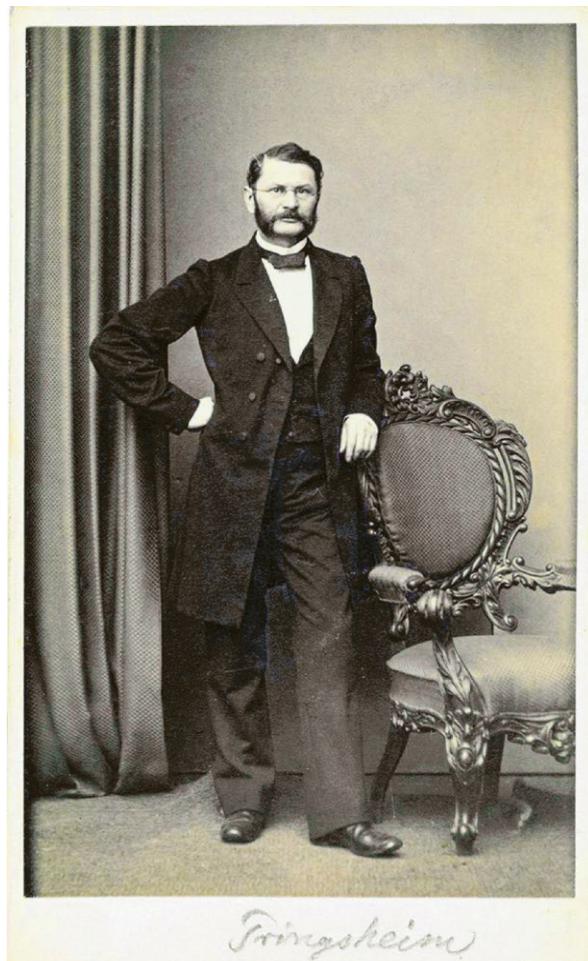
An der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin habilitierte sich Pringsheim auch – und zwar 1851 im Fach Botanik mit einer Arbeit zur Entwicklung des mit Algen verwandten Eipilzes (*Saprolegnia ferax*). Bereits kurz darauf wurde er im noch jungen Alter von nur 27 Jahren von von Esenbeck, dem Präsidenten der Deutschen Akademie der Naturforscher Leopoldina – der ältesten kontinuierlich bestehenden naturforschenden Akademie der Welt – zum

ABB. 1 | DOKTORARBEIT IN BERLIN



In seiner Dissertation untersuchte Pringsheim – inspiriert durch Schleidens und Schwanns Zelltheorie – experimentell die Veränderungen der Zellen von gewöhnlichen Erbsen (*Pisum sativum*) während des Wachstumsprozesses. Die Originalzeichnung aus seiner Dissertation zeigt einen Schnitt parallel zur Samenschale, der die sogenannten Palisadenzellen darstellt. Abb. aus [3].

Mitglied der Akademie ernannt (Abbildung 2). In den folgenden Jahren erkannte Pringsheim in wegweisenden Studien an Algen und Pilzen die Bedeutung der Sexualität als grundlegendes Lebensprinzip (s. u.).



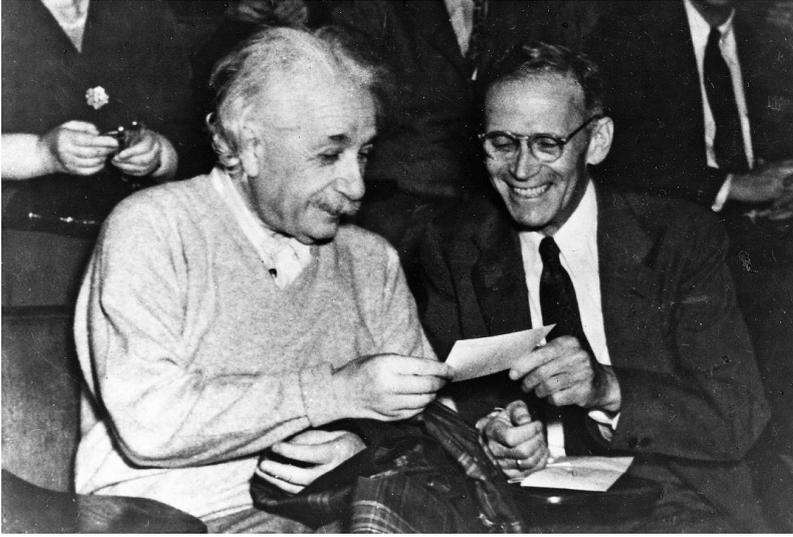
Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 164 erklärt.

ABB. 2 Nathanael Pringsheim ca. 1850. Quelle: Stiftung Preußischer Kulturbesitz, Sammlung Darmstaedter, Lb 1855, Bl. 38.

## IN KÜRZE

Nathanael Pringsheim

- war ein **Wegbereiter der modernen Botanik**,
- **beobachtete erstmals eine Befruchtung** bei einem lebenden Organismus,
- entdeckte die **Sexualität als ein allgemeines Lebensprinzip** von Pflanzen und Tieren,
- identifizierte bei Algen einen ► **Generationswechsel zwischen sexueller und asexueller Fortpflanzung**, dessen Variationen eine zentrale Rolle bei der Evolution der Landpflanzen spielen,
- gründete die **Deutsche Botanische Gesellschaft** und
- war maßgeblich am Aufbau der ersten **deutschen meeresbiologischen Forschungsanstalt auf Helgoland** beteiligt.



**ABB. 3** Die Familien Ladenburg und Einstein emigrierten Anfang der 1930er Jahre aufgrund der zunehmenden Verschlechterung der Lage für Juden in Deutschland nach Princeton und waren eng befreundet. Es gab reichlich Gesprächsstoff, denn 1928 war Rudolf Ladenburg der erste experimentelle Nachweis der induzierten Emission von Strahlung gelungen, die Einstein bereits 1907 in seiner Theorie der Wärmestrahlung vorausgesagt hatte. Ladenburgs Entdeckung war ein entscheidender Meilenstein für die spätere Entwicklung des Lasers [26]. Anlass für das Foto von Rudolf Ladenburg mit Albert Einstein ist die Verabschiedung Rudolf Ladenburgs als Leiter des *Palmer Physical Laboratory* in Princeton, 1950. Foto: privat.

Im Jahr 1865 folgte Pringsheim einem Ruf an die Großherzoglich-Herzoglich-Sächsische-Gesamtuniversität Jena. Mit seiner Berufung als Nachfolger des von ihm verehrten Schleiden wurde unter dem Dach der Philosophischen Fakultät der Universität Jena ein neues Pflanzenphysiologisches Institut gegründet. Dies geschah, obwohl die Medizinische Fakultät bereits über ein eigenes Physiologisches Institut verfügte. Diese Gründung markierte die zunehmende Trennung der Botanik von der Medizin und stellte einen Meilenstein in der Entwicklung der Botanik als eigenständige naturwissenschaftliche Disziplin dar. Das Pflanzenphysiologische Institut war bahnbrechend, denn es war das erste seiner Art in Deutschland. Es diente als Vorbild für viele ähnliche Einrichtungen an anderen deutschen und europäischen Universitäten. Mit seiner Berufung nach Jena wurde Pringsheim auch zum Direktor des Botanischen Gartens ernannt, dessen Entwicklung eng mit Johann Wolfgang von Goethe verknüpft ist.

Jedoch blieb Pringsheim nur vier Jahre in Jena. Ein wesentlicher Grund für seinen Weggang war die Verschlimmerung seines Asthmaleidens. Eine Erbschaft ermöglichte ihm die Rückkehr nach Berlin als Privatgelehrter. Dort betrieb er ab 1868 ein Privatlabor, in dem namhafte Botaniker wie Wilhelm Pfeffer, Johannes Reinke und Alexander Tschirch als Assistenten forschten. Zudem nutzte er seinen guten Ruf und sein großes wissenschaftliches Netzwerk, um nicht nur die Deutsche Botanische Gesellschaft

(DBG, <https://www.deutsche-botanische-gesellschaft.de>; die DBG besitzt eine Sektion Phykologie, <https://www.deutsche-botanische-gesellschaft.de/sektionen/sektion-phykologie>) ins Leben zu rufen, sondern auch die Gründung des ersten deutschen meeresbiologischen Instituts auf Helgoland zu ermöglichen (s. u.).

Nathanael Pringsheim verstarb am 6. Oktober 1894 in Berlin. Nach seinem Ableben wurden Nachrufe in allen bedeutenden naturwissenschaftlichen Zeitschriften veröffentlicht, darunter auch in der renommierten Zeitschrift *Nature* [6]. Dies unterstreicht seine herausragende Stellung und Bedeutung in der internationalen wissenschaftlichen Gemeinschaft. Er war der erste Wissenschaftler in seiner Familie, aus der weitere namhafte Naturwissenschaftler hervorgingen. Sein Schwiegersohn Albert Ladenburg war Chemiker und wurde bekannt für die Entschlüsselung der Struktur des „Ladenburg-Benzols“ und der Entdeckung der „Ladenburg-Synthese“. Diese erlaubt die chemische Herstellung des Alkaloids Coniin, einem komplexen Naturstoff, der zuvor nur aus Pflanzen extrahiert werden konnte. Albert Ladenburg war eng mit Clara Schumann befreundet, mit der er regelmäßig gemeinsam musizierte und die auch Patin seines ältesten Sohnes wurde. Sein zweitältester Sohn war der Atomphysiker Rudolf Ladenburg (Abbildung 3), der seinen Vornamen nach seinem Patenonkel Rudolf Virchow, einem Wegbereiter der Zelltheorie, trägt. Rudolf Ladenburg interpretierte Lichtstreuungsphänomene erstmals aus quantentheoretischer Perspektive und ebnete damit frühzeitig einen Weg für die Entwicklung der Quantenmechanik, wie sie später von Werner Heisenberg formuliert wurde.

Zwei nahe Verwandte von Nathanael Pringsheim, seine Nichte Martha Liebermann und seine Enkelin Irene Sara Carst, wurden Opfer des Naziterrors. Martha Liebermann war die Ehefrau des bekannten Malers Max Liebermann. Sie beging 1943 am Tag vor ihrer geplanten Deportation in das KZ Theresienstadt Suizid. Irene Sara Carst unterstützte jüdische Kinder auf ihrer Flucht nach England. Daher erließ die Gestapo 1938 einen Haftbefehl gegen sie. Im April 1942 wurde sie in das Zwangsarbeitslager Trawniki deportiert und dort vermutlich ermordet.

### Das erste Mal beobachtet

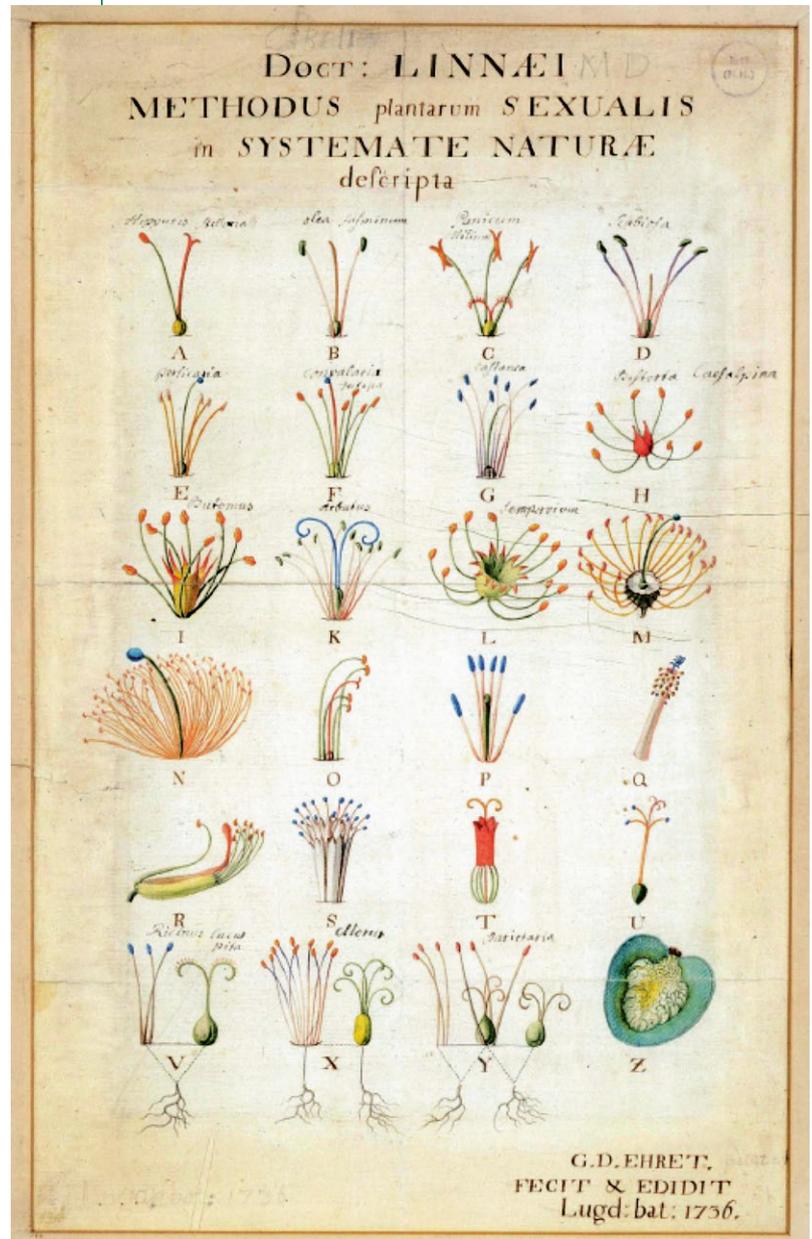
Pringsheims Forschung zielte auf die Entwicklung und Fortpflanzung von Pflanzen. Während die sexuelle Fortpflanzung bei Menschen und Tieren offensichtlich ist, war lange unklar, ob sich auch Pflanzen sexuell fortpflanzen. Erst im frühen 19. Jahrhundert wurde die Sexualität Höherer Pflanzen allgemein anerkannt. Die Frage lautete nun: Wie steht es um die Niederen Pflanzen, also Algen, Moose und Farne (Abbildung 4)? Mitte des 19. Jahrhunderts wurde klar, dass sich auch Moose und Farne sexuell vermehren können. Nun richtete sich die Aufmerksamkeit auf die zuvor vernachlässigten Algen, denen man bislang höchstens eine asexuelle Vermehrung durch ► Sporen oder Fragmentierung zugebilligt hatte.

Mitte des 19. Jahrhunderts beobachtete der französische Botaniker Thuret, wie größere kugelförmige Zellen der *Fucus*-Alge – die er als Ruhesporen bezeichnete – von winzigen Protoplasma-Körperchen umkreist wurden, von denen er bereits annahm, dass es sich um Spermatozoiden, also männliche Keimzellen, handelte [7]. Er stellte fest, dass die Ruhesporen nur keimten, nachdem sich die kleinen beweglichen Sporen angeheftet hatten. Heute wissen wir, dass es sich bei den Ruhesporen um Oozyten handelt, also um die weiblichen Keimzellen. Der eigentliche Akt der Befruchtung war zu diesem Zeitpunkt jedoch noch nicht beobachtet worden.

Es war Nathanael Pringsheim, dem schließlich die erstmalige Beobachtung des Befruchtungsakts bei einer Alge gelang. Pringsheim war unmittelbar nach der Veröffentlichung von Thurets bahnbrechenden Ergebnissen nach Helgoland gereist, denn die Steilküsten der Hochseeinsel bieten einen natürlichen Lebensraum für die Braunalge *Fucus vesiculosus* (Blasentang), Thurets bevorzugtes Studienobjekt. Pringsheim wollte die Ergebnisse von Thuret überprüfen, erkannte aber schnell die äußerst schwierige experimentelle Handhabung von *Fucus*. Auf Helgoland kam ihm die Idee, für seine Untersuchungen zum Befruchtungsakt nicht die Makroalge *Fucus*, sondern die einfacher gebaute Mikroalge *Vaucheria sessilis* zu verwenden. Diese Süßwasseralge erlaubte es ihm, die Fortpflanzungsorgane in ihrem natürlichen Zustand ohne zusätzliche Hilfsmittel auch zu Hause in Berlin zu untersuchen und sodann erstmals eine innere Befruchtung, eine Urform der Sexualität, zu beobachten (Abbildung 5). Ausschließlich mittels akribischer Beobachtungen gelang es Pringsheim nachzuweisen, dass auch Algen sexuelle Wesen sind. Er revolutionierte das Verständnis der „niederen“ Pflanzenwelt, indem er sexuelle Fortpflanzung als ein universelles Lebensprinzip identifizierte [1]. Mit seinen konsequent experimentell gewonnenen Erkenntnissen hinterfragte er wesentlich die metaphysischen Vorstellungen in der Botanik. International wurde er für diese Beiträge als Wegbereiter der modernen Botanik und Biologie anerkannt.

Mit seiner aufsehenerregenden Entdeckung der Befruchtung in *Vaucheria*, einer Gelbgrünen Alge (Xanthophyceae), war das nächste Forschungsziel klar. Es galt nun, eine sexuelle Fortpflanzung auch in anderen Algenarten nachzuweisen. Pringsheims Arbeiten zur Sexualität von ▶ Grünalgen sind hier besonders hervorzuheben, denn manche der mehrzelligen Grünalgen haben viele Gemeinsamkeiten mit Höheren Pflanzen, die sich aus Vertretern der Grünalgen entwickelt haben. Bereits kurz nach der Entdeckung der Befruchtung bei Gelbgrünen Algen beschrieb Pringsheim auch erstmals die innere Befruchtung bei einer Grünalge der Gattung *Oedogonium* (Kappenalgen). Pringsheim klärte die sexuelle Fortpflanzung auf und zeigte, dass „Zwergmännchen“ hierbei eine zentrale Rolle spielen (Abbildung 6). Bei der Grünalge *Pandorina morum* entdeckte Pringsheim schließlich eine noch rudi-

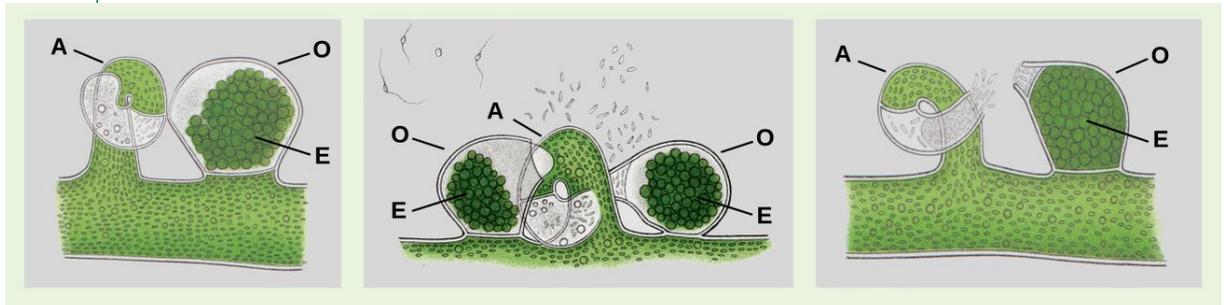
ABB. 4 | „SEXUELLE KLASSIFIKATION“ DES PFLANZENREICHS



Carl von Linné unterschied in seinem Sexuelsystem der Pflanzen 24 Klassen aufgrund von Zahl und Position der Staubblätter (männliche Geschlechtsorgane) und Stempel (weibliche Geschlechtsorgane). Die 24. Klasse (Z) sticht sofort ins Auge. Sie ist sehr heterogen und umfasst die Kryptogamen, also die Niederen Pflanzen, die nach Linné „heimlich Hochzeit feiern“. Es ist diese Klasse, deren sexuelle Geheimnisse maßgeblich von Nathanael Pringsheim entschlüsselt wurden. Quelle: Georg Ehrets Originalzeichnung zur Illustration des Sexuelsystems der Pflanzen. The Natural History Museum, London.

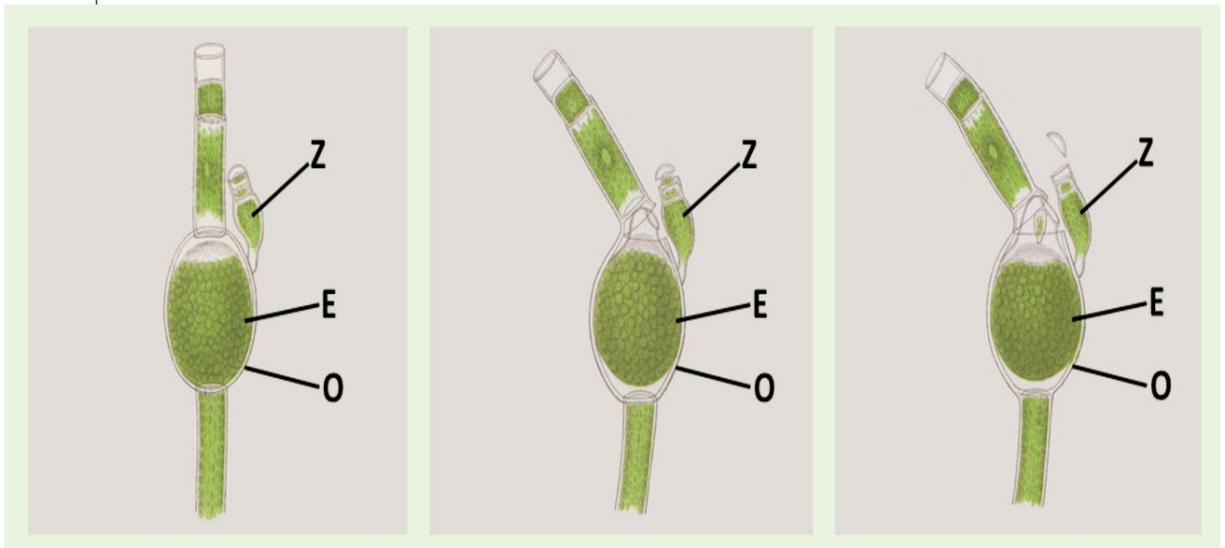
mentärere Form der Sexualität [8]. Diese Alge besitzt keine spezialisierten Geschlechtsorgane. Hingegen entwickeln sich alle Zellen einer Kolonie zu großen Eizellen oder kleinen begeißelten Spermatozoiden. Jeweils zwei Keimzellen unterschiedlichen Geschlechts vereinigen sich in dem die Kolonie umgebenden Wasser zur Zygote, ein Beispiel für

**ABB. 5 | URFORM DER SEXUALITÄT – INNERE BEFRUCHTUNG BEI VAUCHERIA SESSILIS**



Links: Entwicklungszustände der Sexualorgane vor der Befruchtung. Die großen Eizellen werden in ► Oogonien (O), die kleinen männlichen Geschlechtszellen (Spermatozoiden) in ► Antheridien (A) gebildet. Mitte: Sexualorgane während der Befruchtung. Die im ► Oogonium befindliche Eizelle (E) wird vom Spermatozoid durch eine Öffnung an der Spitze befruchtet. Rechts: Sexualorgane nach der Befruchtung. Aus der befruchteten Eizelle (Zygote) entwickelt sich eine Oospore, aus der unter günstigen Umweltbedingungen ein neuer Organismus entsteht. Originalzeichnungen von Nathanael Pringsheim [1].

**ABB. 6 | BEFRUCHTUNGSAKT EINER GRÜNALGE (OEDOGONIUM SPEC.)**



Gezeigt sind weibliche (kugelförmiges Oogonium (O), das die Eizelle (E) enthält) und männliche Sexualorgane (Antheridien bzw. Zwergmännchen (Z)): Entwicklungszustände der Sexualorgane in Vorbereitung (links), vor (Mitte) und während der Befruchtung (rechts). Originalzeichnungen von Nathanael Pringsheim [27].

äußere Befruchtung, einer weiteren Urform der Sexualität (Abbildung 7).

Pringsheims war es gelungen, erstmals eine Befruchtung bei einer Alge zu beobachten [1]. Erst mehr als zwanzig Jahre später gelang es Oscar Hertwig, die Befruchtung zum ersten Mal auch in einem tierischen Organismus zu beobachten [9]. Diese ist der pflanzlichen Befruchtung sehr ähnlich. Noch viel später wurde der Befruchtungsakt bei Höheren Pflanzen nachgewiesen, und zwar von Pringsheims Schüler Eduard Strasburger in Bonn [10, 11].

### Generationswechsel

Befruchtung und sexuelle Fortpflanzung erhöhen die genetische Vielfalt, setzen aber voraus, dass sich die Sexualpartner physisch begegnen. Im Gegensatz dazu ist bei asexueller Vermehrung kein Partner erforderlich, und es

lässt sich rasch eine große Anzahl von Nachkommen erzeugen. Neben der Entwicklung der Sexualität wurde die asexuelle Fortpflanzung im Verlauf der Evolution beibehalten. Es entwickelte sich ein sexuell-ase sexueller Generationswechsel, der die Vorteile beider Fortpflanzungstypen kombiniert.

Ein sexuell-ase sexueller Generationswechsel wurde erstmals bei Tieren beobachtet, und zwar bei Salpen, kleinen tönchenförmigen Meeresbewohnern [12]. Wilhelm Hofmeister zeigte Mitte des 19. Jahrhunderts, dass ein Generationswechsel auch für Moose und Farne typisch ist [13]. Es war Pringsheims Verdienst, dass er die Bedeutung des Generationswechsels wenig später auch für Algen erkannte. Er wies auf die Analogie des Generationswechsels von Moosen und Grünalgen der Gattung *Coleochaeta* hin (Abbildung 8): „Denn wie bei den Moosen sehen wir

auch bei den Coleochaeten als Produkt der Zeugung nicht eine unmittelbar zur neuen Pflanze entwicklungsfähige Spore entstehen, sondern jene zweite, verschiedengestaltige Generation – die Frucht – auftreten, in deren Zellen erst die Sporen sich bilden, welche die den Eltern gleichen Pflanzen wiedererzeugen“ [14].

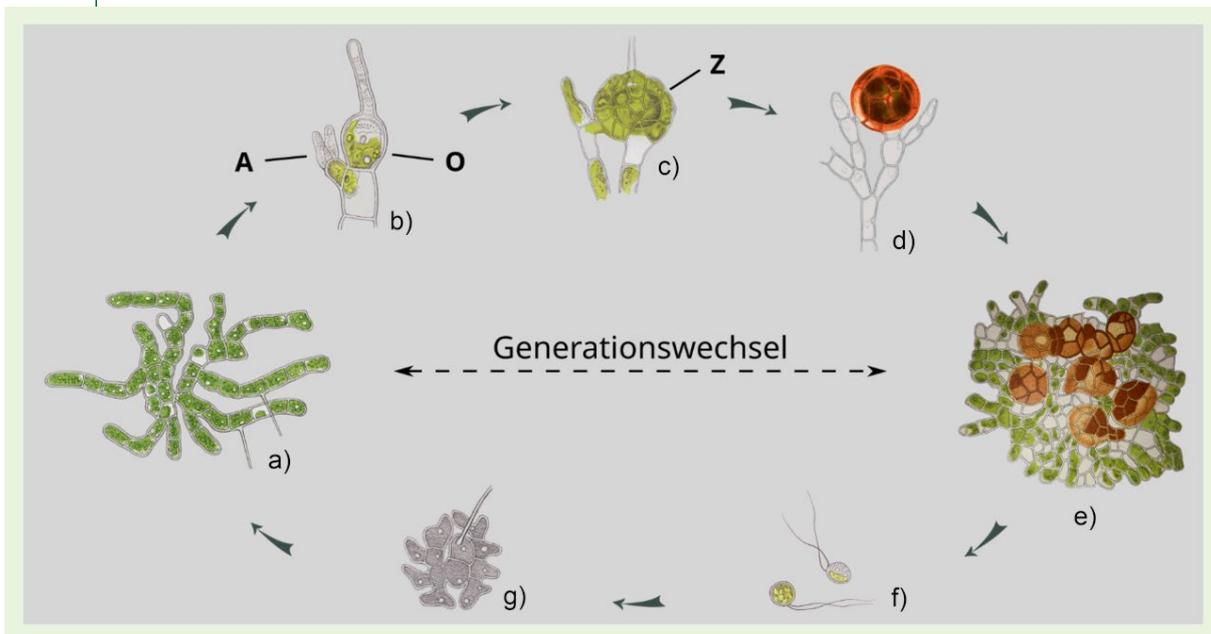
Und in der Tat lassen sich bei *Coleochaeta* deutlich zwei Generationen unterscheiden: eine „Sporengeneration“, die Sporen bildet, und eine Generation, die Geschlechtsorgane und Keimzellen entwickelt, der Gametophyt (siehe ► Generationswechsel). Allerdings ist in der „Sporen-Generation“ der Algen nur die Zygote, aus der sich die ► haploiden Sporen durch Reduktionsteilung entwickeln, ► diploid. Der Rest des Spermokarps, also der auf dem Gametophyten wachsenden „Sporengeneration“ besteht hingegen aus Zellen der haploiden „Mutterpflanze“. Bei Moosen jedoch wird die ganze „Frucht“, also der Sporophyt (siehe ► Generationswechsel), aus diploiden Zellen gebildet. Moose zeigen wie alle Landpflanzen einen sogenannten diplobiontischen Generationswechsel mit vielzelliger diploider Sporophyten- und vielzelliger haploider Gametophyten-Generation. Der haplobiontisch-haploide Generationswechsel der *Coleochaeta* hingegen, bei dem nur der haploide Gametophyt vielzellig ist, ist auch für alle anderen bisher untersuchten Vertreter aus der Gruppe der Charophyta, die als Urahnen der Landpflanzen gelten, typisch. Die Entstehung eines vielzelligen

**ABB. 7 | URFORM DER SEXUALITÄT – ÄUSSERE BEFRUCHTUNG BEI PANDORINA MORUM**



Bei der sexuellen Fortpflanzung von *Pandorina* werden alle Zellen zu Geschlechtszellen. Es gibt keine Sexualorgane. Je zwei verschieden große Geschlechtszellen verschmelzen (b) und werden zur Zygote, aus der sich eine Oospore entwickelt. Nach einer Ruheperiode entlässt diese eine begeißelte Schwärmspore, aus der eine neue Algenkolonie entstehen kann. Originalzeichnung von Nathanael Pringsheim [8].

**ABB. 8 | URFORM DER SEXUALITÄT – GENERATIONSWECHSEL BEI COLEOCHAETA SPEC.**



Der Gametophyt (a) entwickelt flaschenförmige Oogonien (O) und paarige Antheridien (A), die Spermatozoiden bilden, welche sich zu den Oogonien bewegen (b). Nach der Befruchtung werden die nun die Zygote (Z) enthaltenden Oogonien durch Zellfäden eingehüllt (c). Es entwickelt sich die „Frucht“, das sogenannte Spermokarp (d), das auf dem Gametophyten wächst (e) und in dem die Zygote als Oospore überwintert. Im Frühjahr kommt es in den Früchten zur Meiose und der Bildung von Zoosporen (f), aus denen ohne Sexualität Keimlinge (g) entstehen und daraus die gametophytische Generation (a), die sich wiederum sexuell fortpflanzen kann. Abb.: Jörn Starrau, Dresden, unter Verwendung der Originalzeichnungen von Nathanael Pringsheim [14].

**ABB. 9 | APOSPORIE BEIM SCHLAFMOOS  
(HYPNUM SERPENS)**



**Vorkeim und blättriges Moospflänzchen (der Gametophyt) wachsen direkt aus dem Stiel (Sporophyt) ohne die Zwischenstufe Sporen.** Originalzeichnung von Nathanael Pringsheim [17].

diploiden Sporophyten, d. h. des diplobiontischen Generationswechsels der Landpflanzen aus dem haplobiontisch-haploiden Generationswechsel der *Coleochaeta* ist ein fundamentales evolutionäres Problem [15].

Mögliche Lösungen gehen auf zwei bereits vor mehr als einem Jahrhundert entwickelte Theorien zurück: Die „antithetische“ bzw. Interpolationstheorie von Bower postuliert, dass der Sporophyt als neue Generation „eingeschoben“ wurde [16]. Nach der von Pringsheim vorgeschlagenen „homologen“ Theorie war der Sporophyt ursprünglich ein „modifizierter“ Gametophyt [17]. Nach dieser Auffassung entspricht der Gametophyt also ganz im Sinne von Goethes idealistischer Morphologie einer „Urpflanze“.

Pringsheim sah Belege für seine Theorie der Homologie in der von Farlow in Farnen beschriebenen ▶ Apogamie, bei der der Sporophyt ohne Befruchtung direkt aus dem Gametophyten entsteht [18], sowie der von ihm selbst bei Moosen entdeckten ▶ Aposporie, bei der sich der Gametophyt ohne Sporenstufe direkt aus dem Sporophyten entwickelt [19], Abbildung 9). Dies zeige, dass sich die Rollen von Gametophyt und Sporophyt vertauschen ließen [17]. Die aktuelle molekulargenetische

Perspektive liefert allerdings keine Begründung dafür, die Theorie der Homologie aufgrund der Apogamie bzw. Aposporie zu bevorzugen. Da sowohl der haploide Gametophyt als auch der diploide Sporophyt einer Pflanze dasselbe Genom besitzen, existiert eine genetische Verbindung, die die Fähigkeit zur gegenseitigen Umwandlung einschließt, und zwar unabhängig davon, ob der Sporophyt „homolog“ oder „antithetisch“ entstanden ist.

Aus heutiger Sicht lässt sich die Entwicklung eines eigenständigen Sporophyten am ehesten mit der Interpolationstheorie erklären [15]. Danach entwickelt sich der diploide Sporophyt durch mitotische Teilungen aus der Zygote. Des Weiteren geht die Motilität der Sporen verloren. Zusätzlich wird der Sporophyt räumlich vom Gametophyten getrennt, um seine eigene Lebensphase zu beginnen. Erst nach Abschluss dieser Phase finden die Meiose und die Bildung haploider Sporen statt. Pringsheims Forschungsergebnisse zeigen, dass der Generationswechsel ein entscheidender Faktor in der Evolution der Landpflanzen und ihrer Vielfalt ist. Pringsheim gebührt der Verdienst, als Erster auf einen Generationswechsel bei Algen hingewiesen und eine Theorie zu seiner Entstehung, die homologe Theorie, vorgeschlagen zu haben. Visionär wandte er sich den *Coleochaeta* zu, einer Grünalgen-Gattung mit einem hochentwickeltem Sexualsystem, ohne wissen zu können, dass fortgeschrittene Grünalgen zu den Urahnen aller Landpflanzen zählen.

## Meeresbiologie auf Helgoland

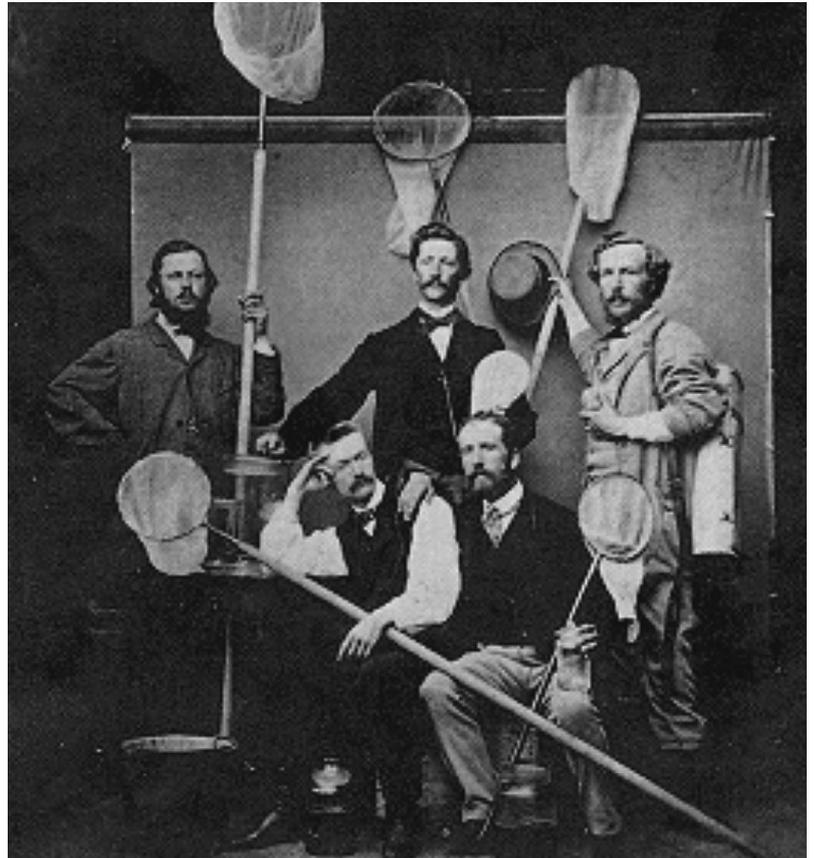
Helgoland ist die einzige deutsche Hochseeinsel und mit ihrer einzigartigen Flora und Fauna ein Paradies für Meeresbiologen und Ornithologen. Die Meeresbiologie erlebte im 19. Jahrhundert – inspiriert durch Darwins Evolutionstheorie – überall in Europa einen enormen Aufschwung. Darwins Ideen inspirierten Botaniker und Zoologen, Helgoland zur Erforschung der Evolution mariner Organismen zu besuchen. Da auf der Insel noch keine etablierte Forschungsanstalt existierte, führten sie ihre Untersuchungen in provisorischen Labors durch (Abbildung 10).

Die erste meeresbiologische Station in Europa wurde 1872 von dem deutschen Zoologen Anton Dohrn in Neapel eröffnet. Die Station diente als Modell für spätere Gründungen in anderen Ländern und war Treffpunkt führender Zoologen wie Ernst Haeckel und Künstler wie Paul Klee und Arnold Böcklin. Dohrn träumte von einem europäischen Netzwerk solcher Einrichtungen, verbunden durch die von ihm geliebte Eisenbahn. Die Idee, auch in Deutschland eine Meeresstation zu gründen, stammte ursprünglich von dem Zoologen Ernst Heinrich Ehlers, der diesen Vorschlag erstmals 1876 in einem Schreiben an den preußischen Kultusminister präsentierte. Ehlers hatte dabei schon Helgoland als geeigneten Standort ins Auge gefasst. Jedoch blieben lange Zeit alle Bemühungen, die Idee umzusetzen, erfolglos. Es gelang nicht, sich über organisatorische und finanzielle Rahmenbedingungen und

einen geeigneten Standort der Station an der Ost- oder Nordsee zu einigen. Einflussreichster Gegner einer deutschen Forschungsstation war Anton Dohrn, der – in Deutschland bestens wissenschaftlich und politisch vernetzt – Konkurrenz für seine Station in Neapel fürchtete. Dohrn bekannte in einem Brief an seine Frau, dass er „ganz im Stillen dem Helgoland-Kiel-Projekt ein Bein nach dem anderen stelle, es sowohl in Potsdam beim Kronprinzen denunziert habe als auch im Unterrichtsministerium und bei Reichstagsabgeordneten.“<sup>1</sup>

1890 änderten sich die politischen Rahmenbedingungen – in diesem Jahr wurde Helgoland an das Deutsche Reich übergeben. Zuvor war Helgoland Teil des Vereinigten Königreichs Großbritannien und Irland<sup>2</sup>. Nathanael Pringsheim erkannte rasch die Chancen, die in dem Machtwechsel lagen und erweckte die Initiative zu einer Stationsgründung auf Helgoland zu neuem Leben. Er hatte zuvor bereits viele Jahre vergebens an den verschiedensten Fronten für eine Station auf Helgoland gekämpft. Pringsheim war als ideenreicher Wissenschaftler, kluger Vermittler und gewiefter Organisator national und international geschätzt und bestens vernetzt. Er war erstmals 1852 als achtundzwanzigjähriger Dozent der Botanik auf Helgoland, um Proben für seine Forschung zur Algensexualität zu sammeln (s. o.), und kehrte später immer wieder auf die Insel zurück.

Nun ging es plötzlich Schlag auf Schlag. Noch vor der offiziellen Übernahme der Insel durch Kaiser Wilhelm II. gründete sich auf Pringsheims Initiative eine Kommission, welche die Stationsgründung vorantrieb und eine Denkschrift verfasste, die noch einmal pointiert den dringenden Bedarf einer Forschungsstation dokumentierte. Nathanael Pringsheim gelang es mit enormer Willensstärke und großem Verhandlungsgeschick, vorhandene Initiativen zu bündeln und den deutschen Kaiser persönlich vom Bau einer Forschungsstation auf Helgoland zu überzeugen. In einem Schreiben an Geheimrat Althoff vom preußischen Kultusministerium bemüht Pringsheim sogar Ebbe und Flut, um die Vorzüge Helgolands gegenüber einer Station an der Ostsee und der italienischen Station seines Widersachers Dohrn zu unterstreichen: „... Vom Standpunkt der Biologie erscheint die Ostsee mehr wie ein Brack-Wasserbecken, sowohl bezüglich der Menge als der Ausbildung der Organismen, die sie enthält, und außerdem besitzt sie keine Ebbe und Fluth, wenigstens keine solche, die für die biologische Forschung in Betracht kommt. In dem Vorhandensein von Ebbe und Fluth liegt auch der große Vorteil, den eine Station an der Nordsee einer solchen an den



**ABB. 10** Erste biologische Forschung auf Helgoland. Die im 19. Jahrhundert rasch wachsende Zahl von Naturforschern, die Helgoland besuchte, musste viel improvisieren, da es auf der Insel noch keine etablierte Forschungsanstalt gab. Gruppenaufnahme mit den Meeresbiologen Anton Dohrn, Richard Greef, Ernst Haeckel (stehend von links nach rechts), Matthijs Salverda und Pietro Marchi (sitzend von links nach rechts) auf Helgoland 1865 in einem provisorischen Laboratorium. Quelle: Archiv der Biologischen Anstalt Helgoland.

westlichen Küsten von Italien, z. B. von der in Neapel voraus hat.“<sup>3</sup>

Auch nachdem Dohrn erkannt hatte, dass eine Station auf Helgoland sich nicht mehr verhindern ließ, warnte er in einem Brief an Althoff davor, ein zu großes Institut zu errichten und empfiehlt „mit verhältnismäßig kleinen Dimensionen“ zu beginnen. Auch beschreibt er Schwierigkeiten des Standorts, die die Suche nach einem geeigneten Kandidaten für die Institutsleitung mit genügender psychischer Stabilität weiter erschweren würden: „Es darf ferner nicht ausser Acht gelassen werden, dass die Existenz in Helgoland, so angenehm sie während einiger Sommermonate sein mag, doch für den größeren Theil des Jahres eine recht einsame ist, und wohl kaum von Jedermann ausgehalten werden dürfte. Manch Einer, der sich vielleicht für die neue Stellung als geeignet erweisen könnte, hält vielleicht dieses Abgeschlossenheit von der übrigen Welt nicht aus, und erleidet Einbusse an seiner natürlichen Leistungskraft. Der geborene Einsiedler wiederum ist schwerlich ein richtiger Mann für solch ein Institut.“<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Zitiert nach [25]: Archiv der Universität Leipzig. Anton-Dohrn-Archiv der Zoologischen Station Neapel. Bd. 45, Brief vom 15.10.1876, Berlin

<sup>2</sup> Die Übergabe der Insel an das Deutsche Reich wurde im „Helgoland-Sansibar-Vertrag“ geregelt. Helgoland ging ans Deutsche Reich, das im Gegenzug die britischen Kolonialinteressen in Ostafrika anerkannte.

<sup>3</sup> Schreiben von Nathanael Pringsheim an Friedrich Althoff vom 21.7.1890, zitiert nach [25].

<sup>4</sup> Brief von A. Dohrn an F. Althoff vom 7.4.1891, GSTA Preuß. Kulturbesitz, Rep. 76 Vc. Sekt. 1 Tit. XI, Generalia, Wissenschaftssachen, Teil II, Nr. 10a. Die Beamten der Biologischen Anstalt Helgoland, Bd. 1, Bl. 10–12. Zitiert nach [25].



**ABB. 11** Erstes Dienstgebäude der Biologischen Anstalt Helgoland: Die 1892 gegründete Biologische Anstalt war zuerst provisorisch in einem ehemaligen Logierhaus untergebracht und konnte 1894 in die ehemalige Post (vorderes Gebäude im Bild) einziehen. Quelle: Archiv der Biologischen Anstalt Helgoland.

Dohrns Vorstöße blieben jedoch letztlich erfolglos. Schon 1892 konnte die Biologische Forschungsanstalt auf Helgoland eröffnet werden (Abbildung 11). Die Einbeziehung botanischer Aspekte im wissenschaftlichen Programm der Station ist Nathanael Pringsheim zu verdanken, der sich in allen wichtigen Gremien durchsetzungsstark für die Belange der Botanik stark gemacht hatte. Der Name Nathanael Pringsheim verbindet sich aufs Engste auch mit dem Nordseemuseum auf Helgoland und der Nathanael-Pringsheim-Stiftung. Seine Töchter stellten aus dem Erbe ihres Vaters die beträchtliche Summe von 25.000 Reichsmark zur Verfügung, die den Bau des Nordseemuseums ermöglichte. Die Nathanael-Pringsheim-Stiftung wurde 1992 zur Förderung der Biologischen Anstalt Helgoland gegründet. Die Anstalt wurde 1998 in das Alfred-Wegener-Institut (AWI) eingegliedert. Da bei diesem bereits ein Förderverein bestand, wurde die Pringsheim-Stiftung aufgelöst und das Restvermögen dem AWI-Förderverein zugeführt.

### Einordnung seines Werks

Algen sind eukaryotische pflanzliche Organismen, denen die typischen Organe höherer Pflanzen wie Spross und Wurzel fehlen und die vorwiegend in Gewässern und nassem Böden leben [20]. Durch Photosynthese produzieren sie Sauerstoff und fixieren Kohlendioxid. Damit spielen sie eine essenzielle Rolle für unser Leben. Mikroalgen im Meer sind zusammen mit den Blaualgen (Cyanobakterien) für etwa die Hälfte der globalen Kohlendioxidfixierung

verantwortlich [21]. Sie stehen an der Basis vieler Nahrungsketten. Die Untersuchung ihrer Vermehrungsmechanismen – einschließlich ihrer Fortpflanzung und Sexualität – ist von entscheidender Bedeutung, um ihr Verhalten und ihre biologische Vielfalt besser zu verstehen. Aus evolutionärer Sicht sind Algen besonders faszinierend, da einige Arten durch eine primäre Endosymbiose entstanden sind wie zum Beispiel die Grün- und Rotalgen, während andere, z.B. die Braunalgen, sich durch sekundäre Endosymbiose entwickelt haben [5]. Pringsheim selbst vertrat eine von Goethe inspirierte idealistische Evolutionstheorie, die eine morphologische Entfaltung von Organismen aus einem Urtyp (vgl. Urpflanze) postulierte.

Nathanael Pringsheim widmete sein Forscherleben den Lebenszyklen von Algen. Seine wegweisenden Beobachtungen über die „Urformen der Sexualität“ bei Grünalgen wiesen bereits auf ihre evolutionäre Bedeutung hin, die später durch genetische Analysen bestätigt wurde. Er identifizierte die männlichen und weiblichen Fortpflanzungsorgane bei vielen Algenarten und beobachtete erstmals bei Algen eine Befruchtung, also die Verschmelzung von männlichen und weiblichen Keimzellen. Seine bedeutsamste Errungenschaft war zweifelsohne die Entdeckung, dass bei bestimmten Grünalgen erstmals im Pflanzenreich ein Generationswechsel zwischen selbstständigen, sich sexuell und asexuell reproduzierenden Generationen stattfindet. Mit Weitsicht widmete er sich den *Coleochaeta*, einer Gattung der Grünalgen mit einem fortgeschrittenen Sexualsystem, ohne wissen zu können, dass diese zu den Urahnen aller Landpflanzen gehören [22, 23]. Der erstmals in Grünalgen auftretende Generationswechsel wird in Anpassung an das Leben auf dem Land in der Evolution der Landpflanzen modifiziert (Abbildung 12).

Um das Land erfolgreich zu erobern, mussten Moose als die ersten Landpflanzen das Sexualverhalten der im Wasser lebenden Grünalgen so an das Landleben anpassen, dass eine geschützte Entwicklung ihrer Keimzellen garantiert ist. Dies gelang ihnen dadurch, dass der Gametophyt von Moosen wie bei den von Pringsheim untersuchten *Coleochaeta* typischerweise flach auf dem Boden und im Kontakt zu tropfbar-flüssigem Wasser ausgebreitet ist. So können sich die begeißelten männlichen Geschlechtszellen (Spermatozoide) im wässrigen Milieu zu den Eizellen bewegen, die in den weiblichen Geschlechtsorganen festsitzen. Daher sind Moose auf Wasser angewiesen. Der unscheinbare Sporophyt bildet sich wie bei den *Coleochaeta* auf dem Gametophyten und wird von diesem mit Nährstoffen versorgt.

Die Moose ebneten den Weg für die Farne – auch sexuell. Den Farnen gelang es auf Basis des von den Moosen ererbten Generationswechsels vom Wasser unabhängiger zu werden und auch größere Individuen zu entwickeln. Der Generationswechsel ist bei Farnen zwar immer noch wasserabhängig, aber im Vergleich zu Moospflanzen in einer deutlich reduzierten Form. Der Gametophyt, der

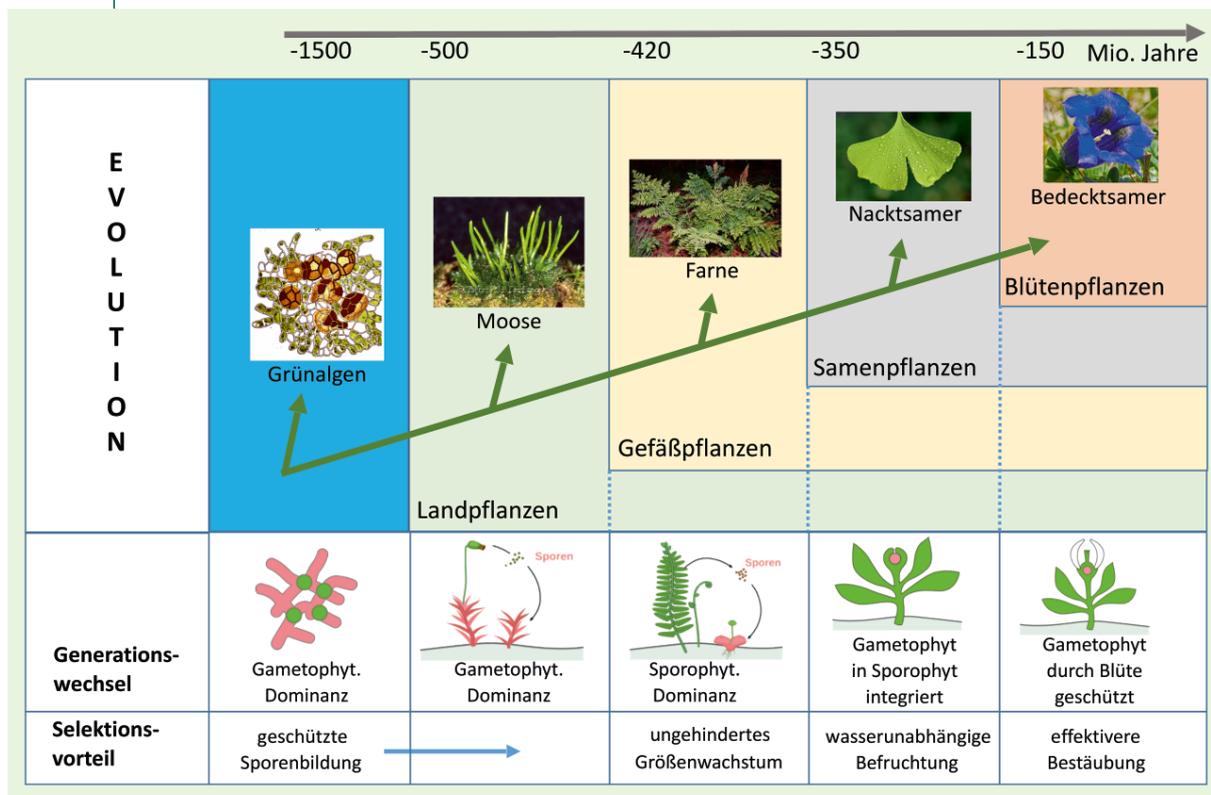
sogenannte Vorkeim, blieb bei den Farne – ähnlich wie bei den Moosen – erdverbunden und ähnelt tatsächlich bei vielen Farnarten einem Lebermoos. Auch der Gametophyt der Farne produziert begeißelte Spermatozoide, die ihren Weg zu den weiblichen Geschlechtsorganen in einer Flüssigkeit zurücklegen. Um im Kontakt mit dem feuchten Boden bleiben zu können, ist die Größe des unscheinbaren Gametophyten begrenzt. Anders als bei den Moosen hat sich aber der Sporophyt vom Gametophyten emanzipiert und ist zu einem eigenständigen, frei lebenden Organismus geworden, der oft durch den Gametophyten hindurchwächst. So wurde bei den Farne der Sporophyt (die Sporen produzierende Generation) vorherrschend.

Beim Generationswechsel der Nackt- und Bedecktsamer ist der Gametophyt im Vergleich zu Farne noch weiter reduziert. Er besteht aus nur wenigen Zellen und fällt so kaum als eigene Generation ins Auge. Wie bereits bei den Farne dominiert der Sporophyt, der als Baum, Strauch oder Kraut in Erscheinung tritt. Bei Bedecktsamern ist der Gametophyt zusätzlich durch die Blüte geschützt, was zudem eine effektivere Bestäubung ermöglicht. Bei den Samenpflanzen führte die stetige Verkleinerung des Gametophyten und die Einverleibung des

weiblichen Gametophyten in den Mutter-Sporophyten letztlich zur vollständigen Unabhängigkeit des Sexualaktes von tropfbar-flüssigem Wasser. Das ist wahrscheinlich der entscheidende Grund dafür, dass Samenpflanzen heute die vorherrschende Lebensform unter den Landpflanzen darstellen. Dennoch tragen sie in ihrer Fortpflanzungsweise noch das Erbe der Grünalgen in sich: Der Befruchtungsakt von unbeweglichen weiblichen Eizellen durch bewegliche männliche Keimzellen ähnelt dem ihrer Algenvorfahren. Im Laufe der Evolution hat sich jedoch der Körper stark umgebildet und entwickelte sich zu einem immer komplexeren Schutzorgan für die Keimzellen [24].

Wie hier dargestellt, waren Pringsheims Forschungsarbeiten zu Algen bahnbrechend. Sie brachten nicht nur Klärungen hinsichtlich ihrer Fortpflanzung und Sexualität, sondern stellten auch einen wichtigen Beitrag zum Verständnis der Evolution der Pflanzen dar. Darüber hinaus spielte Pringsheim eine wichtige Rolle bei der Entwicklung der Botanik als Experimentalwissenschaft. Er entwickelte neue Methoden und Techniken zur mikroskopischen Untersuchung von Pflanzenzellen und betonte die Bedeutung der Grundlagenforschung als Basis für weitere Studien und Anwendungen in anderen biologischen Bereichen. Pringsheims Arbeit erweiterte das Verständnis

ABB. 12 | EVOLUTION DER LANDPFLANZEN



**Die Evolution der Landpflanzen – von vielzelligen Grünalgen und weiter über Moose und Farne bis zu Nackt- und Bedecktsamern (Blütenpflanzen) – ist geprägt von Variationen im Generationswechsel, die aus der natürlichen Selektion resultieren. Der Generationswechsel, zuerst von Nathanael Pringsheim bei Grünalgen beschrieben, umfasst eine Gametophytengeneration (hier rot dargestellt) und eine Sporophytengeneration (hier grün dargestellt).**

## GLOSSAR

**Antheridium:** Männliches Sexualorgan „Niederer Pflanzen“ (Algen, Moose und Farne), das der Produktion männlicher Gameten, den **Spermatozoiden**, dient.

**Apogamie:** Entwicklung des Sporophyten aus unbefruchteten Zellen des Gametophyten.

**Aposporie:** Entwicklung des Gametophyten aus dem Sporophyten, ohne dass die übliche Sporenbildung stattfindet.

**Diploidie:** Eine diploide Zelle besitzt zwei vollständige Chromosomensätze – einen von der Mutter und einen vom Vater. Bei Menschen sind sämtliche Körperzellen diploid und enthalten 46 Chromosomen: je 23 von der Mutter und 23 vom Vater. Chromosomen spielen eine entscheidende Rolle bei der Vererbung, da sie die genetischen Informationen von den Eltern an die Nachkommen weiterleiten. Siehe auch ► Haploidie.

**Generationswechsel:** Landpflanzen zeichnen sich durch einen **diplobiontischen Generationswechsel** aus. Das bedeutet, ihr Lebenszyklus umfasst zwei vielzellige Generationen: die diploide Generation (**Sporophyt**), die für die Sporenbildung zuständig ist, und die haploide Generation (**Gametophyt**), die Geschlechtszellen erzeugt. Die Befruchtung markiert den Beginn der Entwicklung eines neuen, vielzelligen Sporophyten. Im Gegensatz dazu weisen einige Organismen einen **haplobiontischen Generationswechsel** auf, bei dem nur eine der Generationen vielzellig ist. Viele Algen und Pilze zeigen beispielsweise einen **haplobiontisch-haploiden Generationswechsel**, bei dem ausschließlich der Gametophyt vielzellig ist. In diesen Fällen besteht der Sporophyt nur aus einer einzigen Zelle – der diploiden **Zygote**, die bei der Befruchtung entsteht und unmittelbar eine **Meiose (Reifeteilung)** durchläuft, um wiederum haploide Zellen zu bilden. Säugetiere, einschließlich des Menschen, sind durch einen **haplobiontisch-diploiden Generationswechsel** gekennzeichnet, bei dem nur die diploide Phase vielzellig ist.

**Grünalgen:** Diese Algen besitzen Chloroplasten, deren Pigmente und Struktur derjenigen der Landpflanzen ähneln. Es wird angenommen, dass vielzellige Grünalgen die Vorfahren der Landpflanzen sind.

**Haploidie:** Eine haploide Zelle verfügt über einen vollständigen Satz von Chromosomen. Chromosomen sind Strukturen im Zellkern, die die genetische Information in Form von DNA tragen. Bei Organismen, die sich sexuell fortpflanzen, sind die Geschlechtszellen – also Spermien und Eizellen – haploid. Bei einigen Organismen wie bestimmten Algen und Pilzen verläuft der Großteil des Lebenszyklus in der haploiden Phase. Siehe auch ► Diploidie.

**Oogonium:** Weibliches Geschlechtsorgan bei Algen, in dem weibliche Geschlechtszellen (Eizellen) ausgebildet werden.

**Spore:** Sporen fungieren als Reproduktionseinheiten und ermöglichen die Ausbreitung und Überdauerung von Organismen. **Oosporen** bilden sich durch die Vereinigung von zwei Geschlechtszellen unterschiedlicher Art und können eine Ruhephase einlegen, bis die äußeren Bedingungen ihre Aktivierung begünstigen. **Zoosporen**, auch als **Schwärm-sporen bezeichnet**, sind in der Lage, eine neue Pflanze zu bilden, ohne dass eine Befruchtung stattfinden muss. Im Gegensatz zu Oosporen sind sie in der Regel haploid.

der Zellbiologie und der Fortpflanzung von Organismen und legte das Fundament für ein tieferes Verständnis der Gründe und Mechanismen der Lebensdiversität und der biologischen Prozesse, die Zellen und Organismen formen und beeinflussen. Viele Fragen bleiben offen, aber dank der bahnbrechenden Forschungsarbeiten von Nathanael Pringsheim und anderen auf dem Gebiet der Sexualität und Entwicklung sind wir überhaupt in der Lage, diese Fragen zu stellen.

## Zusammenfassung

Nathanael Pringsheim, geboren am 30. November 1823, begann seine wissenschaftliche Laufbahn mit Studien in Philosophie und Medizin, bevor er sich der experimentell-analytischen Botanik zuwandte, deren Entwicklung er maßgeblich mitgestaltete und dabei eine Pionierrolle übernahm. Seine Forschungen zu Algen veränderten das zeitgenössische Verständnis von Sexualität, die er als allgemeines Lebensprinzip erkannte. Er identifizierte bei Algen zudem einen Generationswechsel zwischen sexueller und asexueller Fortpflanzung, welcher die genetische Vielfalt und Anpassungsfähigkeit fördert. Im Verlauf der Evolution der Landpflanzen ermöglichen Variationen im Generationswechsel die Eroberung neuer Lebensräume. Pringsheims Arbeit markiert den spannenden Übergang zur modernen Naturwissenschaft. Einerseits stand er der spekulativen Naturphilosophie und Metaphysik kritisch gegenüber und war bei seiner Untersuchung der individuellen Pflanzenentwicklung bereits fest in der modernen Biologie und Zelltheorie verankert. Andererseits hielt er an einer von Goethe beeinflussten idealistischen Evolutionstheorie fest. Seinen wissenschaftlichen Einfluss und sein organisatorisches Geschick nutzte er zur Gründung der Deutschen Botanischen Gesellschaft. Zudem war er maßgeblich an der Einrichtung der ersten deutschen meeresbiologischen Forschungsstation auf Helgoland im Jahr 1892 beteiligt.

## Summary

### Nathaniel Pringsheim and the sexual revolution in algae research

Nathanael Pringsheim, born on November 30, 1823, began his scientific career with studies in philosophy and medicine before turning to experimental analytical botany, whose development was significantly shaped by him while assuming a pioneer role at the same time. His research on algae revolutionized the contemporary understanding of sexuality, which he recognized as a fundamental principle of life. Additionally, he identified an alternation of generations between sexual and asexual reproduction in algae, which promotes genetic diversity and adaptability. In the course of plant evolution, variations in this alternation of generations enable the colonization of new habitats. Pringsheim's work marks an exciting transition to modern natural science. On the one hand, he critically opposed speculative natural philosophy and metaphysics and was firmly rooted in modern biology and cell theory in his investigation of

*individual plant development. On the other hand, he adhered to an idealistic theory of evolution influenced by Goethe. He used his scientific influence and organizational skills to establish the German Botanical Society. Moreover, he was significantly involved in the establishment of the first German marine biological research station on Helgoland in 1892.*

## Danksagung

Ich danke Dieter Volkmann (Bonn), Dieter Wolf-Gladrow (Bremen) und Michael Kücken (Dresden) herzlich für ihre wertvollen Anmerkungen zu den Entwürfen dieses Artikels. Mein Dank geht auch an Jörn Starrau (Dresden) für die Unterstützung bei der Erstellung der Abbildungen sowie an die Mitglieder meiner Arbeitsgruppe an der TU Dresden für anregende Diskussionen und ein inspirierendes Arbeitsumfeld.

## Schlagworte

Grünalgen, Coleochaeta, Urformen der Sexualität, Generationswechsel, Evolution der Landpflanzen, Deutsche Botanische Gesellschaft (DBG) e. V., Biologische Anstalt Helgoland (BAH)

## Literatur

- [1] N. Pringsheim (1855). Ueber die Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsacts, Monatsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften, 1–33.
- [2] L. Wolpert (1996). The evolution of the cell theory. *Current Biology* 6 (3), 225–228.
- [3] N. Pringsheim (1848). De forma et incremento stratorum crassiorum in plantarum cellula observationes quaedam novae („Neue Beobachtungen über Form und Wachstum der dickeren Schichten in der Pflanzenzelle“). Dissertation, Universität Berlin.
- [4] S. M. Adl et al. (2005). The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 52 (5), 399–451.
- [5] J. Gentil et al. (2017). Review: origin of complex algae by secondary endosymbiosis: a journey through time. *Protoplasma* 254 (5), 1835–1843.
- [6] D. H. Scott (1895). Nathanael Pringsheim. *Nature* 51, 399–402.
- [7] G. A. Thuret (1850). Recherches sur les zoospores des algues et les anthéridies des cryptogames. *Annales des Sciences Naturelle Botaniques* 3 (4), 214–260.
- [8] N. Pringsheim (1869). Ueber Paarung von Schwärmosporen, die morphologische Grundform der Zeugung im Pflanzenreiche. *Monatsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften*, 721–738.
- [9] O. Hertwig (1876). Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. *Morphologisches Jahrbuch* 1 (3), 347–434.
- [10] E. Strasburger (1884). Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. *Gustav Fischer, Jena*.
- [11] D. Volkmann (2013). Eduard Strasburger. 100. Todestag – dennoch hochaktuell. *Biologie in unserer Zeit* 43 (2), 118–124.
- [12] A. v. Chamisso und C. W. Eysenhardt (1821). De animalibus quibusdam e classe vermium Linnaeana, in circumnavigatione terrae, auspicante Comite N. Romanzoff, duce Ottone de Kotzebue, annis 1815–1818 peracta, observatis. *Fasciculus secundus, reliquos vermes continens. Nova acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum* 10 (2), 343–374.
- [13] W. Hofmeister (1851). Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildungen der Coniferen. Verlag von Friedrich Hofmeister, Leipzig.
- [14] N. Pringsheim (1858). Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. III. Die Coleochaeten. *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik* 2, 1–38
- [15] K. J. Niklas, U. Kutschera (2010). The evolution of the land plant lifecycle. *New Phytologist* 185, 27–41.
- [16] F. O. Bower (1890). On antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants. *Annals of Botany* 4, 347–370.
- [17] N. Pringsheim (1878). Ueber Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten. *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik* 11, 1–46
- [18] W. G. Farlow (1874). An asexual growth from the prothallus of *Pteris cretica*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 14, 266–272.
- [19] V. S. Bryan (2001). Apospory in mosses discovered by Nathanael Pringsheim in a brilliant epoch of botany. *The Bryologist* 104 (1), 40–46
- [20] M. S. Parker et al. (2008). Genomic insights into marine microalgae. *Annual Review of Genetics* 42, 619–645.
- [21] C. B. Field et al. (1998). Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281, 237–240.
- [22] D. Haig (2015). Coleochaete and the origin of sporophytes. *American Journal of Botany* 102 (3), 417–422.
- [23] Y.-L. Qiu et al. (2012). Evolution of the life cycle in land plants. *Journal of Systematics and Evolution* 50 (3), 171–194.
- [24] W. Zimmermann (1969). Geschichte der Pflanzen – Eine Übersicht. 2. Aufl., Deutscher Taschenbuch-Verlag, München.
- [25] P. Werner (1993). Die Gründung der Königlich Biologischen Anstalt auf Helgoland und ihre Geschichte bis 1945. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 47 (Suppl.), 1–182.
- [26] M. Bertolotti (2005). The history of the laser. *CRC Press, Boca Raton*.
- [27] N. Pringsheim (1856). Untersuchungen über Befruchtung und Generationswechsel der Algen. *Monatsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften*, 225–237.

## Verfasst von:



Andreas Deutsch studierte Mathematik und Biologie an der Universität Mainz und promovierte an der Universität Bremen über die mathematische und experimentelle Analyse der Musterbildung von Schimmelpilzen. Er habilitierte sich an der Universität Bonn in Theoretischer Biologie und leitet heute eine Forschungsgruppe an der Technischen Universität Dresden. Seine Forschungsschwerpunkte umfassen die Entstehung von Krebserkrankungen, die Analyse biologischer Musterbildung, die Untersuchung von Pandemien sowie die Geschichte biologischer Ideen und Theorien.

### Korrespondenz

Prof. Dr. Andreas Deutsch  
Technische Universität Dresden  
Center for Interdisciplinary Digital Sciences (CIDS)  
Department Informationsdienste und Hochleistungsrechnen (ZIH)  
01062 Dresden  
E-Mail: andreas.deutsch@tu-dresden.de



Verband | Biologie, Biowissenschaften  
& Biomedizin in Deutschland

**GEMEINSAM  
FÜR DIE**

**BIEWISSENSCHAFTEN**

### **Gute Gründe, dem VBIO beizutreten:**

- Werden Sie Teil des größten Netzwerks von Biowissenschaftlern in Deutschland.
- Unterstützen Sie uns, die Interessen der Biowissenschaften zu vertreten.
- Nutzen Sie Vorteile im Beruf.
- Bleiben Sie auf dem Laufenden – mit dem VBIO-Newsletter und dem Verbandsjournal „Biologie in unserer Zeit“.
- Treten Sie ein für die Zukunft der Biologie.



[www.vbio.de](http://www.vbio.de)

**Jetzt beitreten!**

