© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über Unfruchtbarkeit bei Bestäubung mit eigenem Pollen.

Von W. O. Focke.

In unserer Beurteilung der lebenden Wesen pflegen wir unwillkürlich zunächst von unserer Kenntnis des Menschen und der höheren Tiere auszugehen. Die scharfe Ausprägung der Individualität, die Verteilung der Geschlechter auf verschiedene Individuen und die ausschliesslich auf geschlechtlichem Wege erfolgende Fortpflanzung erscheinen uns daher als ziemlich selbstverständliche Thatsachen; jedes abweichende Verhalten pflegen wir zunächst entweder als Anomalie oder als Unvollkommenheit aufzufassen. Ein Vergleich der Erscheinungen, welche wir im Pflanzenreiche wahrnehmen, muss uns freilich leicht überzeugen, dass die scharfe Sonderung der Individuen und der Geschlechter hier weder allgemein verbreitet ist, noch in einer notwendigen Beziehung zu einer höheren Organisation steht. Pflanzen, bei welchen die Geschlechter getrennt sind und bei welchen auch die Fortpflanzung nur auf geschlechtlichem Wege zu erfolgen pflegt, sind wenig zahlreich. Mercurialis annua und Cannabis sativa gehören z. B. zu diesen Gewächsen, scheinen demnach in ihrem physiologischen Verhalten den Wirbeltieren ähnlich zu sein. Die genannten Eigenschaften sind aber bei diesen Pflanzen sicher kein Zeichen höherer Organisation, denn verwandte Arten verhalten sich ganz verschieden.

Individualität und Geschlechtlichkeit werden im Pflanzenreiche nicht etwa durch allgemeine biologische Prinzipien geregelt, sondern sie hängen einfach von Bedürfnis und Anpassungen ab. Die Pflanze, der die willkürliche Bewegung fehlt, bedarf im allgemeinen zur Erhaltung der Art irgend welcher mit Verbreitungsmitteln ausgestatteten Keime (Sporen, Keimkörner, Samen, Brutzwiebeln u. s. w.). Die meisten Pflanzen leben ferner unter wechselnden äusseren Verhältnissen: Perioden der Wärme, Feuchtigkeit und des Nahrungsüberflusses wechseln mit solchen der Kälte, Dürre und des Nahrungsmangels ab. Für die Pflanzen besteht daher die Notwendigkeit, sich diesen Verhältnissen anzupassen: Wachstumsperioden wechseln bei ihnen mit Ruheperioden ab. Bei vielen höheren Gewächsen mit zusammen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gesetztem Bau bleibt ein grosser Teil des Pflanzenleibes während der Ruheperioden erhalten; in andern Fällen jedoch überdauert die Pflanze die ungünstige Zeit in Gestalt von besonderen Ruhesporen oder von Samen oder Winterknospen.

Das ursprüngliche typische Verhalten der einfacher gebauten Gewächse ist folgendes: während der günstigen Zeit vegetative Vermehrung, gegen Ende derselben Entstehung von Geschlechtszellen, aus deren Kreuzung ruhende Dauersporen hervorgehen. Bei Beginn der günstigen Periode keimen die Dauersporen und bilden zunächst Schwärmsporen, welche die Verbreitung bewirken und bei ihrer Keimung die normale Pflanze entstehen lassen. Diese ursprünglich durch die Anpassung an äussere Verhältnisse ausgeprägte Erzeugung von Dauersporen und Wandersporen (zunächst Schwärmsporen) hat zur Entwickelung der sogenannten zwei Generationen des Pflanzenlebens Anlass gegeben. Zwischen die Keimung der Dauersporen und die Reifung der Wandersporen hat sich bei fortschreitender phylogenetischer Entwickelung ein immer längeres vegetatives Stadium eingeschoben. Die Entstehung höherer widerstandsfähiger Vegetationskörper hat (zunächst bei den Moosen) der Dauerspore ihre ursprüngliche Bedeutung genommen, sie trennt sich nicht mehr von der Mutterpflanze, sondern entwickelt als geschlechtlich erzeugte Zelle ein vegetatives Gebilde („Generation"), welches die Wandersporen erzeugt. Es soll hier nicht weiter auf diese vielfach erörterten Verhältnisse eingegangen werden; es kommt mir nur auf den Nachweis an, dass der ganze „Generationswechsel" der Pflanzen ursprünglich eine Anpassungserscheinung ist, die dann wieder Ausgangspunkt für die Fortentwickelung mittels weiterer glücklicher Anpassungen geworden ist. Die grossen Hauptklassen der Moose, Farn und Blütenpflanzen bezeichnen ebenfalls nichts weiter, als die Hauptstufen der Entwöhnung vom Wasserleben und der Anpassung an das Luftleben; erst bei den Blütenpflanzen ist auch die geschlechtliche Funktion von der Vermittelung des Wassers unabhängig geworden.

Die nämlichen Ursachen, welche einst zur Ausbildung der Dauersporen und Wandersporen Anlass gegeben haben, wirken aber noch stetig fort. Bei niederen festsitzenden Seetieren finden sich Wanderkeime so gut wie bei den Pflanzen. Die Landtiere, die im allgemeinen willkürlicher Bewegung fähig sind, bedürfen derselben nicht. Dagegen können sich Tiere, die selbst durch Trocknis, Kälte oder Nahrungsmangel zu Grunde gehen, nur durch „Dauereier", d. h. geschlechtlich erzeugte Dauerkeime, erhalten. Gewisse, verhältnismässig hoch organisierte Tiere, insbesondere Cladoceren, Rädertiere und Blattläuse, haben unter günstigen Lebensbedingungen die geschlechtliche Fortpflanzung ganz aufgegeben; sie nutzen die für sie glücklichen Verhältnisse durch rasche geschlechtslose Vermehrung aus; erst wenn die Zeit des Mangels naht, erlangen die nun entstandenen Individuen ihre Geschlechtlichkeit wieder und zeugen dann Dauereier, welche so lange ruhen, bis eine neue Periode des Überflusses herankommt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Für die Blütenpflanzen sind die Samen und Früchte fast die einzigen Verbreitungsmittel; sie dienen als Wanderkeime, meistens auch als Dauerkeime. Ausserdem sind viele Pflanzen einer vegetativen Vermehrung durch Wurzelsprosse, Ausläufer, Brutzwiebeln u. s. w. fähig. Die vegetativen Vermehrungsarten erlauben aber nur selten ein weites Wandern durch natürliche Transportmittel; der Mensch kann freilich in vielen Fällen eine sehr weitgehende Anwendung von diesen Verbreitungsmöglichkeiten machen.

Günstige Verhältnisse und Zeiten des Überflusses können viele Blütenpflanzen nur durch reichliche Samenbildung voll ausnutzen. Geschlechtliche Erzeugung dieser Samen würde unter solchen Verhältnissen, bei guter Anpassung und reichlicher Ernährung, nach den oben angeführten Analogien nicht erforderlich sein. Im Gegensatz zu den Tieren und zu vielen niederen Pflanzen ist aber geschlechtliche Zeugung bei den Blütenpflanzen häufig nicht mit Individuenkreuzung verbunden. Die meisten Samen stammen väterlicher- wie mütterlicherseits von dem nämlichen Pflanzenstocke. Der biologische Wert der so erzeugten Samen ist wahrscheinlich nicht wesentlich verschieden von dem der vegetativen Verbreitungsmittel.

Schon vor hundert Jahren wurde Andrew Knight auf die Vorteile der Artenkreuzung aufmerksam. Infolge des Aufschwunges, welchen die biologische Forschung seit dem Erscheinen von Darwin's Entstehung der Arten genommen hat, ist das Studium der die Kreuzung begünstigenden Blüteneinrichtungen ausserordentlich fortgeschritten. Später hat dann Darwin in seinem Werke über die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung (1877) das gesamte Beobachtungsmaterial zusammengefasst und durch zahlreiche eigene Versuche vervollständigt, so dass damit die Untersuchungen zu einem gewissen zeitweiligen Abschlusse geführt wurden. Allmählich haben sich jedoch auch Zweifler vernehmen lassen, welche fragten: wozu denn alle diese verwickelten Einrichtungen, da es feststeht, dass die Pflanzenarten sich eben so gut durch Selbstbefruchtung erhalten können? Bei manchen Arten scheint die Möglichkeit einer Kreuzung geradezu erschwert oder sogar fast ausgeschlossen zu sein. Unter Umständen ist übrigens bei Blütenpflanzen auch die Samenbildung entbehrlich. Elodea ist in einem grossen Teile Europas binnen weniger Jahrzehnte die gemeinste Süsswasserpflanze geworden, ohne je eine Frucht oder ein besonders ausgebildetes Vermehrungsorgan hervorgebracht zu haben. Die ebenso gemeinen Lemna-Arten bringen zwar hin und wieder, aber doch recht selten, Früchte. Arten von Allium und Lilium, Dentaria bulbifera, Ranunculus ficaria und andere Pflanzen vermehren sich fast nur durch Brutzwiebeln.

Nur die Kreuzung ist als eine vollwertige geschlechtliche Fortpflanzung anzuerkennen, während Selbstbefruchtung und Inzucht in ihrer biologischen Bedeutung der vegetativen Vermehrung nahe stehen. Gut angepasste Arten, welche kein anderes Verbreitungsmittel als die Samen besitzen, werden durch reichliche Produktion selbstbefruchteter Samen die Gunst der Verhältnisse am meisten ausnutzen. Von der Kreuzbefruchtung dagegen können wir widerstandsfähigere

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sämlinge erwarten, die sich auch unter weniger günstigen Verhältnissen zu behaupten vermögen. Manche Pflanzen, die bei voller Entwickelung besonders lebenskräftig sind, bringen nur kreuzbefruchtete Samen, aus denen man verhältnismässig widerstandsfähige junge Pflanzen erwarten kann. Von zweihäusigen Gewächsen gehören z. B. die Salix-Arten, Humulus lupulus, Urtica dioica und Rumex acetosella dahin. Es giebt aber auch zweihäusige einjährige Arten wie Mercurialis annua und Cannabis sativa. Bei ihnen ist geselliges Wachstum Lebensbedingung.

Den zweihäusigen Arten stehen diejenigen mit dimorphen Blüten ziemlich gleich. Ausser ihnen giebt es ferner noch andere Pflanzen, welche nur nach Kreuzbefruchtung Samen bringen. In der Regel besitzt jede Blüte dieser Arten sowohl vollkommene männliche als vollkommene weibliche Organe. Beide sind durchaus zeugungsfähig, aber nur in dem Falle, wenn die männlichen Geschlechtszellen von einem andern Stocke stammen als die weiblichen. Jede Bestäubung mit Pollen, der von dem nämlichen Pflanzenstocke stammt, ist wirkungslos. Seit zwanzig Jahren habe ich zahlreiche Versuche mit Lilium bulbiferum gemacht. Mochten die Zwiebeln auch in noch so verschiedenem Boden gewachsen sein, so blieben ihre Blüten bei gegenseitiger Bestäubung doch steril, wenn sie ursprünglich auf vegetativem Wege von einander abstammten. Jedes Exemplar liess sich aber durch Pollen jedes fremden Exemplars desselben Formenkreises leicht befruchten, auch durch Pollen der eigenen Sämlinge.

Die „Selbststerilität“ ist bei verschiedenen Arten in verschiedenem Grade entwickelt, zeigt sich in manchen Fällen nur bei einem Teile der Individuen und scheint in andern Fällen unter bestimmten Umständen entweder vollständig oder unvollständig zu sein. Vielleicht nutzen manche Pflanzen günstige Verhältnisse und Überfluss an Nahrung zu einer Vermehrung durch ungekreuzte Samen aus, auf deren Hervorbringung sie unter andern Umständen verzichten.

Bevor ich zu einer Besprechung einiger von mir angestellten Beobachtungen über Selbststerilität übergehe, will ich hier die am besten bekannten bereits früher untersuchten Fälle übersichtlich aufzählen. Näheres findet man in Ch. Darwin Variiren capt. 17 (deutsche Ausg. II S. 176 ff.) und Kreuz- und Selbstbefruchtung capt. 9 (deutsche Ausg. S. 322 ff.).

Verzeichnis einiger mit eigenem Pollen unfruchtbaren Pflanzen.

Papaveraceae.

Papaver alpinum (H. Hoffmann).
Eschscholtzia Californica (Fr. Müller, Darwin).
Hypecoum grandiflorum (Hildebrand).
Corydalis cava (Hildebrand).

Cistaceae.

Cistus, hybride Formen (Bornet).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Resedaceae.

Reseda odorata (Darwin).
— lutea (Darwin).

Malvaceae.

Abutilon Darwini (Fritz Müller, Darwin).

Geraniaceae.

Erodium macradenum (Fr. Ludwig).

Passifloraceae.

Passiflora alata (Mowbray, Scott).
— ramosa (Mowbray, Scott).
— laurifolia } in Gewächshäusern, seltener beobachtet.
— quadrangularis }

Compositae.

Senecio, Gartensorten der Untergattung Pericallis (Darwin).

Lobeliaceae.

Lobelia fulgens, einige Expl. (Gärtner).

Apocynaceae.

Tabernaemontana echinata (Fritz Müller).

Scrofulariaceae.

Verbascum nigrum, ein Expl. (Gärtner).
— phoeniceum, einige Expl. (Kölreuter).

Bignoniaceae.

Bignonia spec. (Fritz Müller).

Daphnaceae.

Daphne mezereum (Fr. Ludwig, Mitt. Thür. Botan. Ver., Neue Folge 2, S. 33).

Orchidaceae.

Maxillaria atro-rubens (Scott).
Epidendrum cinnabarinum (Fritz Müller).
Oncidium sphacelatum (Scott, Munro).
— divaricatum (Munro).
— microchilum (Scott).
— Cavendishianum (Rivière).
— flexuosum (Fritz Müller).
— crispum, einige Expl. (Fritz Müller).
— spec. div. (Fritz Müller).
Notylia spec., Burlingtonia spec., Rodriguezia spec. (Fritz Müller).

Liliaceae.

Lilium candidum (Tinzmann).
— bulbiferum (Focke, Öst. Bot. Zeitschr. 1878 S. 317; Abhandl. Natw. Ver. Bremen XI S. 413).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Amaryllidaceae.

Hippeastrum aulicum (Herbert).
— , hybride Formen (Herbert).

Iridaceae.

Gladiolus, hybride Formen (Rawson).

Gramineae.

Secale cereale (W. Rimpau, Landwirtsch. Jahrb. VI, 1877 S. 199 ff., S. 1073 ff.)

Einige dieser Angaben kann ich nach eigenen Beobachtungen bestätigen. So z. B. habe ich Unfruchtbarkeit bei Papaver nudicaule (nahe verwandt mit P. alpinum), Lobelia cardinalis (nahe verwandt mit L. splendens) und Verbascum phoeniceum beobachtet; mit Secale cereale habe ich wiederholt Versuche gemacht und dabei die nämlichen Ergebnisse erhalten wie Rimpau. Reseda lutea kommt in der nordwestdeutschen Tiefebene nur vorübergehend eingeschleppt vor. Vor einer Reihe von Jahren fand ich bei Bremen einige zerstreute Exemplare am Weserufer. Je isolierter sie waren, desto seltener hatten sie Früchte; standen zwei Exemplare nicht weit von einander, so brachten sie auch mehr Fruchtkapseln. In meinem Garten ist ein vereinzeltes Exemplar seit zwei Jahren unfruchtbar geblieben.

Zingiber officinale Rosc. und Saccharum officinarum L. sollen in der Kultur fast immer unfruchtbar bleiben und erfordern wahrscheinlich Fremdbestäubung durch andere Stöcke. Dasselbe ist in Europa bei Crocus sativus L. und einigen Tulpen der Fall (vgl. Abhandl. Natw. Ver. Bremen IX, S. 466).

Ich gehe nun zu einigen neuen eigenen Beobachtungen und Versuchen über.

Ranunculus acer L. Ich benutzte zunächst die Unterart Boraeanus Jord. Mit eigenem Pollen völlig steril, mit Pollen irgend welcher andern Exemplare von R. acer fruchtbar. — Ganz entsprechend scheint sich R. bulbosus L. zu verhalten, mit welchem ich jedoch noch nicht so zahlreiche Versuche angestellt habe. Dagegen sind R. auricomus L. und R. arvensis L. mit eigenem Pollen fruchtbar.

Brassica rapa L. Mit eigenem Pollen unfruchtbar. Ein isoliertes Exemplar hat mir allerdings einmal aus mehreren hundert Blüten zwei keimfähige Samen geliefert. Die Möglichkeit einer zufälligen Pollenübertragung lässt sich in diesem Falle nicht unbedingt ausschliessen. — Fremdbestäubung hatte, wie zu erwarten, sofort vollständigen Erfolg. — Brassica rapa bildet ein gutes Seitenstück zu Secale cereale.

Rubus odoratus L. bringt in der Kultur selten Früchte und soll auch in Amerika wenig fruchtbar sein. Nur einmal erhielt ich gute Früchte und zwar damals, als ein Exemplar derselben Art mit halbgefüllten Blumen in der Nähe stand, welches leider im folgenden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Jahre einging. — Der verwandte R. Nutkanus Moçino setzt etwas häufiger Früchte an als R. odoratus.

R. spectabilis Pursh wird im nordwestlichen Deutschland häufig angepflanzt, bringt aber nur in einzelnen Jahren oder an einzelnen Standorten hin und wieder Früchte. Nur an einer Stelle, nämlich an den Mühlteichen bei Varel, wo er vollständig verwildert ist, scheint er in normaler Weise fruchtbar zu sein.

Kerria Japonica DC. und Neviusia Alabamensis A. Gray sind in Europa im allgemeinen unfruchtbar; vgl. indes über Kerria Abh. Natw. Ver. Bremen XII. S. 343. Ich vermute, dass diese Arten zu normalem Fruchtansatz einer Kreuzung bedürfen. Auch Prunus Lusitanica L., Sanguisorba Canadensis L. und Ulmaria-Arten pflegen isoliert keine Früchte zu bringen.

Rosa. Die meisten Arten der Gattung liefern mit eigenem Pollen Früchte. Einige Arten scheinen jedoch zum Fruchtansatz Fremdbestäubung zu erfordern. Rosa setigera Mchx., R. rugosa Thbg. und R. Beggeriana Schrenk setzen bei Isolierung nur spärliche Früchte an, die ausserdem keineswegs immer durch eigenen Pollen erzeugt zu sein brauchen.

Pirus salicifolia L. hat mir bei Aussaat der im Garten entstandenen Früchte ausschliesslich Bastarde mit P. communis geliefert. Die nämliche Erfahrung hat früher Schübeler gemacht. Wahrscheinlich verhalten sich andere Arten ebenso.

Mespilus nigra Willd. hat mir bei Aussaat der Früchte nur Bastarde mit M. monogyna All. geliefert.

Verbascum phlomoides L. Ein isoliertes kräftiges Exemplar war vollständig unfruchtbar. Vgl. Verb. phoeniceum oben S. 413.

Lycium rhombifolium Dippel hat bei mir in früheren Jahren nie eine Frucht gebracht. Im Sommer 1892 blühte mein Strauch sehr reichlich; die Blumen erhielten guten Besuch durch Hummeln. Früchte bildeten sich in sehr geringer Zahl und fielen meistens in halbreifem Zustande ab. Dagegen lieferte künstliche Bestäubung mittels Pollen von L. halimifolium Mill. vollkommene Früchte. — Auch L. halimifolium Mill. bleibt an manchen Stellen steril, vermutlich weil es dort keine Fremdbestäubung erhält.

Lilium bulbiferum L. Meine Versuche mit acht Formen und Unterarten habe ich seit meiner ersten Veröffentlichung (1878) fortgesetzt. Es entsteht, wie ich in fremden Gärten gesehen habe, hin und wieder spontan eine Kapsel, zuweilen sogar eine wohl gebildete; bei einzelnen Sorten kommt dies etwas öfter vor als bei andern. Durch künstliche Selbstbestäubung habe ich nie eine Kapsel erhalten, Kreuzungen sind mir dagegen nur an einzelnen Blumen fehlgeschlagen. Meine Sämlinge sind unter einander fruchtbar.

Hemerocallis flava L. In Gärten findet man sehr selten Früchte, am häufigsten noch auf gutem Lehmboden. Bei sehr zahlreichen Bestäubungen mit Pollen des eigenen Stockes habe ich nie Erfolg gehabt, während durch Fremdbestäubung mit Leichtigkeit vollkommene Früchte erzeugt werden. Pflanzt man im Freien an Stellen, welche von Schwärmern besucht werden, zwei Stöcke nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weit von einander, so setzt fast jede Blüte eine Frucht an. Sämlinge aus derselben Kapsel vermögen sich gegenseitig zu befruchten.

H. Dumortieri Morr. und H. serotina Focke (Abh. Natw. Ver. Bremen X. S. 158) sind bei Bestäubung mit Pollen desselben Stockes vollkommen unfruchtbar. Pollen von H. flava hatte bei beiden Arten selten einen wirklichen Erfolg, vermochte jedoch häufig unvollkommene Kapseln zu erzeugen. Fremde Stöcke der beiden Arten habe ich noch nicht erhalten können.

Einige weitere Beobachtungen müssen noch genauer verfolgt werden.

Selbstverständlich vermag ich nicht zu sagen, ob sich alle Exemplare einer Pflanzenart ebenso verhalten, wie die von mir beobachteten. Nur von Lilium bulbiferum und Hemerocallis flava kann ich bestimmt behaupten, dass sie unter normalen Verhältnissen nur mit Pollen eines fremden Stockes vollkommene Früchte bringen.

Es muss übrigens ausdrücklich betont werden, dass ohne Untersuchung der durch eigenen Pollen gebildeten Früchte auf ihren Inhalt die Fähigkeit zur Fortpflanzung durch Selbstbefruchtung nicht festgestellt werden kann. Selbst die Keimfähigkeit ist noch nicht unbedingt entscheidend, da es z. B. scheint, als ob durch eigenen Pollen mitunter lebensunfähige chlorophylllose Keimlinge (s. Abh. Natw. Ver. Bremen XII S. 345) erzeugt werden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen

Jahr/Year: 1890-1891

Band/Volume: 12

Autor(en)/Author(s): Focke Wilhelm Olbers

Artikel/Article: Über Unfruchtbarkeit bei Bestäubung mit eigenem Pollen. 409-416