

81. C. Correns: Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodioecischen Pflanzen.

(Eingegangen am 23. Nov. 1908.)

Versuche, über die ich an dieser Stelle schon wiederholt, zuletzt 1906¹⁾, berichtet habe, ergaben, daß sich bei den gynodioecischen Pflanzen die verschiedenen Geschlechtsformen aus ihren Samen vorwiegend bis ausschließlich wieder selbst hervorbringen, so daß also die Nachkommenschaft der zwittrigen Pflanzen wieder vorwiegend aus Zwittern, die der weiblichen vorwiegend aus Weibchen besteht. Es gilt das z. B. für *Silene inflata* und *Silene dichotoma*, für *Plantago lanceolata* usw. und geht auch, wenngleich nicht ganz so schlagend, aus den Versuchen RAUNKIAERS²⁾ mit *Thymus vulgaris* und *Knautia arvensis* hervor. Besonders leicht und scharf war es aber für *Satureia hortensis* nachzuweisen, von der ich nur zwei Formen, eine rein weibliche und eine gynomonoecische, keine rein zwittrige, für die Versuche verwenden konnte.

Wie ich schon an anderer Stelle (08, S. 661) hervorgehoben habe, trat die Neigung dieser zwei Formen, nur Pflanzen mit demselben Geschlecht hervorzubringen, im Laufe der Untersuchung von Jahr zu Jahr deutlicher hervor; bei den heurigen Aussaaten habe ich überhaupt keine einzige Pflanze beobachtet, die in ihrem Geschlecht von der Mutterpflanze abgewichen wäre. Die Ursache für das Verschwinden der gynomonoecischen Pflanzen in der Nachkommenschaft der Weibchen ist zum Teil darauf zurückzuführen,

1) Im folgenden zitiere ich von früheren Arbeiten:

1905. Weitere Untersuchungen über die Gynodioecie. Diese Berichte, Bd. XXIII, S. 452.

1906. Die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodioecischen Pflanzen. Diese Berichte, Bd. XXIV, S. 459.

1908. Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. XLV, S. 661.

Wegen der übrigen Literatur verweise ich auf diese Arbeiten und das kritische Sammelreferat von E. BAUR in der Botanischen Zeitung. Bd. 65. Abt. II, Sp. 337. (1907).

2) C. RAUNKIAER, Sur la transmission par hérédité dans les espèces hétéromorphes. Acad. Royale des Sciences et des Lettres de Danemark. Bull. de l'année 1906, Nr. 1.

daß ich erst nach und nach die echten Weibchen sicher von den im weiblichen Stadium befindlichen Gynomonoecisten trennen lernte; es wird aber auch eine unbewußte Selektion zufällig Linien der gynomonoecischen und weiblichen Form getroffen haben, die ihren geschlechtlichen Charakter besonders rein überliefern. Nur so läßt sich das (fast) völlige Verschwinden der Weibchen unter der Nachkommenschaft der Gynomonoecisten und umgekehrt verstehen. Ermöglicht wurde das dadurch, daß ich immer mehr dazu überging, die Früchtchen einzelner Individuen getrennt auszusäen.

Indem ich Genaueres auf eine spätere Publikation verspare, gebe ich im folgenden wenigstens den schon veröffentlichten Stammbaum (06, S. 465) meiner *Satureia*-Versuche auf die zwei letzten Jahre ausgedehnt. Im allgemeinen erklärt er sich wohl von selbst, nur weniges muß noch extra dazu bemerkt werden. Die einzelnen Versuche mit Pflanzen gleicher Abstammung sind nicht mehr, wie früher, zusammengezogen, sondern einzeln aufgeführt und zwar, um Platz zu sparen, unter-, nicht nebeneinander. Die Versuchsnummern wurden aus dem gleichen Grunde weggelassen und die gynomonoecischen Pflanzen einfach mit *z*, die weiblichen mit *w* bezeichnet. Ein ∞ vor dem Versuch deutet an, daß bei ihm die Früchtchen mehrerer Pflanzen (natürlich gleicher Herkunft und gleichen Geschlechtes) zusammen ausgesät worden waren; wo dies Zeichen fehlt, umfaßt der Versuch nur die Nachkommenschaft einer einzigen Pflanze.

Im Jahre 1907 sind von den im Freiland ausgesäten Nummern — fast allen mit ∞ bezeichneten — nur die bis zum 1. August ermittelten Zahlen aufgenommen, weil das Geschlecht der Zwerge, die später mit dem Blühen beginnen, bei einmaliger Revision nicht sicher bestimmbar ist. In der Tat waren unter den nach dem 1. August gezählten Individuen der Nummern, die bis dahin nur gynomonoecische Pflanzen aufgewiesen hatten, meist ziemlich viel „Weibchen“, ganz gewiß nur Gynomonoecisten im weiblichen Zustand.

Beachtenswert ist auch, daß die zwei \pm zwittrigen Pflanzen, die 1907 einzig unter sonst lauter weiblichen aufgetreten waren¹⁾, 1908 nur ihresgleichen gegeben hatten, daß ihr Pollen — nach besonders angestellten Versuchen — auf die Weibchen genau

1) Obwohl alle Sorgfalt angewendet worden war, die mir möglich schien, halte ich es nicht für ganz ausgeschlossen, daß die Früchtchen, die die 2 gynomonoecischen Pflanzen gaben, doch zufällig unter die Früchtchen der weiblichen Exemplare gelangt waren.

1903	z										w																																																																					
1904	z 219										z 4		w 380																																																																			
1905	z 285					w 3					z 152					w 24					z 4					w 207																																																						
1906	z 2204					w 91					z 698					w 28					z 11					w 140					z 291					w 5					z —					w 2048																																		
1907	∞ z 297					w —					z —					w 17					z —					w 23					∞ z 280					w —					z 20					w —					z —					w 8					∞ z 260					w —					z —					w 70				
	∞ z 360					w —					z —					w 2					z —					w 12					∞ z 549					w —					z 26					w —					∞ z —					w 113					z —					w 36														
	∞ z 694					w —					z —					w —					z —					w 14					∞ z 197					w —					z 4					w —					z —					w 16																								
	∞ z 288					w 1?					z —					w 13					z —					w 13					z —					w 13					z —					w 3																																		
	z 30					w —					z —					w 24					z —					w 24					z —					w 11																																												
	z 21					w —					z 1					w 37					z —					w 28					z —					w 28																																												
	∞ z 54					w —					z —					w —					z —					w —					z —					w 11																																												
	∞ z 182					w —					z —					w —					z —					w —					z —					w 25																																												
	∞ z 65					w —					z —					w —					z —					w —					z —					w 25																																												
	∞ z 56					w —					z —					w —					z —					w —					z —					w 25																																												
	z 49					w 1?					z —					w —					z —					w —					z —					w 25																																												
	z 53					w —					z —					w —					z —					w —					z —					w 25																																												
	z 83					w —					z —					w —					z —					w —					z —					w 25																																												
	z 56					w —					z —					w —					z —					w —					z —					w 25																																												
	z 16					w —					z —					w —					z —					w —					z —					w 25																																												
1908	z 15					w —					z 33					w —					z —					w 91					z —					w 91					z 34					w —					z —					w 50																								
	z —					w —					z —					w 79					z —					w 79					z —					w 79					z —					w 36																																		
	z —					w 66					z —					w 66					z —					w 66					z —					w 66					z —					w 27																																		
	∞ z —					w 1261					∞ z —					w 1261					∞ z —					w 1261					∞ z —					w 1261					∞ z —					w 75																																		
	∞ z —					w 732					∞ z —					w 732					∞ z —					w 732					∞ z —					w 732					∞ z —					w 732																																		

1) Es waren das fast ausschließlich gynomonocische Pflanzen im letzten, weiblichen Zustand, keine echten Weibchen;

vgl. 05, S. 458.

Das Fragezeichen deutet an, daß die betreffenden w befundenen Pflanzen vielleicht nur Zwitter waren, die zufällig gerade nur weibliche Blüten offen hatten, ∞ ist dem Versuch vorgesetzt, wenn die Früchtchen mehrerer, nach Herkunft und Geschlecht gleicher Pflanzen zusammen ausgesät worden waren.

ebenso gewirkt hatte, wie der der übrigen, gewöhnlichen Gynomonoecisten, und daß die zahlreichen geprüften weiblichen Schwesterpflanzen dieser beiden Pflanzen 1908 nur weibliche Nachkommen gaben.

Satureia hortensis verhält sich also ganz so, daß der Pollen der \pm zwittrigen Form gar keine andere Rolle bei der Bildung der Nachkommen der weiblichen Form spielt, als die eines „Entwicklungsanregers“. Nun liegen hier nicht die beiden denkbar extremsten Geschlechtsformen einer gynodioecischen Pflanze vor, sondern ich hatte, außer der rein weiblichen Form, nur noch eine gynomonoecische zur Hand, die zwar, unter den gewöhnlichen Entwicklungsbedingungen, im ganzen nur etwa 17 pCt. weibliche Blüten pro Pflanze hervorbringt (08, S. 667), der rein zwittrigen Form also recht nahe steht, aber eben doch nicht rein zwittrig ist¹⁾. Ich habe dies nicht übersehen, vielmehr ausdrücklich darauf hingewiesen, die, wenn auch schwache, gynomonoecische Tendenz der Pollenkörner könnte die Ursache sein, weshalb die weibliche Form sich so genau wieder selbst hervorbrächte. „Ein Teil der Schwankungen in der Zusammensetzung der Nachkommenschaft ist aber gewiß eine Folge davon, daß in den bisher besprochenen Versuchen die Bestäubung meist dem Zufall überlassen geblieben war. Bei *Satureia*, wo neben den rein weiblichen Stöcken nur noch gynomonoecische in nicht sehr auffälligen Abstufungen vorkommen, wird die Herkunft des Pollens von geringem Einfluß sein. Anders dagegen in den Fällen, wo neben weiblichen und gynomonoecischen Individuen noch rein zwittrige vorkommen, oder wo gar, wie bei *Silene inflata*, die Entwicklung von der Zwitterform aus zwei Richtungen eingeschlagen hat, die, die zur männlichen, und die, die zur weiblichen Pflanze führt“ (06, S. 473).

Wenn die weibliche Form der *Satureia hortensis* mit dem Pollen der mir unbekannt, rein zwittrigen Stammform wirklich eine größere Anzahl Zwitter geben würde (was erst gezeigt werden müßte), so würde das erste der beiden Gesetze, die ich aus meinen Versuchsergebnissen abgeleitet habe, „daß jede Geschlechtsform Keimzellen mit der ihr eigenen Geschlechtstendenz hervorbringt“ (05, S. 462), natürlich gar nicht getroffen; die Tendenz der Keimzellen der weiblichen Pflanzen müßte doch (fast) durchgängig weiblich und die der gynomonoecischen (fast) durchgängig gyno-

1) Auch die Sippe „B“ (08, S. 682) ist, nur in anderer Weise, gynomonoecisch, soweit die Pflanzen nicht rein weiblich sind.

monoecisch sein. Es würde sich nur fragen, eine wie starke Einschränkung das zweite Gesetz, nach dem die Tendenz der phylogenetisch jüngeren, eingeschlechtig gewordenen Form über die Tendenz der phylogenetisch älteren, zwittrig gebliebenen Form dominieren soll, erleiden müßte. Denn da die gynomonoeecische Form phylogenetisch jünger sein wird als die zwittrige, die rein weibliche aber jünger als beide, müßte man eigentlich ein ebenso vollkommenes Dominieren der weiblichen Form erwarten, wenn der Pollen von der reinen Zwitterform als wenn er von der gynomonoeecischen Form abstammte.

Weil eine reine Zwitterform der *Satureia hortensis* mir unbekannt ist, mußte ich, um den Einfluß des Pollens zu studieren, andere Objekte wählen, unter denen jene besonderes Interesse besitzen, wo die Entwicklung von der Zwitterform aus nicht nur die weibliche, sondern auch die männliche Richtung eingeschlagen hat. Ich habe schon früher kurz mitgeteilt, daß bei *Silene inflata* weibliche Stöcke, die sonst fast nur weibliche Nachkommen geben, in zwei Fällen nach der Bestäubung mit dem Pollen andromonoecischer (aber noch lange nicht rein männlicher) Pflanzen viel mehr \pm zwittrige und viel weniger weibliche Nachkommen (nur 35 pCt.) hervorbrachten (06, S. 473). Diese Versuche über den Einfluß des Pollens sind fortgesetzt und auch auf andere Objekte ausgedehnt worden, ohne daß ich zurzeit zu einem befriedigenden Abschluß gekommen wäre. Es braucht, wenigstens unter den Bedingungen, unter denen ich arbeite, sehr lange, um genügend große Zahlen zu erhalten. Soviel ist aber schon sichergestellt, daß der Pollen hier überall einen Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommenschaft haben kann.

Im folgenden gebe ich nur die Resultate einiger Versuche mit *Plantago lanceolata*, bei denen sich ein Einfluß des Pollens sicher zeigt, und wo ich so viel Nachkommen aufziehen konnte, daß der Zufall bei den Zahlen keine wesentliche Rolle mehr gespielt haben kann.

Plantago lanceolata empfiehlt sich für solche Versuche durch ihre Genügsamkeit, ihre auffallende Resistenz gegen allerhand Schädigungen und Schädlinge, ihre lange Blütezeit, ihre reichliche Samenproduktion (obschon in jeder Kapsel ja nur zwei Samen stecken) und, nicht zum wenigsten, dadurch, daß das Geschlecht der Blüten auch noch ziemlich lange Zeit nach dem Verblühen sicher festgestellt werden kann, wenigstens der Hauptsache nach.

Dagegen sind ihre Windblütigkeit und ihre absolute oder doch fast absolute Selbststerilität Eigenschaften, die das Arbeiten sehr erschweren, aber für die Versuche, die hier mitgeteilt werden sollen, ohne viel Belang sind.

Bei *Plantago lanceolata* gibt es offenbar sehr zahlreiche erbliche Bindeglieder zwischen der rein zwittrigen und der rein weiblichen Form. Eine Tendenz zur Androdioecie konnte ich nicht feststellen; wenn die Blütenähren schlecht ansetzten, waren, soviel ich sah, andere Ursachen — ungenügende Bestäubung oder anormale Ausbildung des Griffels — schuld; die letztere Ursache ließ manchmal rein weibliche Stöcke sehr wenig fruchtbar erscheinen. Auch die Nachkommenschaft der einzelnen Individuen ist oft sehr mannigfach, besonders bei jener der ausgeprägten Zwischenstufen ist es auffällig, wie neben Pflanzen, die in ihrem Geschlechte der Mutterpflanze gleichen, noch andere Formen, oft die extremen, die weibliche und die zwittrige, auftreten (06, S. 471).

In der Tabelle 1 ist zunächst zusammengestellt, wie viel Prozente rein weiblicher Pflanzen¹⁾ sich in der Nachkommenschaft einer Anzahl bestimmter Stöcke befanden, die sich selbst überlassen worden waren, bei denen also Pollen unbekannter Herkunft die Samenbildung bewirkt hatte. Außer dem Geschlecht der Stöcke ist auch noch die Gesamtzahl der Nachkommen angegeben, da diese den Wert der Prozentzahlen für die Weibchen beurteilen läßt, ferner die Nummer des Versuches. Nummer 1 bis 10 stammen aus dem Jahre 1906 und sind schon einmal veröffentlicht worden (06, S. 470), die Hauptmenge, Nummer 11 bis 31, aus dem Jahre 1907, und nur ganz wenige, Nummer 42, 43, 45, aus dem Jahre 1908. Die meisten Versuchspflanzen wurden zwei oder drei Jahre auf ihr Geschlecht untersucht, nur wenige bloß in dem ersten Jahr; diese sind in der Tabelle mit „“ bezeichnet.

Eine Pflanze, die ausschließlich weibliche Nachkommen gegeben hätte, ist nicht darunter, vielleicht nur zufällig nicht. Es ist auch deutlich, wie sich die Prozentzahlen der Weibchen über die ganze Strecke von 0 pCt. bis 100 pCt. verteilen, wenn auch lange nicht gleichmäßig. Ob Anhäufungen, wie sie z. B. zwischen 67 pCt. und 71 pCt. vorkommen (wenn wir von den Versuchen absehen, die 0 pCt. ergaben, fallen $6 = \frac{1}{4}$ der Gesamtzahl auf diese Strecke von 5 Zahlen), nur zufälliger Natur sind, müssen weitere Versuche zeigen; wahrscheinlich ist es gerade nicht.

1) Rein gefüllt blühende Stöcke, bei denen die Staubgefäße in Füllblätter verwandelt sind, sind eingerechnet, solche mit lauter kontabeszenten Antheren jedoch nicht, obwohl sie physiologisch auch rein weiblich sind.

Tabelle 1.

Prozentzahlen an rein weiblichen Stöcken in der Nachkommenschaft bestimmter Stöcke von *Plantago lanceolata*, Bestäubung dem Zufall überlassen.

Nr. des Versuchs	Geschlecht der Pflanze	Zahl der Nachk.	Davon rein ♀ in pCt.	Nr. des Versuchs	Geschlecht der Pflanze	Zahl der Nachk.	Davon rein ♀ in pCt.
a 45	zwittrig, einzelne Antheren kontabeszent	13	0	s 30	zwittrig u. kontabeszent	40	40
b 27	zwittrig, vielleicht einzeln etwas kontabeszent	21	0	t 25	„zwittrig“	48	40
c 1	zwittrig, schließlich einzelne Antheren eben taub	28	0	u 18	„zwittrig“	60	50
d 16	zwittrig, einz. eingeschlossene Antheren ¹⁾	28	0	v 24	zwittrig. auch kontabeszent und weiblich	80	53
e 2 (=11)	zwittrig, einzelne Antheren kontabeszent	37	0	w 15 (=6)	zwittrig und weiblich	96	58
f 3	zwittrig, ein Jahr (1905) ganz einzelne Anth. taub	40	0	x 19	weiblich u. gefüllt, einzeln zwittrig.	69	67
g 4 (=12)	zwittrig	41	0	y 13 (=7)	weiblich u. gefüllt, z. T. auch zwittrig, steckenbl. ¹⁾	139	67
h 12 (=4)	zwittrig	85	0	z 31	„zwittrig u. weiblich, meist gefüllt“	53	68
i 43	zwittrig, einzelne Antheren kontabeszent	186	0	aa 26	„weiblich und gefüllt“	90	69
k 5	zwittrig	31	3	ab 23	weiblich, gefüllt und meist geschlossen ²⁾	60	70
l 42	zwittrig	109	5	ac 10	weiblich und gefüllt, einzeln zwittrig kontab.	71	77
m 11 (=2)	zwittrig, einzelne Anth. kontab.	67	16	ad 20	weiblich, Rudim. der A. länger als sonst gestielt	39	82
n 22	zwittrig	71	24	ae 28	weiblich	47	86
o 7 (=13)	weiblich u. gefüllt, z. T. auch zwittrig steckenbl. ¹⁾	31	28	af 9	weiblich	27	96
p 6 (=15)	zwittrig u. weiblich	50	32	ag 8 (=14)	weiblich, Rudim. d. Anth. etw. stärker als gewöhl.	69	99
q 21	„zwittrig“	78	38	ah 14 (=8)	weiblich, wie oben		
r 29	zwittrig und kontabeszent, z. T. auch weiblich	28	39				

1) Bei der Anthese bleiben die Antheren in der Kronröhre stecken, so daß nur die Filamente, n-förmig gekrümmt, herauskommen. Der Pollen ist anscheinend normal.

2) Vgl. S. 694, Anm. 1).

Von fünf Stöcken wurden die Samen zweimal, 1906 und 1907, ausgesät (sie waren 1905 und 1906 geerntet worden); die Versuche e und m, g und h, o und y, p und w, endlich ag und ah gehören deshalb zusammen. Die Ergebnisse stimmen nur bei g und h und ag und ah gut überein, bei e und m, bei o und y und bei p und w dagegen schlecht genug¹⁾. Bedenkt man, daß es sich hier um meist noch recht geringe Individuenzahlen handelt, daß Pollen unbekannter Herkunft die Samenbildung veranlaßt hatte, und daß, wie wir sehen werden, der Pollen Einfluß hat und um so einflußreicher sein kann, je weniger die Pflanze einen ausgesprochenen Charakter hat, die die Eizellen liefert, so wird man, da wenigstens die Versuche o und y und p und w gerade von solchen Pflanzen stammen, auf die Abweichungen nicht allzuviel Gewicht legen dürfen. Immerhin kann man aus ihnen schließen, daß bei unbekannter Herkunft des Pollens die Prozentzahlen an weiblichen Nachkommen nur dann für die einzelnen Stöcke charakteristisch sein können, wenn diese eine ganz ausgesprochene Geschlechtstendenz haben (Versuch g und h und Versuch ag und ah), oder wenn ausserordentlich große Zahlen vorliegen.

Für die Versuche nun, die den Einfluß des Pollens prüfen sollten, wurden eingetopfte Stöcke verwendet, deren Geschlecht schon im Vorjahr bestimmt worden war. Sie wurden in Gruppen vereinigt, die je aus einem „Bestäuber“, einer zwittrigen Pflanze, und einigen zu bestäubenden Stöcken bestanden: rein weiblichen oder solchen, die ganz kontabeszente Antheren führten. Diese Gruppen wurden auf verschiedene Stellen des botanischen Gartens verteilt. Zu Beginn waren natürlich alle Ähren entfernt worden, die blühten oder geblüht hatten, wobei die Protogynie selbstverständlich berücksichtigt werden mußte. Nach einigen Wochen wurden die inzwischen abgeblühten Ährensäcke, allenochblühenden entfernt und nun die „Bestäuber“ der verschiedenen Gruppen vertauscht, während die zu bestäubenden Pflanzen an Ort und Stelle blieben. Auf diese Weise erhielt ich also von denselben Pflanzen Samen, die durch den Pollen verschiedener, bestimmter zwittriger Pflanzen entstanden waren. Obschon nur ganz wenige Gruppen gebildet wurden, und sie sich an möglichst weit auseinander-

1) Auffallend ist, daß bei allen drei das Jahr 1905 weniger, das Jahr 1906 mehr Samen gegeben hat, aus denen Weibchen hervorgingen.

liegenden und sonst günstig gewählten Stellen befanden, ist es bei der Windblütigkeit nicht ausgeschlossen, daß sich fremde Pollenkörner hie und da eingestellt haben. Ernstlich zu berücksichtigen ist diese Fehlerquelle nicht. Einmal setzten die „Bestäuber“ während der Versuchsdauer nur ganz einzelne Samen an, obschon sie sich vorher ganz fruchtbar gezeigt hatten (und es ist nicht einmal ausgemacht, ob diese Samen nicht doch einer gelegentlich eintretenden Selbstbefruchtung ihr Dasein verdankten), und dann sind die Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchen so deutlich, daß ein paar Pflanzen mehr oder weniger nicht viel ausmachen.

Die Keimlinge wurden meist zu 12 in Töpfe piquiert und blühten fast alle im ersten Jahr; Erfahrungen von früheren Versuchen her haben mich belehrt, daß die Eigenschaft, zu „trotzen“, nicht mit irgend einer bestimmten Geschlechtsform korrelativ verbunden ist.

Die Tabelle 2 gibt nun das Resultat jener 6 Versuche, bei denen zwei rein weibliche Pflanzen (Nr. 122 und 124b) und daneben noch kontabeszent-zwittrige (Nr. 128) mit denselben zwei zwittrigen Bestäubern (Nr. 149 und 118) verbunden worden waren. Der Übersichtlichkeit halber sind hier zwischen die Extreme: Stöcke mit lauter stäubenden Blüten und Stöcke mit lauter weiblichen Blüten, nur drei Zwischenstufen eingeschoben worden, obwohl bei der Untersuchung viel mehr, bis zu 30 Kategorien, unterschieden worden waren. Diese Kategorien sind natürlich nicht scharf abgegrenzt, auch konnten die Pflanzen nicht so oft revidiert werden, als ich eigentlich gewünscht hätte, so daß sich hier schon aus diesem Grunde die Beibehaltung dieser fein abgestuften Einteilung der Nachkommenschaft nicht empfahl. Die Pflanzen, an denen ich nur Blüten mit kontabeszenten Antheren fand, sind in die dritte Übergangsstufe, nicht zu den rein weiblichen gestellt worden, schon deshalb, weil man nie ganz sicher wird, ob man nicht doch noch einmal bei ihnen schließlich einige taugliche Antheren findet. Dagegen sind unter die echt weiblichen Pflanzen auch die gefüllt blühenden und die „geschlossen“ blühenden¹⁾ einbezogen worden.

1) Es sind das gefüllt blühende Pflanzen, bei denen sich die Blüte nur so weit öffnet, daß die Narbe hervorkommt, oder diese selbst noch mit der Spitze eingeschlossen bleibt, so daß nur ein Teil ösen- oder Ω förmig hervorsieht. Diese Eigenschaft ist, wie die einfache Füllung sich öffnender Blüten, erblich und bedingt eine gewisse Sterilität.

Tabelle 2.

Einfluß des Pollens auf die Zusammensetzung der Nachkommenschaft.

A.

Pflanze **122**, weiblich mit kleinen Antherenrudimenten:
1906, 1907, 1908

bestäubt mit	gab Pflanzen	davon				
		zwittrig	überwieg. zwittrig	zwittrig u. weiblich	überwieg. weiblich	weiblich
Vers. 33. Pflanze 149 , zwittrig: 1905, 1908	252	7 2,8 pCt.	3 1,2 pCt.	4 1,6 pCt.	12 4,8 pCt.	226 89,9 pCt.
Vers. 34. Pflanze 118 , zwittrig: 1906, zwittrig, einzeln kontabeszent: 1908	173	— 0 pCt.	— 0 pCt.	2 1,2 pCt.	3 1,8 pCt.	168 97,0 pCt.

B.

Pflanze **124b**, weiblich, mit kleinen Antherenrudimenten: 1906,
z. T. monströs: 1907, weiblich: 1908. Schwesterpflanze von 122

bestäubt mit	gab Pflanzen	davon				
		zwittrig	überwieg. zwittrig	zwittrig u. weiblich	überwieg. weiblich	weiblich
Vers. 36. Pflanze 149 , zwittrig: 1906, 1908	168	13 7,7 pCt.	3 1,8 pCt.	17 10,1 pCt.	11 6,5 pCt.	124 73,8 pCt.
Vers. 35. Pflanze 118 , zwittrig: 1906, zwittrig, einzeln kontabeszent: 1908	174	3 1,7 pCt.	2 1,2 pCt.	14 8 pCt.	14 8 pCt.	141 81,0 pCt.

C.

Pflanze **128**, weiblich, z. T. auch zwittrig ganz kontabeszent: 1906,
weiblich, etwas gefüllt, offen, z. T. auch zwittrig kontabeszent: 1907,
weiblich: 1908¹⁾)

bestäubt mit	gab Pflanzen	davon				
		zwittrig	überwieg. zwittrig	zwittrig u. weiblich	überwieg. weiblich	weiblich
Vers. 37. Pflanze 149 , zwittrig: 1906, 1908	233	55 23,6 pCt.	42 18,0 pCt.	85 36,5 pCt.	8 3,4 pCt.	43 18,5 pCt.
Vers. 38. Pflanze 118 , zwittrig: 1906, zwittrig, einzeln kontabeszent: 1908	131	2 1,5 pCt.	5 3,8 pCt.	16 12,2 pCt.	31 23,7 pCt.	77 58,8 pCt.

1) 1908 wurde die Pflanze nur einmal untersucht.

Ich schließe noch zwei Versuche an, wo eine weitere weibliche Pflanze (Nr. 186) nacheinander mit dem Pollen zweier verschiedener zwittriger Pflanzen bestäubt worden war; die eine davon ist Nr. 149, die auch zu den Versuchen von Tabelle 2 gedient hatte, die andere dagegen, Nr. 113, neu.

Tabelle 3.

Einfluß des Pollens auf die Zusammensetzung der Nachkommenschaft.
Pflanze **186**, weiblich, gefüllt u. geschlossen, oft nicht ansetzend:
1906, 1907, 1908

bestäubt mit	gab Pflanzen	davon				
		zwittrig	überwieg. zwittrig	zwittrig u. weiblich	überwieg. weiblich	weiblich
Vers. 39. Pflanze 149 zwittrig: 1906, 1908	190	28 14,7 pCt.	20 10,5 pCt.	42 22,1 pCt.	31 16,3 pCt.	69 36,3 pCt.
Vers. 40. Pflanze 113 , zwittrig: 1906, zwittrig, einzelne Antheren kon- tabeszent: 1908	169	5 2,9 pCt.	4 2,4 pCt.	26 15,4 pCt.	25 14,8 pCt.	109 64,5 pCt.

Die Zahl der Nachkommen ist bei den einzelnen Versuchen noch immer relativ klein; wenn man aber die Prozentzahlen rein weiblicher Pflanzen für die einzelnen Töpfe vergleicht, geht aus ihnen mit Bestimmtheit hervor, daß kein Zufall im Spiele ist. Für Versuch 37 und 38 (Tabelle 2, C) stelle ich hier diese Zahlen zusammen:

Tabelle 4.

Zahl der rein weiblichen Pflanzen pro Topf bei Vers. 37 u. 38.

Topf	a	b	c	d	e	f	g	h	i	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v
Vers. 37																					
Zahl der Pflanzen . . .	12	11	12	11	12	11	10	12	12	10	11	12	10	11	14	8	12	10	11	11	10
davon ♀	1	3	5	2	2	4	2	1	2	—	1	2	4	2	2	1	1	2	1	2	8
Vers. 38																					
Zahl der Pflanzen . . .	12	11	12	12	12	12	12	12	12	12	12										
davon ♀	7	7	8	6	5	9	5	7	8	8	7										

Aus den in den Tabellen 2 und 3 zusammengestellten Ergebnissen lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

1. Die Zusammensetzung der Nachkommenschaft hinsichtlich ihres Geschlechtes hängt von der die Eizellen liefernden Pflanze ab. Jede der drei Versuchspflanzen

122, 124b, 128 gab mit dem gleichen Bestäuber eine anders zusammengesetzte Nachkommenschaft; sie brachten z. B. mit Nr. 118 97, 81 und 59 pCt. rein weiblicher Pflanzen hervor.

2. Die Zusammensetzung der Nachkommenschaft hängt aber auch von der die Pollenkörner liefernden Pflanze ab. Nach der Bestäubung mit dem Pollen von Nr. 118 bildete jede der drei eben genannten Versuchspflanzen mehr rein weibliche Nachkommen, als nach der Bestäubung mit dem Pollen von Nr. 148, durch den jedesmal mehr zwittrige entstanden.

3. Je ausgesprochener eine Pflanze Keimzellen mit der weiblichen Tendenz bildet, um so geringer ist der Einfluß der Herkunft des Pollens. Bei den Stöcken Nr. 122 und 124b, die offenbar sehr stark und echt weiblich sind, ließ sich durch die Bestäubung mit dem Pollen von Nr. 149 statt mit dem von Nr. 118 die Prozentzahl der Weibchen nur um 7 pCt. herabdrücken, bei Nr. 128, die nur teilweise echt weiblich ist und schon mit dem Pollen von Nr. 118 nur 59 pCt. gebildet hatte, dagegen um 40 pCt. Dabei kann es unentschieden bleiben, ob die Unterschiede in der Entfaltungstärke der weiblichen Anlagen liegen oder in der Prozentzahl, in der neben den Keimzellen mit weiblicher Tendenz solche mit mehr oder weniger zwittriger Tendenz gebildet werden.

4. Der Einfluß des Pollens zeigt sich aber nicht nur bei den zwei extremen Geschlechtsformen, er tritt auch bei den Zwischenstufen hervor. Unter dem Einfluß des Pollens von Nr. 149 steigt die Prozentzahl der überwiegend zwittrigen Nachkommen, unter dem des Pollens von Nr. 118 die der überwiegend weiblichen Nachkommen. Wenn sich in den Tabellen ganz einzeln das Gegenteil zeigt, so hat dabei wohl nur der Zufall sein Spiel gehabt.

Es verdient noch hervorgehoben zu werden, daß die Ausbildung von Androeceum und Gynaeeum bei einem bestimmten Stocke und die Zusammensetzung der Nachkommenschaft dieses Stockes nicht immer ganz parallel gehen. Nr. 122 und 124b sind beide immer rein weiblich gefunden worden, trotzdem überliefert bei der Bestäubung mit Pollen gleicher Herkunft die erste ihren Charakter getreuer als die zweite.

Um den ersten Satz über den Einfluß der Eizellen recht deutlich neben dem zweiten über den Einfluß der Pollenkörner hervortreten zu lassen, habe ich die Tabelle 5 zusammengestellt. Sie enthält, außer den schon in den Tabellen 2 und 3 mitgeteilten, mit einem Sternchen bezeichneten Versuchen noch fünf weitere.

Es stehen jetzt immer alle Versuchspflanzen, die den gleichen Bestäuber gehabt haben — für Nr. 149 sind es fünf — beisammen. Dabei ist unter anderem gut zu beobachten, wie ähnliche Prozentzahlen in einer bestimmten Klasse, z. B. unter den echt weiblichen Pflanzen, durchaus nicht immer ähnliche Zahlen in den anderen Klassen bedingen. Gleich die ersten zwei Versuche, 47 und 41, sind ein gutes Beispiel dafür und zugleich auch dafür, wie kompliziert die Verhältnisse liegen.

Tabelle 5.

Einfluß der Pflanze, die die Eizellen liefert, auf die Zusammensetzung der Nachkommenschaft bei *Plantago lanceolata*

Bestäuber	Ver- such	Bestäubt	gab Pflanzen	davon									
				♀	I Zwischen- stufe	II	III	♀	in Prozenten				
									♀	I	II	III	♀
					Zwischenstufe								
Nr. 127, zwittrig	47	Nr. 134, weibl. ge- füllt, geschlossen	188	2	29	27	104	26	1,1	15,4	14,4	55,3	13,8
	41	Nr. 138, weibl. ge- füllt	188	60	24	33	39	32	31,9	12,8	17,5	20,7	17,0
Nr. 149, zwittrig	33*	Nr. 122, weiblich	252	7	3	4	12	226	2,8	1,2	1,6	4,8	89,9
	36*	Nr. 124b, weiblich	168	13	3	17	11	124	7,7	1,8	10,1	6,5	73,8
	37*	Nr. 128, weiblich u. zwittrig kontabes- zent	233	55	42	85	8	43	23,6	18,0	36,5	3,4	18,5
	48	Nr. 151, weiblich, Anth.-Rud. besond. lang gestielt	139	11	21	26	18	63	7,9	15,1	18,7	13,0	45,3
	39*	Nr. 186, weiblich, gefüllt, geschlossen	190	28	20	42	31	69	14,7	10,5	22,1	16,3	36,3
Nr. 113, zwittrig, einzelne Antheren kontabes- zent	43	Nr. 106, zwittrig kontabeszent, z. T. auch stäubend!	186	94	30	39	23	—	50,5	16,1	21,0	12,4	0,0
	46	Nr. 129, weiblich, gefüllt, geschlossen, z. T. typisch weibl.	85	—	—	4	14	67	—	—	4,7	16,5	78,8
	40*	Nr. 186, weiblich gefüllt, geschlossen	169	5	4	26	25	109	2,9	2,4	15,4	14,8	64,5
Nr. 118, zwittrig, einzelne Antheren kontabes- zent	34*	Nr. 122, weiblich	173	—	—	2	3	168	—	—	1,2	1,8	97,0
	35*	Nr. 124b, weiblich	174	3	2	14	14	141	1,7	1,2	8	8	81,0
	38*	Nr. 128, weiblich u. zwittrig kontabes- zent	131	2	5	16	31	77	1,5	3,8	12,2	23,7	58,8

Unsere Versuche lehren also, daß auch bei den gynodioecischen Pflanzen das Geschlecht nicht unabänderlich in der Eizelle vorher bestimmt sein kann, so wenig wie bei den zweihäusigen. Wenn sich *Satureia* so verhält, daß der Pollen gar keinen Einfluß ausübt, so kann das nur daran liegen, daß hier die Eizellen der Weibchen alle die weibliche Tendenz haben, und daß diese Tendenz so stark ist, daß sie stets über die gynomonoecische Tendenz der Pollenkörner dominiert. Eine entsprechende weibliche Form liegt mir für *Plantago lanceolata* nicht vor; die mannigfaltigen Abstufungen lassen aber vermuten, daß sie sich noch finden lassen wird. Sie müßte selbst mit dem Pollen von Pflanzen, wie Nr. 149 eine ist, lauter weibliche Nachkommen geben.

Worauf der Einfluß des Pollens beruht, wie er es zustande bringt, daß z. B. eine Pflanze statt 97 pCt. rein weiblicher Nachkommen nur 90 pCt. bildet, oder statt 59 pCt. nur 19 pCt., kann ich noch nicht angeben. Zwei Annahmen liegen besonders nahe.

Es könnten einmal alle Keimzellen einer Geschlechtsform die gleiche Tendenz besitzen, aber in verschiedener Stärke. Bei den Pollenkörnern von Nr. 149 müßte dann z. B. die zwittrige Tendenz durchschnittlich viel stärker sein als bei denen von Nr. 118, so daß mehr von den weiblichen Keimzellen von 122 oder 124b — für die man unter sich auch nicht ganz gleich starke weibliche Tendenz annehmen würde — \pm zwittrige Embryonen geben würden. Das Auftreten der Zwischenstufen wäre so ziemlich leicht verständlich. Was wir aber von der Geschlechtsbestimmung völlig getrenntgeschlechtiger Pflanzen wissen, spricht gegen einen solchen Wettkampf ungleichartiger, annähernd gleich starker Tendenzen, von denen bald die eine, bald die andere den Sieg davontrüge¹⁾.

Man könnte aber auch annehmen, es lägen ganz bestimmte Stärkenverhältnisse zwischen den verschiedenen Tendenzen vor, es dominiere z. B. die weibliche Tendenz stets über die zwittrige, es bilde aber nicht jede Form ausschließlich Keimzellen mit der ihr eigenen Tendenz, sondern auch solche mit fremder Tendenz, z. B. Nr. 118 neben überwiegend solchen mit \pm zwittriger auch welche mit weiblicher Tendenz, und Nr. 122 neben fast lauter solchen mit weiblicher Tendenz einzelne mit \pm zwittriger. Solche Formen entsprächen dann den „ever sporting varieties“ de Vries²⁾. Dann würde sich der Einfluß des Pollens auch erklären.

Es läßt sich das am besten gleich an einem bestimmten Bei-

1) Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes, S. 28.

2) Vgl. dazu auch E. BAUR, Bot. Ztg. Bd. 65, II. Abt. Sp. 337 (1907).

spiel zeigen. Fassen wir die Versuche 35 und 36 (Tabelle 2, B) ins Auge, und erleichtern wir uns die Rechnung dadurch, daß wir nur zwei Kategorien von Individuen unterscheiden, \pm zwittrige und rein weibliche. Wir nehmen an, daß Nr. 149 lauter Pollenkörner mit der (rezessiven) \pm zwittrigen Tendenz hervorbringt, und Nr. 124 b 74 pCt. Eizellen mit der weiblichen und 26 pCt. Eizellen mit der \pm zwittrigen Tendenz. Dann kommen die beobachteten 74 pCt. weiblicher Nachkommen (von der Abstammung ♀ wT + ♂ zwT) und die 26 pCt. \pm zwittriger (von der Abstammung ♀ zwT + ♂ zwT) heraus (Vers. 36). Wenn nun Nr. 124 b mit dem Pollen von Nr. 118 81 pCt. weiblicher Nachkommen und nur 19 pCt. \pm zwittriger geben soll (Vers. 35), so muß diese Nr. 118 Keimzellen bilden, von denen 73 pCt. \pm zwittrige und 27 pCt. rein weibliche Tendenz besitzen, wie sich leicht zeigen läßt¹⁾.

Als Probe nehmen wir zunächst die Versuche 37 und 38 (Tabelle 2, C) vor. Wenn Nr. 149, wie wir annehmen, lauter Keimzellen mit der \pm zwittrigen Tendenz bildet, muß Nr. 128 nur 18,5 pCt. Eizellen mit der rein weiblichen und 81,5 pCt. Eizellen mit der \pm zwittrigen Tendenz hervorbringen; nur so kommt die tatsächlich beobachtete Nachkommenschaft für Nr. 128 heraus. Bei Versuch 38 war Nr. 128 mit Pollen von Nr. 118 bestäubt worden, für den wir vorhin aus Versuch 35 73 pCt. Keimzellen mit zwittriger und 27 pCt. Keimzellen mit weiblicher Tendenz ausgerechnet haben. Legen wir dieses Verhältnis auch hier zugrunde, so erhalten wir für Nr. 128, bestäubt mit Nr. 118, 59,5 pCt. \pm zwittrige und 40,5 pCt. rein weibliche Nachkommen, während 41,2 pCt. \pm zwittrige und 58,8 pCt. rein weibliche beobachtet wurden. Ziehen wir auch noch die Versuche 33 und 34 heran (Tabelle 2, A), so berechnet sich die Nachkommenschaft von Nr. 122 mit dem Pollen von 118 auf 7 pCt. \pm zwittrige und 93 pCt. weibliche Indi-

1) Die Rechnung ist sehr einfach. Bezeichnen wir mit wT die Tendenz, weibliche Nachkommen zu geben, und mit zT die, zwittrige hervorzubringen, so geben, wenn 124 b mit 118 bestäubt wird, von den 4 möglichen Kombinationen der Keimzellen 3 (♀ 124 b wT + ♂ 118 wT, ♀ 124 b wT + ♂ 118 zT, ♀ 124 b zT + ♂ 118 wT) weibliche Nachkommen (weil wT unserer Annahme nach über zT dominiert) und nur eine: ♀ 124 b zT + ♂ 118 zT, kann die 19 pCt. zwittrige Nachkommen geben. Die Prozentzahl der Keimzellen von 124 b mit der Tendenz zT, 26, multipliziert mit der fraglichen Prozentzahl x der Keimzellen von 118 mit der Tendenz zT, muß diese 19 pCt. geben, also $26 \cdot x = 1900$.
 $x = \frac{1900}{26} = 73$. Nr. 118 würde also 73 pCt. Keimzellen mit der zwittrigen und 27 pCt. Keimzellen mit der weiblichen Tendenz bilden.

viduen, während 3 pCt. \pm zwittrige und 97 pCt. rein weibliche beobachtet worden waren¹⁾).

Die Übereinstimmung zwischen den berechneten und den gefundenen Zahlen läßt ja gewiss zu wünschen übrig, sie zeigt aber die Möglichkeit, mit einer derartigen Annahme zu arbeiten. Ja man wird kaum eine größere Übereinstimmung erwarten dürfen, wenn man die Willkürlichkeit der ersten Annahme (daß Nr. 149 lauter Keimzellen mit der zwittrigen Tendenz hervorbringe) und die zahlreichen Zwischenstufen bedenkt, durch die die Verhältnisse sehr viel komplizierter werden müssen, als wir angenommen haben.

Es wäre eine der Konsequenzen der zweiten Annahme, daß Nr. 118 bei Selbstbefruchtung viel mehr weibliche Nachkommen geben müßte, als Nr. 149 — etwa 7 pCt. Das läßt sich aber infolge der Selbststerilität nicht prüfen; als die Pflanzen sich selbst überlassen worden waren und Pollen unbekannter Herkunft auf sie eingewirkt hatte, gab Nr. 149 4,6 pCt. rein weiblicher Nachkommen (Gesamtzahl 109) und 118 gar keine (Gesamtzahl 13). — Die Frage, wie der Einfluß des Pollens zustande kommt, wird sich also erst nach weiteren, langwierigen Untersuchungen entscheiden lassen, einstweilen genügt es mir, hier genau gezeigt zu haben, daß er überhaupt eine Rolle bei der Geschlechtsbestimmung der Gynodioeisten spielt, und daß Versuche, bei denen die Herkunft des bestäubenden Pollens unbekannt ist, nur eine beschränkte Tragweite besitzen können, wenn nicht besondere Verhältnisse, wie z. B. bei *Satureia hortensis*, vorliegen.

Leipzig, Botanisches Institut der Universität.

1) Nachfolgend die beiden Rechnungen:

Eizellen von		Versuch 34.		Nachkommen	
Nr. 122		Pollenkörner			
		v. Nr. 118			
w. T. 90 pCt	+	{ z. T. 73 pCt.	=	65,7 pCt.	w (z)
		{ w. T. 27 pCt.	=	24,3 pCt.	w
z. T. 10 pCt.	+	{ z. T. 73 pCt.	=	7,3 pCt.	z
		{ w. T. 27 pCt.	=	2,7 pCt.	w (z)
Eizellen von		Versuch 38.		Nachkommen	
Nr. 128		Pollenkörner			
		v. Nr. 118			
z. T. 81,5 pCt.	+	{ z. T. 73 pCt.	=	59,5 pCt.	z
		{ w. T. 27 pCt.	=	22,0 pCt.	w (z)
w. T. 18,5 pCt.	+	{ z. T. 73 pCt.	=	13,5 pCt.	w (z)
		{ w. T. 27 pCt.	=	5,0 pCt.	w

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [26a](#)

Autor(en)/Author(s): Correns Carl Erich

Artikel/Article: [Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodioecischen Pflanzen. 686-701](#)