

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel

und

Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXVIII.

15. März 1908.

N^o 6.

Inhalt: Burck, Darwin's Kreuzungsgesetz und die Grundlagen der Blütenbiologie. — Schimke-witsch, Über die Beziehungen zwischen den *Bilateralia* und den *Radialia* (Schluss). — Goldschmidt und Popoff, Über die sogen. hyaline Plasmaschicht der Seeigelteier. — Arrhenius, Immunochemie.

Darwin's Kreuzungsgesetz und die Grundlagen der Blütenbiologie.

Von W. Burck.

(Auszug aus einer Abhandlung im *Recueil des travaux botaniques Néerlandais*.
Vol. IV, 1907.)

I.

Darwin's vergleichende Kulturversuche über die Wirkung der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich.

Bei seinen ausführlichen vergleichenden Experimenten mit aus gekreuzten und aus selbstbefruchteten Samen erwachsenen Pflanzen, welche dazu dienen sollten, den Satz über die Notwendigkeit der Kreuzbefruchtung zu beweisen und den Vorteil, der für die Pflanzen in einer gegenseitigen Kreuzung gelegen ist, an den Tag zu fördern, ist bekanntlich Darwin zum Resultat gekommen, dass in den meisten Fällen seine gekreuzten Pflanzen die selbstbefruchteten an Größe, Üppigkeit, Stärke und Fruchtbarkeit übertrafen, dass aber bei anderen Pflanzen die Kreuzung vor der Selbstbefruchtung keinen Vorzug hatte.

Zu den ersteren gehören: *Ipomoea purpurea*, *Mimulus luteus*, *Digitalis purpurea*, *Iberis umbellata*, *Dianthus caryophyllus*, *Petunia violacea*, *Viola tricolor*, *Cyclamen persicum*, *Anagallis collina*, *Lobelia ramosa* und viele andere. Zu den letzteren: *Pisum sativum*, *Lathyrus odoratus*, *Canna Warscewiczii*, *Primula sinensis*, *Nicotiana Tabacum*,

Apium Petroselinum, *Passiflora gracilis*, *Ononis minutissima*, *Adonis aestivalis*, *Hibiscus africanus*, *Vandellia nummularifolia*, eine weiße Varietät von *Mimulus luteus*, eine Varietät von *Ipomoea purpurea* und weiter noch einzelne Pflanzen, bei welchen auf die Frage, ob sie von der Kreuzung Vorteil hatten durch den Versuch, keine entscheidende Antwort gegeben werden konnte.

Die letzteren gehören zu denjenigen Pflanzen, welche mehr oder weniger regelmäßig sich selbst befruchten.

Bei der Überlegung der Ursachen des verschiedenen Verhältnisses seiner Versuchspflanzen der Kreuz- und Selbstbefruchtung gegenüber, glaubte Darwin, dass seine Beobachtungen und Versuchsergebnisse alle darauf hinwiesen, dass für die völlige Fruchtbarkeit der Eltern und die vollständige konstitutionelle Kraft der Nachkommen ein gewisser Grad von Differenzierung in den sexuellen Elementen notwendig sei.

Er glaubte, dass die Nachkommen aus einer Kreuzung nur dann einen Vorteil ziehen, wenn die gekreuzten Individuen während vorausgehender Generationen ungleichen äußeren Bedingungen ausgesetzt waren oder spontan variiert haben, und dass bei Kreuzung zweier Individuen, die längere Zeit unter denselben Bedingungen gelebt, oder sich eine große Zahl von Generationen hindurch durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt haben, die gekreuzten Pflanzen über die selbstbefruchteten keine Überlegenheit zeigen, weil die sexuellen Elemente eine gleiche Konstitution bekommen haben.

Seit Darwin seine Versuchsergebnisse in diesem Satz zusammenfasste, haben sich einerseits die Ansichten über das Wesen der Befruchtung erheblich geändert, während andererseits einige kleistogame Pflanzen bekannt geworden sind, die keine anderen als geschlossene Blüten tragen, so dass bei diesen die Möglichkeit der Kreuzung ausgeschlossen ist.

Diese neueren Ansichten und Beobachtungen gestatten einen anderen Blick in Darwin's Kreuzungs- und Selbstbefruchtungsversuche. Aus guten Gründen wird jetzt allgemein angenommen, dass die Befruchtung nur dann mit günstigem Erfolge stattfinden kann, das daraus entstandene Individuum nur dann über einen unverminderten Wuchs und unverminderte Stärke und Fruchtbarkeit verfügt, wenn die beiden Eltern, statt in ihren sexuellen Elementen zu differieren, in allen essentiellen Eigenschaften miteinander übereinstimmen und dass, umgekehrt, bei der Bildung des Embryokerns, sowie im vegetativen Leben des Individuums und besonders bei der Bildung der Sexualzellen des letzteren, Störungen eintreten müssen, sobald die sexuellen Elemente der miteinander gekreuzten Individuen mehr oder weniger differieren.

Was die Kleistogamen betrifft, so wissen wir jetzt, dass man, zumal unter den Anonaceen, Gattungen findet, deren Arten alle

ohne Ausnahme geschlossene Blüten tragen: *Goniothalamus*, *Artabotrys*, oder wo wenigstens die Arten einer Untergattung alle kleistogam sind: *Unona*, *Anona* u. s. w.

Diese Pflanzen geben Veranlassung zu der Annahme, dass sie dieses Merkmal einer gemeinschaftlichen, kleistogamen Stammform entlehnen, woraus abgeleitet werden muss, dass sie während ganz unbe-rechenbarer Zeiten sich durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt haben, ohne ihre konstitutionelle Kraft und Fruchtbarkeit zu verlieren.

Aus Darwin's Kreuzungsversuchen einerseits und den Beobachtungen an kleistogamen Pflanzen andererseits geht also hervor, dass Pflanzen, welche sich selbst befruchten, aus einer Kreuzung nicht nur keinen Vorteil ziehen, sondern auch, dass bei ihnen eine lange fortgesetzte Selbstbefruchtung keine schädlichen Folgen hat.

Man glaubt annehmen zu müssen, dass die Kleistogamie keine ursprüngliche Eigenschaft ist und dass die Pflanzen mit geschlossenen Blüten — sei es auch vor vielen Jahrtausenden — aus solchen mit offenen Blüten hervorgegangen sind; man kann also die Kleistogamen keine absolut reinen Pflanzen nennen, obgleich die Möglichkeit, dass viele ihrer, zumal unter den Anonaceen, aus regelmäßig sich selbst befruchtenden Chasmogamen entstanden sind, nicht ausgeschlossen ist. Bedenken wir aber, dass ihre Zellkerne Äonen lang von aller Vermischung mit fremden Elementen frei geblieben sind, so können ihre Gameten doch die reinsten genannt werden, welche überhaupt bei Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung angetroffen werden. Ihre Chromosome entsprechen den höchsten Forderungen, die man für das Zusammenwirken bei dem Befruchtungsvorgang und im vegetativen Leben des Individuums stellen kann, und diese Überlegung bringt uns zu der Schlussfolgerung, dass **reine Pflanzen von einer Kreuzung keinen Vorteil ziehen und auch zur Erhaltung ihrer konstitutionellen Kraft und Fruchtbarkeit keine Kreuzung bedürfen**, eine Schlussfolgerung, die mit den neueren Ansichten über das Wesen der Befruchtung im Einklang ist.

Darwin ist von der Meinung ausgegangen, dass die in der „Origin of Species“ geäußerte Vermutung der Notwendigkeit einer gelegentlichen Kreuzung für die Erhaltung der Art sich gründete auf eine Reihe von Tatsachen und Experimenten, die im allgemeinen mit den Erfahrungen der Tier- und Pflanzenzüchter in Übereinstimmung waren und alle darauf hinwiesen, dass erstens eine Kreuzung zwischen verschiedenen Varietäten oder zwischen den Individuen derselben Varietät, aber von anderer Herkunft, den Nachkommen Kraft und Fruchtbarkeit gibt und dass zweitens, umgekehrt, eine lange fortgesetzte Inzucht die Kraft und Fruchtbarkeit vermindert.

Die erste Voraussetzung ist in der Tat von vielen Autoren hervorgehoben worden und kann eine feststehende Tatsache genannt werden.

Nachdrücklich muss aber bemerkt werden, dass hier nur von Kultur- und Gartenvarietäten, d. h. von bastardierten Pflanzen, nicht von reinen Arten die Rede ist.

Darwin hat dies nicht beachtet, er meinte, dass die Regel für organische Wesen im allgemeinen gültig sei.

Wenn aus den Arbeiten der Hybridologen und Praktiker: Kölreuter, Knight, Herbert, Gärtner, Sageret, Wiegmann, Rawson, Bornet u. a. hervorgegangen ist, dass die Pflanzen, mit welchen sie ihre Kreuzungsversuche anstellten: Erbsen-, Weizen-, Trauben-, Äpfel-, Melonen-, Kohl-, Kartoffelvarietäten, Hippeastrum-, Gladiolus-, Cistushybriden u. a. sich mit dem Blütenstaub der Stammeltern leichter befruchten lassen als mit dem eigenen Blütenstaub, dass entweder eine Kreuzung mit getrennten Individuen derselben Varietät oder mit Individuen verschiedener Varietäten derselben Art oft leichter zustande kommt als eine Selbstbefruchtung; und dass dabei die aus einer Kreuzung hervorgegangenen Nachkommen sich durch einen kräftigeren Wuchs und größere Fruchtbarkeit von den aus Selbstbefruchtung entstandenen Individuen unterscheiden, so hat dies alles nur auf Bastarde Bezug. Die vorteilhaftere Wirkung der Kreuzung wurde dadurch erklärt, dass durch die Bastardierung die Zeugungskraft bei Selbstbefruchtung zurückgegangen sei. Dass auch reine Arten aus einer Kreuzung einen Vorteil ziehen, ist von diesen Autoren niemals hervorgehoben worden.

Hinsichtlich der zweiten Voraussetzung — dass eine lange fortgesetzte Inzucht die Kraft und Fruchtbarkeit verringere — muss bemerkt werden, dass weder Kölreuter und Sprengel, noch Andrew Knight, Herbert, Gärtner oder einer der vielen anderen Forscher, welche sich vor Darwin mit Hybridisationsversuchen beschäftigt haben, sich über die Schädlichkeit der Selbstbefruchtung ausgesprochen haben. Was man darüber in der blütenbiologischen Literatur antrifft, ist auf Missverständnis zurückzuführen.

Im Gegenteil, die größte Autorität auf dem Gebiete der Hybridologie, Gärtner, der im Jahre 1849 sein vortreffliches Werk „Über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich“ veröffentlichte, war weit davon entfernt, der Selbstbefruchtung „*qua talis*“ schädliche Folgen zuzuschreiben. Er glaubte vielmehr, dass die guten Eigenschaften der Art nur durch Selbstbefruchtung erhalten werden könnten, während Fremdbestäubung zu Bastardierung Veranlassung gibt, welche die Pflanze in ihrer Zeugungskraft abschwächt.

„Dass die Zeugungskraft der Bastarde in Vergleichung mit

der der reinen Arten schwächer ist“ — sagt Gärtner —, „gibt sich vorzüglich auch darin an den Tag, dass sich bei den reinen Arten die Zeugungskraft durch die weiteren Selbstbefruchtungen erhält und kräftigt, dass aber bei den Bastarden, selbst bei den fruchtbarsten, wenn sie sich auch bis in die achte bis zehnte Generation selbst fortpflanzen, die Zeugungskraft nach und nach abnimmt und das Dekrepidieren eintritt, bis sie endlich steril werden und ausgehen, wie uns vielfältige Erfahrung gelehrt hat. Zufällige Einmischung von stammelterlichem Pollen kann allerdings den angegebenen Gang der hybriden Natur abändern und ein anderes Resultat liefern; es ist aber gewiss eine Täuschung“ (l. c. p. 365).

Auch Darwin selbst ist später zu der Einsicht gelangt, dass tatsächlich von den schädlichen Folgen der Selbstbefruchtung bei den Pflanzen noch nichts Direktes bekannt war (Variation of animals and plants under domestication. Vol. II, Chapt. XVII, p. 127).

Jedoch glaubte er, dass die Schädlichkeit der Selbstbefruchtung bei Pflanzen und der engen Inzucht bei Tieren unzweifelhaft feststeht und dass die Tatsache, dass die schlechten Folgen nicht so klar an den Tag treten als die Vorteile der Kreuzung, dem Umstande zuzuschreiben sei, dass dieselben sich so langsam anhäufen, dass sie viele Jahre lang aller Aufmerksamkeit entgehen können, um erst ans Licht zu kommen, wenn die in enger Inzucht lebenden Tiere oder die sich selbst befruchtenden Pflanzen mit einem Tiere einer anderen Familie oder einer Pflanze anderer Herkunft gekreuzt werden. Er meinte, dass aus der Tatsache, dass die Kreuzung einen Vorteil bringt, schon ohne weiteres hervorgeht, dass die Inzucht und die Selbstbefruchtung schädlich sind.

Demzufolge hat er bei dem größeren Teil seiner Kulturversuche aus der bloßen Tatsache, dass die gekreuzten Pflanzen schon nach der ersten Kreuzung an Höhe, konstitutioneller Kraft und Fruchtbarkeit den selbstbefruchteten überlegen waren, die Schlussfolgerung gemacht, dass die Selbstbefruchtung ihnen schädlich war. Nur bei dem kleineren Teil hat Darwin seine vergleichenden Kulturversuche mehrere Generationen hindurch fortgesetzt, und diese haben die Richtigkeit der Voraussetzung nicht bestätigt. Aus diesen Versuchen ist wohl die vorteilhaftere Wirkung der Kreuzung, aber nicht die Schädlichkeit der Selbstbefruchtung hervorgegangen. Die Versuche mit *Ipomoea* und *Mimulus* z. B. ergaben wohl, dass in der ersten Generation die gekreuzten Pflanzen den selbstbefruchteten überlegen waren, aber nicht, dass die selbstbefruchteten Exemplare in den folgenden Generationen stets mehr abgeschwächt, kleiner und weniger fruchtbar wurden. „So far is this from being the case“ — sagt Darwin —, „that the difference between the two sets of plants in the seventh, eighth, and ninth generations

taken together is less than in the first and second generations together“ (p. 55).

„Whether the evil from self-fertilisation goes on increasing during successive generations is not as yet known; but we may infer from my experiments that the increase if any is far from rapid“ (General results p. 438).

Die Resultate der Versuche mit *Ipomoea* und *Mimulus* erscheinen also in einem anderen Licht. Wir lernen sie kennen als Pflanzen mit herabgesetzter Fruchtbarkeit und Wachstumskraft, die sich der Kreuzung gegenüber ganz wie Gartenvarietäten verhalten. Bei näherer Betrachtung finden wir, dass der Zweifel an der Reinheit der Versuchspflanzen, erregt bei der Vergleichung der Ergebnisse mit denen, welche aus der Kreuzung und Selbstbefruchtung reiner Pflanzen hervorgehen, vollkommen bestätigt wird durch die besonderen Erscheinungen, die während der Kultur aufgetreten sind und welche Darwin alle mit so bewundernswerter Genauigkeit beobachtet und ausführlich beschrieben hat, dass seine Notizen uns gestatten, einen selten klaren Blick in die Natur seiner Versuchspflanzen zu werfen. Ich will hier an die Erscheinungen erinnern, welche bei der Kultur von *Ipomoea* aufgetreten sind, an das Auftreten von drei-verschiedenen, von den anderen abweichenden Typen: der eine mit einer weißen Krone, der zweite mit schön dunkel-purpurnen Blüten, der dritte (Hero) mit größerer Wachstumskraft, größerer Fruchtbarkeit und „Unempfindlichkeit“ für Kreuzung; an die Neigung der Staubgefäße zum Abortieren bei den Nachkommen der siebenten und achten Generationen; an das Herabfallen der Blüten vor dem Fruchtansatz bei den Pflanzen der achten Generation; an die enorme Verschiedenheit in Farbe u. s. w. alle Erscheinungen, die auf die zusammengesetzte Natur von *Ipomoea* hinweisen.

Auch *Mimulus luteus* trägt den Charakter einer hybridisierten Pflanze. Die ersten, aus Handelssamen erwachsenen Exemplare variierten so stark in der Blütenfarbe, dass kaum zwei Individuen einander gleich waren. Man fand darunter alle Nuancen von gelb mit den verschiedensten purpurnen, karmoisinen, orangen oder kupferroten Flecken. In den dritten und vierten Generationen trat eine Varietät hervor mit ganz anderen Eigenschaften: weißer Blütenfarbe mit karmoisinroten Flecken, größerer Krone, größerer Fruchtbarkeit und mehr Wachstumskraft u. s. w.

Dieselbe Bemerkung ist auch bei den anderen Versuchspflanzen: *Digitalis purpurea*, *Iberis umbellata*, *Dianthus caryophyllus*, *Petunia violacea*, *Lobelia ramosa*, *Cyclamen persicum*, *Viola tricolor*, *Anagallis collina* u. a. zu machen.

Die mit diesen Pflanzen angestellten Kreuzungs- und Selbstbefruchtungsversuche in Verbindung mit den oben zitierten Ergeb-

nissen der Hybridologen lehren, dass sie alle durch die Bastardierung an Fruchtbarkeit, Stärke und Wuchshöhe zurückgegangen waren und dass das Zurückbleiben der Nachkommen der selbstbefruchteten Pflanzen gegen die durch Kreuzung entstandenen nicht den Folgen der Selbstbefruchtung, sondern denen der Hybridisation zugeschrieben werden muss.

Wir kommen also zum Schluss, dass die Pflanzen im allgemeinen zu zwei Kategorien zu bringen sind. Zu der ersteren gehören solche Pflanzen, die der Gefahr ausgesetzt sind, dass fremder Pollen auf die Narbe abgesetzt wird, was zur Verunreinigung des Zellkernes oder Bastardierung Veranlassung geben kann, infolgedessen die Pflanze ihre Artmerkmale verliert, während ihre Kraft und Fruchtbarkeit vermindern.

Kreuzungen dieser Bastarde mit einem der Stammeltern oder mit einem etwas anders gearteten Nachkömmling desselben Bastards können die verminderte Kraft und Fruchtbarkeit teilweise wieder herstellen. Solche Pflanzen geben also bei Selbstbestäubung schwächere und weniger fruchtbare Nachkommen als bei gegenseitiger Kreuzung.

Zu der anderen Kategorie gehören Pflanzen, die sich selbst befruchten, deren Zellkerne demzufolge von aller Verunreinigung frei bleiben. Diese behalten von Generation zu Generation ihre spezifischen Eigenschaften, Kraft und Fruchtbarkeit. Die Selbstbefruchtung, statt der Pflanze schädlich zu sein, ist allein imstande, ihr die Erhaltung ihrer Eigenschaften zu gewähren.

II.

Über die Frage, ob die Struktur der Blüten auf eine Versicherung der Kreuzbefruchtung hinweist.

Aus dem vorigen Abschnitt ist also hervorgegangen, dass die Meinung, dass eine gegenseitige Kreuzbefruchtung einen Vorteil vor der Selbstbefruchtung voraus hätte, nur für bastardierte Pflanzen gültig sein kann. Es drängt sich darum selbstverständlich jetzt die Frage in den Vordergrund, wie sich dann die verschiedenen Blüteneinrichtungen, die man bis jetzt geglaubt hat nur als besondere, unter der Wirkung der natürlichen Zuchtwahl im Kampf ums Dasein erworbene Anpassungen zur Versicherung der Kreuzbefruchtung deuten zu können, sich erklären lassen. Bevor ich dazu übergehe, auf diese Frage näher einzugehen, möchte ich auf den erheblichen Unterschied aufmerksam machen zwischen den in der Blütenbiologie allgemein vorherrschenden Anschauungen und Darwin's Ansichten. Ich achte dies von desto größerer Wichtigkeit, da — wenn ich mich nicht irre — die Meinung ganz allgemein verbreitet ist, dass die Blütenbiologie auf Darwin's Ansichten,

Beobachtungsergebnissen und Experimenten gegründet ist. Dies ist aber nur insofern richtig, dass die Blütenbiologie auf Darwin's ursprüngliche, am Anfang seiner vieljährigen Studien über die Notwendigkeit der gelegentlichen Kreuzung geäußerten Vermutung gegründet worden ist. Darwin aber ist auf dem im Jahre 1859 eingenommenen Standpunkt nicht stehen geblieben und hat über die beiden wichtigen Fragen, ob kein organisches Wesen sich auf die Dauer durch Selbstbefruchtung zu erhalten vermag und ob die Struktur der Blüte auf eine Versicherung der Kreuzbefruchtung hinweist, in den späteren Jahren andere Ansichten gewonnen.

Die Blütenbiologie hat dieser Tatsache keine Rechnung getragen. Ausgegangen von der im Jahre 1859 geäußerten Vermutung hat sie sich den weiteren Ansichten Darwin's nicht mehr angeschlossen und ist, unabhängig von dem großen Denker, ihren eigenen Weg gegangen, sich dabei mehr und mehr von ihm entfernend.

Durch seine vielumfassenden Beobachtungen und Kulturversuche gewann Darwin einen stets tieferen Blick in die Fortpflanzungsverhältnisse, die ihm gestatteten, die beiden Fragen stets schärfer zu formulieren. Sie lehrten ihn, dass der Selbstbefruchtung eine viel umfangreichere und wichtigere Rolle zukommt, als er sich vorher vorgestellt hatte. Die im Jahre 1859 und auch noch im Jahre 1862 ausgesprochene Vermutung „Nature abhors perpetual Self-fertilisation“ finden wir in seinen späteren Werken nicht wieder.

Die vergleichenden Kulturversuche mit aus gekreuzten und selbstbefruchteten Samen erwachsenen Pflanzen führten ihn zu der Ansicht, dass wenn auch bei der ersten Kreuzung die schädlichen Folgen der Selbstbefruchtung an den Tag treten, doch nicht gesagt werden kann, dass die Pflanzen durch Selbstbefruchtung immer mehr zurückgehen. Auch zeigte er, dass viele Pflanzen spezielle Anpassungen zur Versicherung der Selbstbefruchtung besitzen und spricht er von der Möglichkeit, dass selbstbefruchtete Pflanzen, wenn sie um die Daseinsbedingungen mit gekreuzten Pflanzen zu kämpfen haben, die letzteren an Üppigkeit übertreffen können.

Über die Trennung der Geschlechter als eine durch die Pflanze allmählich erworbene Anpassung zur Versicherung der Kreuzung und Verhinderung der Selbstbefruchtung ist er in den späteren Jahren zu einer anderen Ansicht gekommen, während die Frage, ob der Dichogamie die wichtige Bedeutung beizulegen ist, welche er ihr vorhin glaubte zuschreiben zu müssen, später von Darwin nicht mehr unbezweifelt angenommen wurde. Die Annahme, dass die Selbststerilität eine allmählich zur Verhinderung von Selbstbefruchtung erworbene Eigenschaft sei, wurde später von Darwin entschieden zurückgewiesen. Er betrachtete sie vielmehr als ein beiläufiges, von den äußeren Bedingungen, denen die Pflanze ausgesetzt gewesen ist, abhängiges Resultat.

In der Tat glaubte Darwin am Ende seiner vieljährigen Studien zwar wohl noch immer, dass eine Kreuzung zwischen getrennten Individuen auf verschiedene Weise befördert wird; die Meinung aber, dass die Struktur der Blüten im allgemeinen auf eine Versicherung der Kreuzung hinweist, hatte er jedoch, wo nicht vollständig, doch größtenteils, preisgegeben.

Die Beobachtungen und Überlegungen, welche Darwin dazu geführt haben, seine ursprünglichen Ansichten zu erweitern, will ich hier kurz erwähnen und meine Bemerkungen über einige Blüteinrichtungen, welche man bis jetzt glaubte, nur als besondere Einrichtungen zur Versicherung der Kreuzbefruchtung deuten zu können, hinzufügen.

Ich möchte mich aber dabei beschränken auf die **Diklinie**, **Herkogamie** und **Dichogamie**.

Die Ursachen, welche zu der **Selbststerilität** und **Heterostylie** geführt haben, möchte ich ganz unbesprochen lassen, indem, meiner Ansicht nach, diese beiden wichtigen Erscheinungen nicht zur Klarheit gebracht werden können, bevor durch eingehende experimentelle Versuche die heterostylen und selbststerilen Pflanzen auf ihre Gametenreinheit geprüft worden sind.

Hinsichtlich der Trennung der Geschlechter oder **Diklinie** hat Darwin bekanntlich im Jahre 1859 in der „Origin of Species“ (p. 74) eine Darstellung gegeben von der Weise, wie er meinte, dass dieselbe unter der Wirkung der natürlichen Zuchtwahl aus dem Hermaphroditismus hervorgegangen sein könnte. Ausgehend von der Meinung, dass bei kultivierten Pflanzen, welche unter neue äußere Bedingungen gestellt werden, bisweilen die männlichen oder die weiblichen Organe mehr oder weniger impotent werden, glaubte er, dass, wenn eine solche Hinneigung zur Impotenz in der freien Natur eingetreten sein möchte, als der Blütenstaub schon regelmäßig von der einen Blüte zur anderen getragen wurde, dieselbe schließlich zu einer vollständigen Trennung der Geschlechter führen konnte, indem die dadurch zustande kommende Arbeitsteilung für die Pflanze vorteilhaft war.

In den späteren Jahren aber neigte Darwin sich mehr zu der Meinung hin, dass die Diöcie die ursprüngliche Eigenschaft der Pflanzen sei, aus der der Hermaphroditismus hervorgegangen sei und stellte er den großen Nutzen der Diklinie in Abrede.

Ogleich er wohl annehmen musste, dass die Diklinie eine vorteilhafte Eigenschaft sei, da sie sich sonst nicht erklären ließ, war es ihm doch keineswegs klar, worin der Vorteil der Einrichtung gelegen war; er sah darin ebensowohl eine schädliche als eine vorteilhafte Seite. Von dem einen Gesichtspunkt aus konnte er sie vorteilhaft nennen, vom anderen aus schädlich. Der Vorteil — so bemerkt er —, dass sie der Kreuzung versichert sind, wird bei den

Anemophilen auf Kosten eines enormen Überflusses an Pollen gewonnen und bei den Anemophilen und Entomophilen beiden auf Kosten der Gefahr, dass die Befruchtung bisweilen gar nicht zustande kommt. Außerdem produziert die eine Hälfte der Individuen keine Samen „and this might possibly be a disadvantage“.

In meiner Abhandlung über die Mutation als Ursache der Kleistogamie¹⁾ habe ich darauf hingewiesen, dass alle Pflanzen, welche Blüten verschiedener Größe und Gestaltung hervorbringen (Diaphoranthen) in so vielen Hinsichten mit den Kleistogamen übereinstimmen, dass sie aller Wahrscheinlichkeit nach ebenso wie diese, ihr Entstehen einer Mutation zu danken haben. Die männlichen und weiblichen Formen der andro- und gynodiöcischen und der echten diöcischen Pflanzen wären dann ihrer Entstehung nach, mit den konstanten kleistogamen Varietäten der Anonaceen und Orchideen und die andro- und gynomonöcischen Formen der Labiaten, Sileneen, Umbelliferen u. a. Diaphoranthen mit den kleistogamen Zwischenrassen zu vergleichen.

Es waren aber besonders die **Dichogamen** und **Herkogamen**, welche Darwin zu der Ansicht brachten, dass die Blüten im allgemeinen zur Beförderung der Kreuzung eingerichtet seien. Und in der Tat glaubte Darwin, als er ein ausführliches Studium von der Blüteneinrichtung und dem Bestäubungsmechanismus der Orchideen vornahm, darin die Bestätigung seiner Ansichten zu finden.

Es stellte sich heraus, dass in dieser Familie die Blüten der meisten Arten bei der Befruchtung von Insektenbesuch abhängig sind, und dass dieselben auf solche Weise eingerichtet sind, dass sie bis in die kleinsten Details des Baues der Tätigkeit nektarsuchender Insekten in der Weise angepasst sind, dass durch dieselben unfehlbar der Blütenstaub der einen Blüte auf die Narbe einer anderen übertragen werden muss.

Es ist wahrscheinlich dem Umstande, dass Darwin aus dem bloßen Baue der Blumen die Deutung des Bestäubungsmechanismus erschlossen hat und keine reichblühenden Arten untersucht hat, zuzuschreiben, dass er aus diesen Untersuchungen den Schluss gezogen hat, dass die Insekten dabei eine Kreuzung zwischen getrennten Individuen bewirken. Tatsächlich lassen seine Beobachtungen diese Schlussfolgerung nicht zu. Es leuchtet ein, dass eine solche Individuenkreuzung die einzig mögliche ist bei solchen Pflanzen, als die *Pterostylis*-Arten, die nur eine einzige Blüte tragen, bei anderen Orchideen aber konstatierte Darwin selbst, dass die Insekten auch die Eigenbefruchtung der Blüte oder die Befruchtung einer anderen desselben Stockes bewirken z. B. bei *Coryanthes speciosa* (p. 176), *Listera ovata*, *Neottia nidus aris* u. a.

1) Recueil des Travaux botaniques Néerlandais. Vol. II, 1905, p. 130.

Tatsächlich ist die Selbstbefruchtung, wie auch Darwin selbst gezeigt hat, bei den Orchideen eine sehr häufig vorkommende Erscheinung, selbst ist diese Familie besonders reich an kleistogamen Arten. Neben dieser Selbstbestäubung ist die Befruchtung der Blüte mit dem eigenen Pollen durch die Mithilfe der Insekten oder eine Befruchtung der Blüte mit dem Blütenstaube einer anderen Blüte desselben Individuums auch von anderen Autoren nachgewiesen worden²⁾.

In den späteren Jahren hat Darwin auch seine Schlussfolgerung, dass die Orchideen zu einer Kreuzbefruchtung eingerichtet waren, auf diejenigen Arten eingeschränkt, wo die Pollinien eine Abwärts- oder Seitwärtsdrehung erfahren, die für die Bestäubung der Narbe notwendig ist und eine gewisse Zeit erfordert (bei *Orchis mascula* 30 Sekunden, bei *Orchis pyramidalis* 18 u. s. w.). Dass dies etwas Akzidentelles ist und keine besondere nützliche Anpassung zur Verhütung der Nachbarbefruchtung, leuchtet ein und wird auch selbstverständlich von Darwin nicht als solche betrachtet.

Zwei andere Naturforscher: Frederico Delpino und Friedrich Hildebrand haben sich bald, nachdem Darwin seine Orchideenstudien veröffentlicht hatte, auf die weiteren Untersuchungen der Blumeneinrichtungen und besonders auf die der Dichogamen und Herkogamen gelegt.

Die beiden Forscher waren völlig davon überzeugt, dass Darwin durch seine Orchideenstudien seine Vermutung über die Notwendigkeit einer gelegentlichen Kreuzung vollkommen bestätigt gefunden hatte und suchten unter Voraussetzung der Richtigkeit des Kreuzungsgesetzes die Blüteneinrichtungen anderer Pflanzen zu erklären.

Sie fanden aber nicht, was Darwin glaubte nachgewiesen zu haben, dass die Insekten eine Kreuzung zwischen getrennten Individuen bewirkten. Ihre Beobachtungen an **dichogamen** Pflanzen bestätigten vielmehr diejenigen von Kölreuter und Sprengel. Sie fanden, dass bei den protandrischen Pflanzen der Pollen einer jüngeren Blüte durch die Mithilfe der Insekten auf die Narben einer älteren und bei den protogynischen, umgekehrt, der Pollen einer älteren auf die Narben einer jüngeren übertragen wird, dass also bei allen mehr oder weniger ausgeprägt dichogamen Pflanzen eine Kreuzung zwischen zwei Blüten desselben Stockes stattfindet.

Aus dieser Zeit sind weiter noch die Beobachtungen Engler's zu erwähnen, der in seiner Abhandlung über die Bewegung der Staubblätter bei den Arten des Genus *Saxifraga* im Jahre 1868 eine Beschreibung gab von den protandrischen und protogynischen

2) Man vergleiche z. B. Delpino, Über die Befruchtung von *Cypripedium* (Bot. Ztg. 1867, p. 277). Hermann Müller, Über die Befruchtung von *Cypripedium Calceolus*, *Neottia nidus avis* (*Listera ovata*), *Epipactis microphylla*, *E. viridiflora* u. s. w.

Arten dieses Genus und deren Bestäubungsmechanismus. Auch Engler konnte die Richtigkeit der Sprengel'schen Beobachtungen bestätigen.

Bei den **herkogamen** Pflanzen fanden die genannten Forscher dieselben Verhältnisse. Obgleich sie ihre Aufmerksamkeit besonders auf die Möglichkeit einer Individuenkreuzung lenkten, fanden sie eine allgemeine Nachbarbefruchtung und konstatierten weiter noch, dass bei diesen Pflanzen in „äußerst vielen Fällen“ durch die Insekten eine Eigenbestäubung bewirkt wird.

Alle Beobachtungen also an dichogamen sowie an herkogamen Pflanzen, sowohl die von Kölreuter und Sprengel, als die von Delpino, Hildebrand und Engler haben nur auf eine Blütenstaubübertragung von einer Blüte zur anderen (in der Regel nächsten) Beziehung. Nirgendwo erwähnen diese Schriftsteller, dass sie beobachtet haben, dass der Blütenstaub mit Vorübergang dieser, auf die Narbe einer entfernteren Blüte eines anderen Pflanzensockes übergetragen wird. Vorrichtungen, die darauf hinweisen, dass nicht die nächste Nachbarblüte, sondern eine entferntere entweder desselben Individuums oder eines anderen Stockes mit dem mitgeführten Blütenstaub befruchtet werden kann, findet man nur bei den Orchideen mit beweglichen Pollinien.

Das Darwin'sche Gesetz, „dass kein organisches Wesen sich eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch durch Selbstbefruchtung zu erhalten vermag,“ fand also in Hildebrand's und Delpino's Blumenuntersuchungen keine Stütze.

Die genannten Forscher aber glaubten annehmen zu dürfen — und Darwin war damals noch von derselben Meinung —, dass eine Befruchtung einer Blüte mit dem Pollen einer Nachbarblüte (Nachbarbefruchtung oder Geitonogamie), vielleicht nicht so vorteilhaft als eine Kreuzung mit einem anderen Individuum, jedoch einen gewissen Vorsprung vor Autogamie hätte.

Als nun aber Darwin einige Jahre später (1876) bei seinen Kreuzungsversuchen mit *Digitalis purpurea*, *Ipomoea purpurea*, *Mimulus luteus*, *Pelargonium zonale* und *Origanum vulgare* experimentell nachwies, dass die Nachkommen aus einer Nachbarbefruchtung denjenigen aus einer Selbstbefruchtung entstandenen nicht überlegen sind, stellte es sich heraus, dass man sich jahrelang in dieser Hinsicht geirrt hatte.

Die Voraussetzung, dass die Struktur der Blumen und besonders die der Dichogamen und Herkogamen auf eine Versicherung der Kreuzung hinweist, war selbstverständlich damit hinfällig geworden.

So war auch Darwin's Meinung. „The whole subject (Dichogamie) requires further investigation, as the great importance of crosses between distinct individuals, in-

stead of merely between distinct flowers has hitherto been hardly recognized.“

Die Blütenbiologie aber hat die Richtigkeit der Schlussfolgerung nicht anerkannt.

Bis dahin waren die blütenbiologischen Anschauungen mit Darwin's Ansichten parallel gegangen. Beide hielten an den Beobachtungstatsachen fest. Hier aber hat die Trennung statt.

Auf Wahrscheinlichkeitsgründen glaubte man annehmen zu dürfen, dass die Nachbarbefruchtung einen Vorzug vor der Autogamie hätte, und dass die Insekten zwar vielmals eine Nachbarbefruchtung bewirkten, trotzdem aber die Kreuzung getrennter Individuen versicherten.

Seitdem ist die Blütenbiologie ihren eigenen Weg gegangen und hat sie sich mehr und mehr von Darwin's Ansichten entfernt. Ihre Anschauungen waren mit den Beobachtungstatsachen nicht mehr in Übereinstimmung zu bringen.

Dass Darwin am Ende seiner Studien über die Frage, ob die Struktur der Blumen auf eine Versicherung der Kreuzbefruchtung hinweist, nicht weit davon entfernt war, die Frage in Abrede zu stellen, geht aus dem Angeführten hervor.

Ein anderes Mittel, wodurch eine Kreuzbefruchtung stattfindet „far more general and therefore more important“ als die Diklinie und die Dichogamie und andere im 10. Kapitel seines Werkes über die Kreuz- und Selbstbefruchtung besprochenen Mittel wurde jetzt von ihm in den Vordergrund gebracht, nämlich die überwiegende Wirkung des fremden Pollens über den eigenen.

Er führt dazu viele Beispiele an, die tatsächlich auf die Präpotenz des fremden Pollens hinweisen; jedoch wurde dieselbe nur bei mehr oder weniger stark bastardierten Pflanzen nachgewiesen, nämlich bei Pflanzen, von denen wir aus seinen Kulturversuchen wissen, dass sie mit dem Pollen eines anderen Individuums oder einer anderen Varietät sich leichter und vollständiger als mit dem eigenen Pollen befruchten lassen. Bei reinen Arten ist der eigene Pollen immer präpotent über den Pollen einer anderen Art³⁾.

Zum besseren Verständnis der Erscheinung der Dichogamie ist es von Wichtigkeit, hier zu bemerken, dass zwar viele dichogame Pflanzen bei der Befruchtung von der Mithilfe der Insekten abhängig sind, dass man sich aber hüten muss, sich von dieser Abhängigkeit eine übertriebene Vorstellung zu machen. Bei weitem die meisten Dichogamen können Insektenbesuch völlig entbehren, da sie zur Selbstbefruchtung instande sind. Die meisten Pflanzen, welche ihre Antheren öffnen bevor die Narben konzeptionsfähig

3) Gärtner, l. c., p. 64.

sind, haben ihren Blütenstaub noch nicht ganz verloren, wenn die Narben zur Reife gekommen sind; man denke nur an die Arten von *Campanula* und besonders an die Compositen, wo die Selbstbestäubung dadurch zustande kommt, dass die Griffelschenkel sich soweit zurückkrümmen, dass ihre Narben mit den auf der Außenfläche des Griffels befindlichen Pollenkörnern in Berührung kommen. Die Gefahr, nicht befruchtet zu werden, liegt bei allen diesen Pflanzen nicht an der Blüteneinrichtung, sondern daran, dass die Insekten, indem sie in den Blüten dem Nektar nachgehen, zugleich den Pollen abstreifen.

Stellt man die protandrischen Pflanzen unter ein Netz, so dass sie vor Insektenbesuch geschützt sind, so lehrt die Erfahrung, dass sehr viele imstande sind, sich selbst zu befruchten und dass tatsächlich nur bei viel weniger Pflanzen als man glaubt, die Dichogamie eine wesentliche Verhinderung der Selbstbestäubung ist.

Dasselbe gilt für die protogynischen Pflanzen. Die meisten, wo nicht alle Pflanzen, deren Narben zuerst zur Entwicklung kommen, besitzen die Fähigkeit, sie lange genug frisch zu erhalten, um die Selbstbefruchtung zu ermöglichen.

Auf diese Tatsache hat auch Engler in seiner Abhandlung über die Araceen hingewiesen.

Alle insektenblütigen protogynischen Pflanzen unserer Flora aus den Genera: *Potentilla*, *Rosa*, *Rubus*, *Mespilus*, *Spiraea*, *Fragaria*, *Geum*, *Sorbus*, *Pirus*, *Crataegus*, *Amygdalus*, *Prunus*, *Veronica*, *Scrophularia*, *Paris*, *Majanthemum*, *Ornithogalum* u. a. sind von Insektenmithilfe bei der Befruchtung ganz unabhängig.

Es leuchtet ein, dass unter diesen Verhältnissen die **Dichogamie** keine nützliche Sexualeinrichtung genannt werden kann. Die ungleichzeitige Geschlechtsreife der männlichen und der weiblichen Sexualorgane ist für die meisten dieser Pflanzen etwas ganz Gleichgültiges, für die ausgeprägt protandrischen Pflanzen und vielleicht(?) auch für einige wenige ausgeprägt protogynische ist sie entschieden eine schädliche Eigenschaft zu nennen, indem sie die Pflanzen bei der Befruchtung ganz von Insektenbesuch abhängig macht.

Die **Herkogamie** aber ist entschieden eine viel schädlichere Einrichtung, insofern viel weniger herkogame als dichogame zur Selbstbefruchtung imstande sind und also die Abhängigkeit von Insekten bei diesen eine viel allgemeinere ist.

Der Insektenbesuch selbst hängt wieder mit der Absonderung einer genügenden Quantität Nektar aus den zuckerführenden Geweben nach außen zusammen, und diese Absonderung ist wiederum von den Bedingungen, worunter die Pflanze lebt, abhängig.

Dass die Herkogamen aus unabhängig von allem Insektenbesuch sich selbstbefruchtenden Pflanzen hervorgegangen sein müssen, ist, meiner Ansicht nach, ganz klar; wir haben uns vorzustellen,

dass die gegenseitige Lage der Sexualorgane in der Blüte durch eine Variation in der Weise abänderte, dass der Pollen nicht mehr auf die Narbe ausgestreut wird.

Die schädliche Seite der Herkogamie der Orchideen wurde von Darwin nicht bezweifelt. Er weist auf die enormen Lücken in dem phylogenetischen Zusammenhang der Gattungen, zumal zwischen *Cypripedium* und anderen Genera hin und bemerkt, dass „an enormous amount of extinction must have swept away a multitude of intermediate forms“ (p. 226).

Er erwähnt auch, dass nach Fritz Müller in den Urwäldern Brasiliens von den meisten Arten der *Epidendreae* und von denen, welche der Gattung *Vanilla* angehören, die Blüten nicht befruchtet werden und dass auch sehr viele andere Orchideen in Australien, Südafrika und Europa ebenfalls keine Samen produzieren oder nur sehr spärliche, und glaubt, dass viele Hunderte von Arten in der ganzen Welt dadurch ausgestorben seien. „It manifestly depends on the flowers being constructed with such elaborate care for crossfertilisation, that they cannot yield seeds without the aid of insects.“ Er kommt also zum Schluss, dass die große Abhängigkeit vom Insektenbesuch die Orchideen hat aussterben lassen und dass die Anpassung die direkte Ursache der Abhängigkeit war.

Darwin glaubte, dass auch in solchen Fällen, in denen eine Pflanze wie *Dendrobium speciosum*, die auf je tausend Blüten nur eine einzelne Frucht ansetzt, oder eine *Vanilla*, die sich mit sehr zahlreichen Blüten über die Waldbäume ausbreitet, nicht mehr als zwei Kapseln hervorbringt, diesem Nachteil gegenüber doch der große Vorteil steht, dass die wenigen produzierten Samen durch Kreuzbefruchtung entstanden sind, „and this as we now positively know is an immense advantage to most plants“. Wir aber sehen den Vorteil der Kreuzung nicht mehr; für uns bleibt nur die Schädlichkeit der Einrichtung. Für andere Pflanzen war selbstverständlich die Schädlichkeit des Überganges von der Autogamie zur Herkogamie nicht so groß wie für die Orchideen, indem sie in den meisten Fällen von Insektenbesuch versichert sind. Dass dieselbe für die Orchideen so äußerst schädlich war, ist dem Umstande zuzuschreiben, dass viele Arten aus den zuckerführenden Geweben der Blüte keinen Nektar nach außen absondern.

Das Aussterben so vieler Arten kann die Mutationstheorie also erklären; sie macht es auch verständlich, dass viele andere Arten sich nur dadurch haben behaupten können, dass sie durch reichliche Nektarabsonderung von Insektenbesuch versichert waren oder sich, unabhängig von der geschlechtlichen Fortpflanzung, durch Ausläufer, Rhizome und Knollen erhalten können.

Macht man sich von der vorausgesetzten Meinung los, dass die Dichogamie eine als nützliche Anpassung zur Versicherung der Kreuzbefruchtung erworbene Eigenschaft sei und überlegt man, auf welche Weise sie sich erklären lässt, z. B. bei einer so formenreichen protandrischen Familie als die der Umbelliferen, dann lehrt uns die vergleichende Untersuchung einer größtmöglichen Anzahl Arten, dass wir in dieser Familie einige Arten antreffen, bei denen die Protandrie in der Weise ausgeprägt ist, dass die Narben erst zum Vorschein kommen und zur Konzeptionsfähigkeit gelangen, wenn die Staubbeutel schon entleert und die Staubgefäße abgefallen sind, und dass diese durch alle Zwischenstufen mit solchen Formen verbunden sind, welche von homogamen sich nicht mehr unterscheiden lassen und regelmäßig sich selbst bestäuben.

Man lernt dann bald die **Protandrie** als eine sehr normale Erscheinung kennen, als die Folge der zentripetalen Anlegung der Blütenwirtel in der Folge: Kelch, Krone, Staubgefäße, Fruchtknoten und mit der Tatsache zu vergleichen, dass der Kelch sich früher entfaltet als die Krone und die Krone früher als die Staubgefäße. Die **Homogamie** erkennt man dann als eine **Protandrie** mit schnell aufeinander folgender Entwicklung der Geschlechtsorgane.

Ganz gewiss bedürfen die meisten Fälle von Protandrie in der Familie der Umbelliferen keine weitere Erklärung. Nur kann Zweifel bestehen über die Frage, ob bei denjenigen Arten, wo die Staubgefäße schon ausgeblüht haben, bevor die Griffel sich aufgerichtet und die Narben zur Entwicklung gekommen sind, die Protandrie vielleicht nicht als eine mehr oder weniger von der allgemeinen Regel abweichende Erscheinung aufzufassen ist.

Wir erhalten auf diese letztere Frage die Antwort aus der Entwicklungsgeschichte der Umbelliferenblüte, die schon 1870 von Sieler⁴⁾ klar gelegt wurde, dessen Untersuchungen später von Schumann⁵⁾ bestätigt worden sind.

Sieler fand, dass bei einer Anzahl Umbelliferen in der Anlegung der Blütenwirtel diese Abweichung beobachtet wird, dass die Staubgefäße noch vor den Blumenblättern und viel früher als die Kelchblätter erscheinen, welche letzteren auch bisweilen ganz zurückbleiben. Die beiden Fruchtblätter entstehen erst zuletzt.

Diese Abweichung in der Anlegung erklärt vollkommen die ausgeprägte Protandrie, welche bei diesen Arten angetroffen wird. Zwischen der Anlegung der Staubgefäße und Fruchtblättern verläuft also eine ziemlich lange Zeit; dies zeigt sich nach der Entfaltung der Blüte in der Blütezeit der Staubgefäße und des Fruchtknotens.

4) Sieler, Bot. Ztg. 1870, Nr. 23, 24.

5) Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss, 1890, p. 370.

Wenn wir auf obengenanntem Grunde annehmen dürfen, dass die Protandrie als eine normale Erscheinung aufzufassen sei und dass jede regelmäßig gebaute Blüte, der Anlage nach, eine protandrische sei, und wir sehen, dass eine Abweichung von den normalen Verhältnissen bei einigen Umbelliferen sich auf eine Abweichung in der Entwicklung zurückführen lässt, so drängt sich die Frage auf, ob auch nicht die Protogynie in einer Abweichung von der normalen Folge der Anlage der Blütenwirtel auf dem Blütenboden ihre Erklärung finden muss.

Dass dies wirklich der Fall ist, zeigt sich am besten bei den zahlreichen protogynischen Arten in der Familie der Rosaceen. Es ist eine bekannte Tatsache, dass die Apfel- und Birnblüten lange frisch bleiben und dass die Staubbeutel erst aufspringen, wenn die Narben schon 2—3 Tage empfängnisfähig sind. Sie können also ausgeprägte protogynische Blüten genannt werden.

Aus Hofmeister's ausführlichen Betrachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Rosaceenblüte⁶⁾ geht nun hervor, dass bei allen Rosaceen mit zahlreichen Staubgefäßen die Fruchtblätter früher angelegt werden als die Staubgefäße und schon auftreten zur Zeit, wo die Staubgefäße noch nicht über die Fläche der Blütenachse hervorgetreten sind. Die untersten Wirtel von Karpellen treten lange vor den innersten Staubblattwirteln auf. Die ersten Staubblätter treten über die Fläche des Blütenbodens hervor, ungefähr mit dem Beginn der auf Dickenwachstum beruhenden Umgestaltung eines Gürtels der Achse zur Becherform; die anderen — die große Menge der Staubgefäße — treten dann erst später auf der Wand des Bechers hervor.

Die Protogynie der Apfel- und Birnblüte, von *Pirus aucuparia*, *Pirus domestica*, *Geum urbanum*, *Geum rivale* und so vielen anderen Rosifloren findet also ihre Erklärung in der Entwicklungsgeschichte der Blüte.

Bei den *Papilionaceae* eilt die Bildung des einzigen Karpells derjenigen eines Teils der Kelch- und Kronenblätter, sowie sämtlicher Staubblätter voraus. Das Karpell — so sagt Hofmeister, p. 466 — erhebt sich aus (oder genauer neben) dem Scheitel der Blütenachse schon nach Anlegung der drei vorderen Kelchblätter, noch vor derjenigen der beiden vorderen Petala, und erreicht eine, alle anderen Blattgebilde der Blüte weit überragende Länge, lange bevor sämtliche Stamina angelegt sind.

Die Protogynie dieser *Papilionaceae* lässt sich also erklären.

Geranium molle wird in den blütenbiologischen Werken eine protandrische Pflanze genannt. Ganz richtig aber ist dies keines-

6) Hofmeister, Allgemeine Morphologie, p. 466, 475. Man vergleiche auch Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane 1883, p. 304 und 309.

wegs. Ihr Bestäubungsmechanismus ist aber besonders interessant und zeigt mancherlei Abweichung.

Wenn die Blüte sich öffnet, liegen die fünf Narbenäste noch aneinander, die papillöse Seite also noch verdeckt; die Antheren sind geschlossen und nach außen gebogen. Nun beginnen die inneren, episepalen Staubgefäße, eines nach dem anderen, sich einwärts zu biegen, ihre Antheren legen sich auf die Spitzen der Narbenäste und springen auf. Noch ehe alle fünf sich geöffnet haben, beginnen die Narbenäste sich auseinander zu breiten, so dass die fünf bis dahin auf ihren Spitzen liegenden Staubgefäße nun in den Winkeln zwischen den Narbenästen zu liegen kommen. Indem jetzt die letzten Antheren des inneren Wirtels aufspringen, werden die Narben mit dem eigenen Pollen bestäubt. War also die Blüte anfangs protandrisch, jetzt ist sie homogam. Während die Narbenäste sich nun mehr und mehr auseinander breiten, biegen sich auch die noch geschlossenen äußeren Staubgefäße in die Mitte und öffnen ihre Antheren. In bezug auf diese letzteren Staubgefäße ist also die Blüte protogynisch. Während des Blühens durchläuft also die Blüte die verschiedensten Stadien.

Sie fängt an, protandrisch zu sein, wird dann homogam und ist schließlich protogynisch.

Alle diese Abweichungen lassen sich durch die Entwicklungsgeschichte erklären.

Hofmeister zeigte, dass bei den Geraniaceen, Oxalideen, Zygophylleen nach der Anlegung des inneren mit den Kronenblättern alternierenden fünfgliedrigen Staubblattwirtels, ein fünfgliedriger Blattkreis zwischen diesen und die Kronenblätter eingeschaltet wird, deren Glieder sich bei *Geranium* zu den epipetalen Staubblättern ausbilden. Es werden also erst die Kelchblätter, Kronenblätter, episepalen Staubgefäße und Fruchtblätter angelegt und dann die epipetalen Staubgefäße zwischen den Kronenblättern und episepalen Staubgefäßen⁷⁾.

Dass also die inneren Staubgefäße zuerst aufblühen und die Narben vor dem Aufspringen der äußeren Antheren zur Reife kommen, lässt sich aus der Entwicklungsgeschichte erklären.

Von noch einer Anzahl anderer Besonderheiten, die beim Blühen als Abweichungen erscheinen, kann man die Erklärung in der Entwicklungsgeschichte finden, so z. B. von der eigentümlichen Folge im Öffnen der Antheren bei *Begonia*, bei *Tropaeolum*, bei den Malvaceen u. s. w.

Die zitierten Beispiele weisen darauf hin, dass man zur Erklärung der Abweichungen in der gewöhnlichen Folge des Aufblühens der Blütenwirtel, besonders auf die Entwicklungsgeschichte

7) Man vergleiche Eichler, Blütendiagramme, I, p. 335. Goebel, l. c., p. 295.

der Blüte zu achten hat. Soweit aus den genannten Beispielen hervorgeht, könnte man sagen, dass eine Blüte protandrisch ist, wenn ihre Staubgefäße früher angelegt worden sind als die Fruchtblätter, und protogynisch, wenn das Umgekehrte der Fall ist.

Nähere Untersuchungen werden uns lehren müssen, ob dies als eine allgemein gültige Regel angenommen werden darf.

Wir finden aber darin eine Bestätigung von dem, was schon oben bemerkt worden ist, dass die Dichogamie nicht als Anpassung zum Zweck der Kreuzbefruchtung entstanden sein kann. Die Protandrie ist ohne Zweifel ein Merkmal, das zu der Organisation der Blüte gehört, eine Eigenschaft, welche mit Anpassungen an bestimmte, äußere Bedingungen, unter denen die Pflanze lebt, direkt nichts zu tun hat, und die Protogynie ist meiner Ansicht nach, ebensowenig als die Protandrie als ein Anpassungsmerkmal aufzufassen. Sie lässt sich mit dem unterständigen Fruchtknoten der Umbelliferen, der spiraligen Anordnung der Staubgefäße und Fruchtblätter der Ranunculaceen u. s. w. vergleichen, alles Organisationsmerkmale, welche bei Veränderung der Lebensbedingungen keine Abänderung erfahren und erblich festgehalten werden.

Zusammenfassung.

Im Vorangehenden habe ich versucht, klarzulegen, dass nur bei bastardierten Pflanzen die Nachkommen aus einer gegenseitigen Kreuzung den Nachkommen aus Selbstbefruchtung überlegen sind, indem die Bastarde, deren konstitutionelle Kraft und Fruchtbarkeit durch die Bastardierung herabgesetzt worden sind, ihre ursprünglichen Eigenschaften durch eine Kreuzung mit einem etwas anders gearteten Nachkömmling derselben Kreuzung oder mit einem der Stammeltern teilweise zurückbekommen können.

Reine Pflanzen sowie die Kleistogamen und diejenigen, welche regelmäßig sich selbst befruchten vor der Entfaltung der Blüte, ziehen aus einer Kreuzung keinen Vorteil und bedürfen die Kreuzung nicht für die Forterhaltung ihrer Eigenschaften.

Wenn man bis jetzt geglaubt hat, dass die Diklinie, Dichogamie und Herkogamie nur als nützliche Anpassungen an die besuchenden Insekten zur Versicherung der Kreuzbefruchtung gedeutet werden könnten, habe ich versucht, darzutun, dass diese Voraussetzung mit den Beobachtungstatsachen in Widerspruch steht, dass die Diklinie und die Herkogamie aller Wahrscheinlichkeit nach durch Sprungvariation hervorgerufen sind und dass Protandrie und Dichogamie nicht als Anpassungs-, sondern als Organisationsmerkmale aufzufassen sind. Für die weitere Auseinandersetzung des Themas möchte ich auf meine oben zitierte Abhandlung im *Recueil des travaux botaniques Néerlandais* hinweisen.

Leyden, Oktober 1907.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Burck W.

Artikel/Article: [Darwin's Kreuzungsgesetz und die Grundlagen der Blü̂tenbiologie. 177-195](#)