

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel
Professor der Botanik

und Dr. R. Hertwig
Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
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. XXX.

15. November 1910.

N^o 22.

Inhalt: Goebel, Ueber sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen (Schluss). — Papanicolaou, Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden (*Simocephalus retusus* und *Moina rectirostris* var. *Lilljeborgii*) (Fortsetzung). — Braune, Über Fütterungsversuche mit Anilinfarben.

Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen.

Von K. Goebel.

(Schluss).

Compositen. In dieser großen Familie treten in den Blüten sehr mannigfache Verteilungsverhältnisse der Sexualorgane auf, es finden sich neben Zwitterblüten vielfach weibliche und männliche. Es ist klar, dass durch die große Anzahl der Blüten, welche in einem Köpfchen zusammenstehen, die Möglichkeit, verschiedene Blütenformen zu entwickeln, eine größere ist als bei den Pflanzen mit einzelstehenden Blüten.

Hier sollen zunächst zwei Beispiele besprochen werden, bei welchen die männlichen und die weiblichen Blüten auf verschiedene Inflorescenzen verteilt sind; daran wird sich die Besprechung der Gestaltverschiedenheit zwischen männlichen und weiblichen Blüten anschließen.

1. *Petasites niveus*. Die Trennung ist hier insofern keine ganz scharfe, als in den weiblichen Blütenköpfen auch (sterile) männliche Blüten vorkommen; indes können diese zunächst außer Betracht bleiben. Männliche und weibliche Inflorescenzen zeigen nach dem Abblühen, wie Fig. 1 zeigt, ein auffallend verschiedenes Verhalten: die Hauptachse der männlichen Inflorescenz und die Stiele der Blütenköpfe entwickeln sich nicht weiter, während bei der weiblichen Inflorescenz eine Streckung und Verdickung eintritt. Es

beruht dies auf einer Vergrößerung der Zellen; auch scheint der weibliche Inflorescenzschaft mehr Zellen auf dem Querschnitt aufzuweisen als der männliche. Indes war die Zahl der Messungen zu klein als dass diese Angabe verallgemeinert werden könnte. Jedenfalls tritt schon beim Durchschneiden hervor, dass der weibliche Inflorescenzschaft eine größere Härte erreicht als der männliche. Die Collenchymbündel vor und hinter den Leitbündeln verholzen nämlich, ebenso das Grundgewebe zwischen den Leitbündeln. Auch ohne Versuche ist es kaum zweifelhaft, dass der weibliche Inflorescenzschaft biegungsfester wird als der männliche. Ein Interfaskularkambium bildet sich nicht, auch in den Leitbündeln selbst ist nur ein unbedeutendes Dickenwachstum vorhanden. Die Frucht reife findet rasch statt, dann stirbt auch der weibliche Blütenstand ab.

Hier sind also die Verschiedenheiten zwischen weiblichen und männlichen (zusammengesetzten) Inflorescenzen hauptsächlich durch eine postflorale stärkere Entwicklung der weiblichen bedingt. Es wurde nicht untersucht, ob diese von der Befruchtung abhängig ist, wie das ja kaum zu bezweifeln ist.

Das nächste Beispiel betrifft einen Fall, bei welchem weibliche und männliche Inflorescenzen von vornherein stark verschieden sind.

2. *Xanthium*. Die Compositengattung *Xanthium* zeigt männliche und weibliche Blütenköpfe in monözischer Verteilung. Sie unterscheiden sich schon bei oberflächlicher Betrachtung sehr bedeutend. Die männlichen Blütenköpfe haben den ursprünglichen Charakter am meisten gewahrt. Sie zeigen in der Achsel von Deckblättern (Fig. 29, I) eine Anzahl von Blüten, welche sich von den gewöhnlichen Compositenblüten hauptsächlich dadurch unterscheiden, dass die Fruchtknoten frühzeitig verkümmern (eine eigentliche Fruchtknotenhöhle fand ich bei *X. spinosum* nicht mehr angelegt).

Die weiblichen Blütenköpfe haben nur zwei Blüten, und die Blumenkrone ist sehr stark reduziert, sie scheint als verspätete Bildung nach Anlage des Fruchtknotens noch aufzutreten. Später ist sie als kurzer, schief abgeschnittener Saum sichtbar, von Staubblattanlagen war nichts mehr nachweisbar. Die Früchte sind in eine mit Widerhaken versehene harte, feste, mit zwei Fortsätzen versehene Hülle eingeschlossen.

Das Zustandekommen der sonderbaren Hülle (welche ausgezeichnet der Verschleppung durch Tiere angepasst ist)¹⁰⁰⁾, wird verschieden aufgefasst.

Hofmann¹⁰¹⁾ sagt, die weiblichen Blüten seien tief in die „Blütenachse“¹⁰²⁾ eingesenkt, die Spreublätter umgeben jede Blüte

100) Bekanntlich gehören die *Xanthium*-Fruchtstände zu den unangenehmsten Woll-Kletten.

101) In Engler-Prantl Natürl. Pflanzenfamilien IV, 5, p. 220.

102) So sagt Verf. statt Inflorescenzachse

ringsherum und sind zu einem engen, oft harten Schnabel verlängert, aus dessen gerader oder schief abgeschnittener Öffnung die Griffelschenkel herausragen. Die dornigen oder zum Teil widerhakigen . . . trockenhäutigen Hüllblätter sind ursprünglich in normaler Stellung zum Blütenboden angelegt. Bald jedoch senkt sich der Blütenboden in die Blütenachse ein; der untere Teil der Spreublätter verschmilzt mit der Blütenachse, und bei mehrblütigen Köpfchen verschmelzen zugleich die Spreublätter im unteren Teile unter sich, so dass eine einfache oder zwei- (bis vier-) fächerige Höhlung entsteht, an deren Außenseite die Hüllblätter, höchstens mit Ausnahme eines äußeren Kreises von normalem Aussehen mehr oder minder hoch hinauf angewachsen erscheinen“ . . .

Es ist mir nicht gelungen, aus dieser Beschreibung eine klare Vorstellung darüber zu gewinnen, wie der Verfasser sich die Homologie zwischen männlichen und weiblichen Blütenköpfen eigentlich denkt, namentlich über das Zustandekommen der schnabelartigen Gebilde, aus denen seitlich die beiden Narben heraustreten. Jedenfalls geht seine Anschauung dahin, dass die Widerhaken der Hülle Blätter darstellen und dass aus der Verwachsung dieser „Spreublätter“ unter sich und mit der Inflorescenzachse die Hülle entstehe, was sicher kein richtiger Ausdruck des tatsächlichen Verhaltens ist.

In Warming's Handbuch der systematischen Botanik¹⁰³⁾ heisst es „In den weiblichen Köpfchen sind nur zwei Blüten, denen Kelch und Krone ganz fehlen; zwei stachelige Hüllblätter verwachsen zu einer eiförmigen, zweifächerigen Hülle, die in jedem Fache eine Blüte umschließt, mit den Früchten wächst und sie bei der Reife als eine harte Hülle einschließt, deren hakig gekrümmte Stacheln der Verbreitung der Früchte dienen.“ Hier werden also die „Hüllen“ als aus den Deckblättern der Blüten gebildet betrachtet, die der Verbreitung durch Tiere dienenden hakig gebogenen Stacheln nicht als umgewandelte Blattoorgane (sonst wären sie ja als Dornen zu bezeichnen), sondern als „Emergenzen“, welche teilweise auf den Blättern stehen. Sie würden also einen anderen „morphologischen Wert“ besitzen als die der Funktion nach analogen Verbreitungsorgane, welche wir bei den Blüten resp. Fruchtköpfen von *Lappa* finden.

Aus Gründen der vergleichenden Morphologie wie der Entwicklungsgeschichte (welche bei *X. spinosum* und *X. Strumarria* untersucht wurde) muss ich mich der Hauptsache nach der zweiten, auch von anderen Botanikern vertretenen Auffassung anschließen.

103) p. 427 der 1. Aufl. der deutschen Übersetzung. Schon A. Braun (Das Individuum der Pflanze, Berlin 1853, p. 104), fasst übrigens die beiden Schnäbel der „Frucht“ als die Deckblätter der Blüten auf, hielt aber die Stacheln für die äußeren Hochblätter, weil sie in deutlich erkennbare Spiralreihen angeordnet seien.

Es lässt sich diese Auffassung schon durch Betrachtung des fertigen Zustandes stützen.

Fig. 28 stellt ein Stück eines Sprosses von *X. spinosum* dar. Das Blatt *D* hat einen Achselspross *A* hervorgebracht, der zwei basale Seitensprosse besitzt, einen, welcher drei zu Dornen entwickelte Blätter (*D*) trägt, und einen, der als weibliche Inflorescenz ausgebildet ist. In dieser ist eines der Hüllorgane, aus welchem

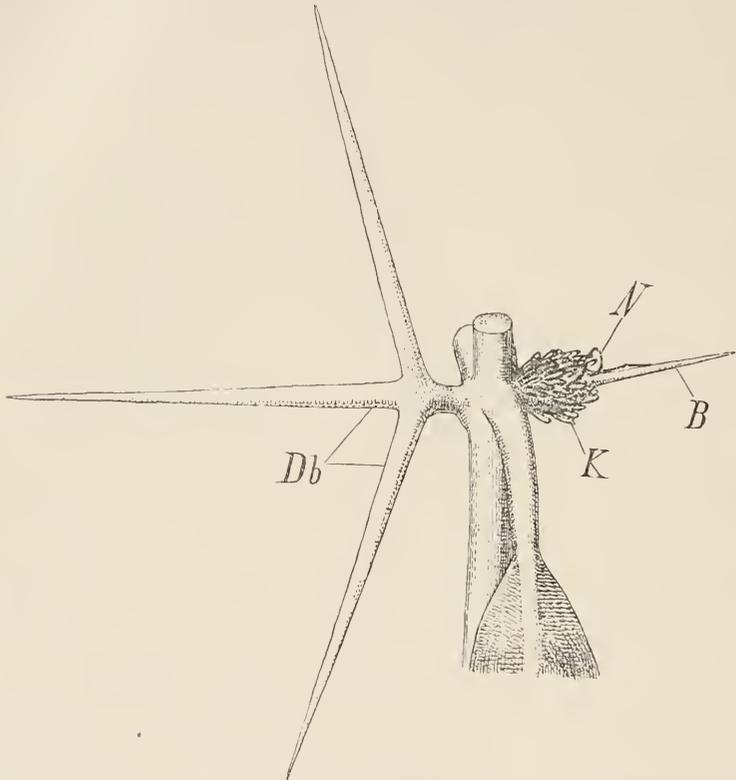


Fig 28. Sprosstück von *Xanthium spinosum*. Links ein Kurztrieb mit den verdornen Blättern (*Db*), rechts eine weibliche Inflorescenz. Das eine Deckblatt (*B*) ist als Dorn ausgebildet. *N* Narben der in seiner Achsel stehenden weiblichen Blüte.

die Narben (*N*) hervorragen, als Dorn entwickelt (was sonst auch bei dieser *Xanthium*-Art nicht der Fall ist). Da nun die Dornen von *Xanthium* der Entwicklungsgeschichte nach als verdornete, an einem kurzen Zweige stehende Blätter zu betrachten sind, so gilt dies auch für die Schnäbel der weiblichen Köpfchen. In den männlichen Inflorescenzen stehen in den Achseln aller Hochblätter Blüten, in den weiblichen nur in den Achseln von zweien (Fig. 29, I, II). Diese aber greifen um die Blüten so herum, dass die Ränder jedes Deckblatts untereinander sich zusammenhängen. Der mit Sa_1, Sb_1 bezeichnete

zweiteilige Körper gehört dieser Auffassung nach nur teilweise, in seiner zwischen der Punktierung liegenden Partie zur Blütenstandsachse der weiblichen Inflorescenz. Die beiden Stücke *a* und *b* gehen seitlich in die Ränder der Hüllblätter über. Es liegt also ein ähnlicher Vorgang vor wie etwa bei der Bildung eines apokarpen aus zwei Fruchtblättern bestehenden Fruchtknotens, die beiden Deckblätter der Blüten haben ihre Ränder so weit nach innen geschlagen, dass sie sich berühren. Dies tritt bei einer Oberflächenansicht (Fig. 29, IV) deutlich hervor. Eine „Einsenkung“ tritt dann dadurch ein, dass der peripherische Teil der Inflorescenzachse interkalar emporwächst; dadurch werden auch die obersten Anlagen der Haken mit emporgehoben. Ebenso findet in der Mittelregion, wo die beiden Blüten-

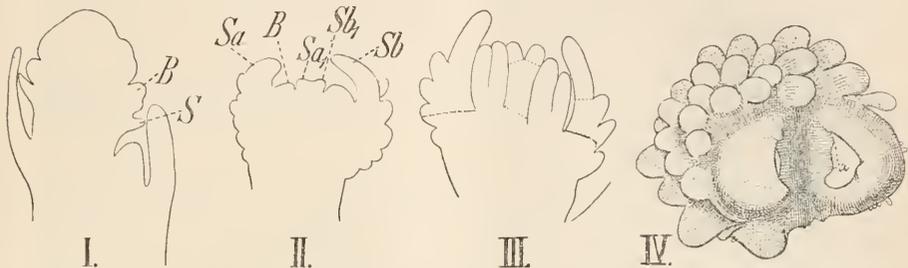


Fig. 29. *Xanthium* (I—III *X. spinosum*, IV *X. Strumaria*). I Längsschnitt durch eine junge männliche Inflorescenz. *S* Deckblatt, *B* Blütenanlage. II Längsschnitt durch eine junge weibliche Inflorescenz. *Sa*, *Sb* die zwei Deckblätter der zwei Blütenanlagen. *Sa*₁, *Sb*₁ die nach innen geschlagenen Ränder dieser Deckblätter. III Längsschnitt durch eine ältere weibliche Inflorescenz. Die weiblichen Blüten (bis jetzt nur aus dem Fruchtknoten mit zwei Griffeln bestehend) sind durch interkalares Wachstum der zwischen den gestrichelten Linien liegenden Gewebe „versenkt“. IV Weibliche Inflorescenz schief von oben. Man sieht außer den Borsten die zwei Deckblätter der (nicht sichtbaren) Blüten. *a* Die Seitenteile des mit den Rändern eingeschlagenen Deckblattes der rechts liegenden Blüte.

deckblätter zusammenstoßen, ein interkalares Wachstum statt. Die Haken stehen dann teilweise an der Inflorescenzachse, teilweise an den Hüllen. Wenn man also annimmt, dass der Teil der Hüllen, welcher die Haken trägt, eigentlich ein emporgewölbter Teil der Inflorescenzachse sei, so kann man den einheitlichen Ursprung der Haken retten und diese als umgebildete äußere Hüllblätter betrachten. Dann müssten sie den Deckblättern der Blüten der männlichen Inflorescenz entsprechen, und die schnabelförmigen Bildungen, in welche die weiblichen Blüten eingeschlossen sind, wären die obersten Deckblätter. Sind aber die Haken den männlichen Inflorescenzen gegenüber Neubildungen (Emergenzen), so wären die untersten Deckblätter die, welche in der weiblichen Inflorescenz die Umbildung erfahren.

Welche der beiden Ansichten über die Natur der Haken zutrifft, wird sich wohl nur durch ein vergleichendes Studium der

Infloreszenzbildung der mit *Xanthium* verwandten Formen — wozu ich keine Gelegenheit hatte — ermitteln lassen. Jedenfalls ist so viel klar, dass männliche und weibliche Infloreszenzen auch bei *Xanthium* ursprünglich gleich gewesen sein müssen und dass die weiblichen viel stärker umgebildet sind als die männlichen. Der Ausgangspunkt wird der dem Verhalten anderer Compositen entsprechende sein mit Köpfchen, in denen außen weibliche, innen männliche Blüten waren. Solche finden sich bei der Compositengruppe, zu welcher *Xanthium* gehört, noch bei verschiedenen Gattungen, *Ira*, *Oxytenia* u. a. Bei *Dicoria* wird angegeben, dass die Blütenköpfe 1—2 weibliche Blüten in den Achseln großer Deckblätter haben. Denken wir uns in den Blumenköpfen den männlichen, oberen Teil unterdrückt, so würde eine bedeutende Annäherung zu *Xanthium* sich ergeben.

Diese Erwägung weist, wie mir scheint, darauf hin, dass die Deckblätter der *Xanthium*-Blüten dem untersten Teil der Infloreszenz angehören, nicht dem oberen, und folglich die Haken Neubildungen darstellen.

Payer¹⁰⁴⁾ hat die Entwicklungsgeschichte von *Ambrosia maritima* untersucht, bei welcher in den weiblichen Blütenköpfen nur eine Blüte vorhanden ist. Ohne Zweifel liegt hier eine noch weiter gehende Umbildung des weiblichen Blütenköpfchens als bei *Xanthium* vor. Indes geht aus Payer's Angaben und Abbildungen nicht hervor, wie der „sac épineux“, welcher die weibliche Blüte umschließt, zustande kommt. Staubblätter werden auch hier in der weiblichen Blüte nicht angelegt.

Da die männliche Infloreszenz keine sterilen Hüllblätter hat, ist es am wahrscheinlichsten, dass die zur Hülle ausgebildeten Deckblätter der weiblichen Infloreszenz den untersten Deckblättern der männlichen entsprechen.

Männliche und weibliche Infloreszenzen sind also prinzipiell gleich gebaut. Die weiblichen aber haben sich vom ursprünglichen Typus viel weiter entfernt als die männlichen, wobei ja die biologische Bedeutung ohne weiteres klar ist.

Blüten. Über den sexuellen Dimorphismus der Blüten von Compositen liegt eine sorgfältige Untersuchung von M. v. Uexküll-Gyllenband vor¹⁰⁵⁾.

In der uns hier speziell interessierenden Frage kommt die Verfasserin zunächst zu folgenden Schlüssen:

104) Payer, Organogénie de la fleur p. 638, Pl. 129 (nicht wie im Register steht 131).

105) M. v. Uexküll-Gyllenband, Phylogenie der Blütenformen und der Geschlechterverteilung bei den Compositen (Bibliotheca botanica herausgeg. von Lürssen, Heft 52, 1901).

1. Sämtliche bei den Compositen gefundenen 14 Blütenformen lassen sich von einer gemeinsamen Urform, der röhrenförmigen Zwitterblüte ableiten.

2. In einem jugendlichen Zustand lassen sich zwitterige Anlagen auch bei in erwachsenem Zustand rein weiblichen Blüten nachweisen.

3. Die weiblichen Blüten zeigen eine starke Modifikationsfähigkeit, sowohl in bezug auf die Corolle als auf den Stempel.

4. Bei den männlichen Blüten finden keine weiteren Modifikationen statt.

Der erste Satz ist unbestreitbar und gibt wohl auch die allgemeine Annahme wieder¹⁰⁶⁾.

Der zweite würde der normalen Entwicklungsfolge entsprechen, wenn die Ontogenie die Phylogenie wiederholt; es findet das vielfach, aber nicht immer statt. Es ist diese Frage von Interesse, weil sie sich bezieht auf das allgemeine Problem, inwieweit bei der Einzelentwicklung der phylogenetischen gegenüber Abkürzungen vorkommen. Es sei deshalb hervorgehoben, dass — im Gegensatz zu der oben angeführten Angabe — bei den weiblichen Blüten von *Cotula coronopifolia*, *Calendula*, *Filago arvensis* und von *Xanthium* keine Spur der Anlage von Staubblättern nachzuweisen war¹⁰⁷⁾.

Es seien die Verhältnisse hier zunächst für *Cotula* kurz geschildert, um so mehr, als sie teilweise unrichtig beschrieben worden sind.

Untersucht wurden kultivierte Exemplare des Münchener botanischen Gartens.

Die Blütenköpfe besitzen außen weibliche, innen Zwitterblüten. Diese haben die Eigentümlichkeit, dass sie eine vierteilige Blumenkrone haben — eine Abweichung (gegenüber dem ursprünglichen fünfteiligen Bau), die auch sonst gelegentlich vorkommt¹⁰⁸⁾. Die

106) Goebel, Vergl. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane 1883 (Schenk's Handbuch der Botanik II, p. 290). Anm. 3. „Als die phylogenetisch älteren dürfen wir wohl die Röhrenblüten betrachten, aus denen sich ja, wie die ‚gefüllten‘ Gartenformen vieler Compositen zeigen, auch durch Kultur Zungenblüten erzielen lassen.“

107) p. 49 ihrer Abhandlung gibt Uexküll-Gyllenband an, dass sie bei *Leontopodium alpinum* keine Spur von Antherenanlagen in den schmalen röhrenförmigen Blüten gefunden habe. — Ebenso wie die Antherenentwicklung kann auch die Kelchanlage bei den Compositen vollständig ausgeschaltet (übersprungen) werden. So bei *Xanthium*. — Übrigens kommen analoge Fälle (des „Überspringens“) auch sonst vor. So werden in den unterirdisch entwickelten kleistogamen Blüten von *Cardamine chenopodifolia* die Blumenblätter ganz unterdrückt (Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien, Biolog. Centralblatt XXIV, p. 746).

108) Das kann man bei *Senecio vulgaris* fast an jedem einzelnen Blütenköpfchen beobachten. Gelegentlich finden sich unter den fünfzähligen Röhrenblüten auch solche, welche durch zwei kleinere, näher zusammenstehende Zipfel auffallen. Die

weiblichen Blüten sollen nach Knuth¹⁰⁹⁾ „unfruchtbar mit aufgeblasener Röhre“ sein. Beides trifft nicht zu. Die Blumenkrone ist nur in Gestalt eines dreiteiligen Saumes vorhanden, welcher in das (der Fruchtknotenwand angehörige) „aufgeblasene“ (intercellularraumreiche) Gewebe übergeht, welches bei weitem den auffallendsten Teil der weiblichen Blüte darstellt. Die Blumenkrone ist also auch der Zahl der sie aufbauenden Blätter nach mehr reduziert als die der männlichen Blüten, sie stellt offenbar den kümmerlichen Rest einer aus drei

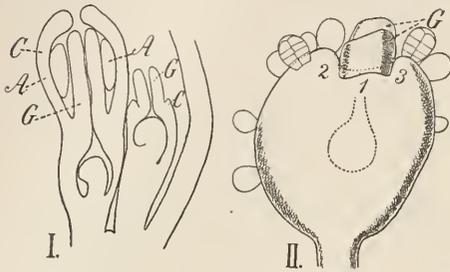


Fig. 30. *Cotula coronopifolia*. I Längsschnitt durch den Rand eines Blütenköpfchens. Rechts eine noch nicht voll entwickelte weibliche Blüte, C verkümmerte Blumenkrone, G Griffel. Links eine Zwitterblüte, A Antheren. II Weibliche Blüte in Außenansicht. Es sitzen auf dem Fruchtknoten eine Anzahl von Drüsenhaaren. G Griffel, 1, 2, 3 die (verkümmerten) Anlagen von drei Blumenkronblättern.

Blumenblättern aufgebauten Randblüte dar, von Staubblatttrudimenten ist nichts zu sehen, auch nicht in den jüngsten Stadien (vgl. Fig. 30). Auch sind die weiblichen Blüten nicht unfruchtbar — sie enthalten im Gegenteil so frühzeitig Embryonen, dass man versucht sein könnte, an eine „parthenogenetische“ Entwicklung zu denken. Indes fand ich Pollen und Pollenschläuche auf den Narben, was eher für eine normale Befruchtung spricht; es kann ja in dem dichtge-

drängten Blütenstand durch kleine, darüber kriechende Insekten eine Bestäubung stattfinden. Außerdem sind die weiblichen Blüten viel länger gestielt als die männlichen, wodurch, da der Griffel sehr kurz ist, die Narben in die für die Bestäubung günstige Lage emporgehoben werden. Da die aus den Zwitterblüten hervorgehenden Früchte anders gestaltet sind als die der weiblichen Blüten, gehört *Cot. coronopifolia* zu den heterokarpen Compositen; beiderlei Früchte schwimmen übrigens auf dem Wasser¹¹⁰⁾.

selbe Erscheinung traf ich auch bei *Bidens tripartitus*, vereinzelt treten hier sogar Röhrenblüten mit nur drei Zipfeln der Blumenkrone auf. Es liegt also eine Reduktionserscheinung vor, welche bei anderen Compositen gelegentlich, bei *Cotula* regelmäßig auftritt. Bekanntlich fehlen bei *Bidens tripartitus* ebenso wie bei *Senecio vulgaris* die weiblichen Strahlenblüten so gut wie immer. Ich fand auch keine Rudimente daran, vielmehr stehen an ihrer Stelle gewöhnliche Zwitterblüten. Eine solche Rückbildung kann offenbar am leichtesten an Formen anftreten, welche auf Fremdbestäubung nicht angewiesen sind, sie findet sich auch bei *Matricaria discoidea* (bei welcher die Scheibenblüten gleichfalls eine vierzählige Blumenkrone haben). Es ist von Bedeutung, dass derartige Formen mehr als ein Rückbildungsmerkmal zeigen.

109) Knuth, Handbuch der Blütenbiologie I, p. 607.

110) Genaueres über die Biologie der merkwürdigen Pflanzen an anderem Orte.

Für *Xanthium* wurde die Tatsache, dass die Staubblätter ganz fehlgeschlagen sind, oben schon hervorgehoben.

Bei *Calendula* sind bekanntlich die zungenförmigen Randblüten weiblich und fruchtbar, die Scheibenblüten männlich und deshalb unfruchtbar. Zunächst sei erwähnt, dass die Randblüten bei zwei untersuchten *Calendula*-Arten (*C. officinalis* und *C. malacitana*) keine Spur von Staubblättern aufwiesen, während *Arctotis breviscapa*, welche sich sonst ähnlich verhält wie *Calendula*, deutlich Staubblattrudimente in den weiblichen Blüten zeigt¹¹¹). Auffallend ist, dass die Randblüten, welche später durch ihre große leuchtende Korolle die Scheibenblüten weit übertreffen, in der Entwicklung lange Zeit hinter den Scheibenblüten zurückbleiben, selbst zur Zeit der Pollenreife sind sie kaum halb so groß als jene. Die Vergrößerung der Korolle erfolgt also erst verhältnismäßig spät im Streckungsstadium.

Die Verschiedenheit des Griffels und der Narben ist in den Blütenformen eine sehr auffallende: in den männlichen Blüten sind die Narben außerordentlich kurz und breiten sich nicht aus, so dass über den Fegehaaren der Griffel

scheinbar eine einheitliche Spitze besitzt (Fig. 31, IV). In den weiblichen Blüten ist der Griffel (Fig. 32, II) viel kürzer, die Narben sind viel länger, von Fegehaaren fand ich keine Spur, höchstens könnte man die nicht sehr auffallende Zellwandvorwölbung der Epidermiszellen an der betreffenden Stelle für einen letzten Rest der Fegehaare halten.

Für diese Verschiedenheit gibt auch die Entwicklungsgeschichte keine Aufklärung. Sie zeigt nur, dass in den männlichen Blüten die beiden Fruchtblätter früh miteinander verschmelzen und die Bildung einer eigentlichen Fruchtknotenöhle unterbleibt, während der Griffel dem starken Wachstum der Korolle entsprechend sich verlängert. Wenn nun weiter gesagt würde, dass in den männ-

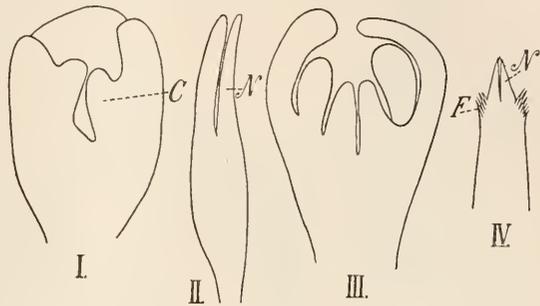


Fig. 31. *Calendula officinalis*. I Längsschnitt durch eine junge weibliche Blüte. Obwohl die zwei Fruchtblätter (C) vorhanden sind, ist keine Spur von Staubblattanlagen sichtbar. II Griffel einer weiblichen Blüte. N Narbe III Längsschnitt durch eine junge männliche Blüte. IV Oberer Teil des Griffels einer männlichen Blüte.

111) Es sind indes hier einzelne den Randblüten benachbarte Scheibenblüten fertil.

lichen Blüten eine Hemmung der Narben — in den weiblichen eine Hemmung des Griffels und der Fegehaarbildung eintritt, so wäre das nur eine Umschreibung der Tatsachen, keine „Erklärung“. Ebensovienig liegt eine solche natürlich auch in der Annahme, dass die Teile gehemmt werden, welche nicht mehr gebraucht werden. Die männlichen Blüten der untersuchten *Arctotis*-Art haben z. B. einen (aus Spreublättern bestehenden) „Pappus“, obwohl sie ihn gewiss nicht brauchen! Es soll unten eine Hypothese versucht werden, welche hier in Betracht kommen könnte.

Leichter verständlich ist eine andere Tatsache: Die weiblichen Blüten von *Calendula* sind ausgiebiger mit Leitbündeln versorgt als die männlichen. Letztere erhalten nämlich vom „Blütenboden nur 2—3, erstere gewöhnlich 4 Leitbündel“¹¹²⁾. — Es entspricht dies den oben für *Begonia* und anderen Pflanzen angeführten Tatsachen. Dafür, dass die Leitbündelversorgung der männlichen Blüten als eine Minusvariante anzusehen ist, spricht, dass z. B. bei *Silphium*, *Lindheimeria*, *Melampodium* die Leitbündel, welche in die fruchtbaren Randblüten eintreten, zwar nicht an Zahl, aber in ihrem Aufbau die in die Röhrenblüten tretenden über treffen.

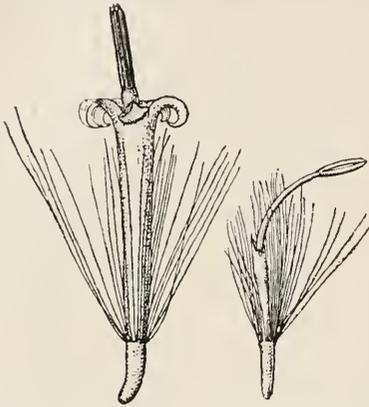


Fig. 32. *Homogyne alpina*. Links Zwitterblüte, rechts weibliche Blüte.

Calendula ist ein Beispiel für die bei vielen, aber keineswegs allen Compositen sich findende Eigentümlichkeit, dass die Blumenkrone der weiblichen Randblüten größer ist als die der männlichen oder zwitterigen Röhrenblüten im inneren Teil des Blütenkopfes. Das steht im Widerspruch mit der sonst allgemeinen, oben z. B. bei *Valeriana* erörterten Regel. Indes hat die Größe der Randblütenkrone mit der Geschlechtsverteilung bei den Compositen überhaupt nichts zu tun, sondern hängt mit ihrer Stellung zusammen.

Die äußeren Blüten einer Blütengenossenschaft sind auch bei Dipsaceen, einigen Umbelliferen und Cruciferen (z. B. *Iberis um-*

¹¹²⁾ Vgl. J. Nissen, Untersuchungen über den Blütenboden der Compositen. Dissert. Kiel 1897, p. 18. Der Verf. spricht dort von „zwitterigen Randblüten“, was auf einem Irrtum beruhen dürfte. Bei *Helianthus*, *Cryptostemma* u. a. konnte eine Verschiedenheit in der Leitbündelversorgung der unfruchtbaren (aber mit großer Blumenkrone versehenen) Randblüten und der fruchtbaren Röhrenblüten nicht festgestellt werden. Diese kann auch nicht für die ursprüngliche (vor der Leitbündelausbildung erfolgende) Anlage der Blüten, sondern nur für deren spätere Entwicklung in Betracht kommen.

bellata) die am meisten modifizierten. Es findet bei ihnen eine Vergrößerung der Blumenkrone statt, die man bei den Compositen vielfach als mit der Hemmung der Staubblattentwicklung korrelativ verknüpft betrachtet hat. Man wird indes Uexküll-Gyllenband beistimmen müssen, wenn sie eine solche Korrelation als nicht erwiesen betrachtet. Denn in zahlreichen Fällen haben die weiblichen Blüten kleinere Korollen als die männlichen oder die Zwitterblüten. So bei *Homogyne alpina* (Fig. 32) und den oben beschriebenen Beispielen von *Xanthium* und *Cotula*. Wenn man auch derartige Fälle wenigstens teilweise als sekundär eingetretene gegenüber den mit großen strahlenden Korollen bei den Tubulifloren wird betrachten dürfen, sprechen sie doch gegen eine kausale Verknüpfung von Staubblattverkümmern und Blumenkronenvergrößerung.

Fig. 33.

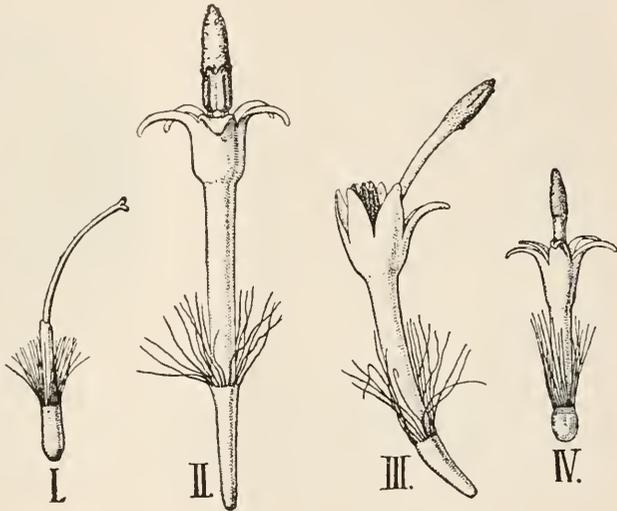
Petasites niveus.

I Weibliche Blüte
(aus einem weiblichen
Blütenkopf).

II Männliche Blüte,
bei welcher der
Griffel die Staub-
blattröhre gerade
durchwächst.

III Ältere männliche
Blüte.

IV „Honigblüte“ aus
einem männlichen
Blütenkopf.



Auch sonst dürften bei den Compositen die Anschauungen, welche der Pflanze eine ängstliche Sparsamkeit in der Verwendung von Baumaterialien zuschreiben, kaum zutreffen.

Zum Beleg dafür seien die Blütenverhältnisse von *Petasites niveus*, deren Inflorescenzen oben erwähnt wurden, kurz geschildert¹¹³⁾. Die untersuchten Blütenstände waren diözisch, die weiblichen viel unansehnlicher als die männlichen, was für die Einzelköpfe durch die Vergleichung der unscheinbaren weiblichen Blüten (Fig. 33, I) mit den viel stattlicheren männlichen (Fig. 33, II) leicht ersichtlich ist. Es haben aber auch die männlichen Blüten noch einen Pappus, obwohl dieser hier gänzlich überflüssig ist. In den weiblichen Blüten sind die Fegehaare des Griffels, welche in den männlichen

113) Vgl. Uexküll-Gyllenband a. a. O. und die dort aufgeführte Literatur.

den Pollen herausfegen, nur noch als kleine Papillen angedeutet, es fehlt auch die Anschwellung des Griffels unterhalb der Narben, welche beim Herausfegen des Pollens gleichfalls eine Rolle spielt (Fig. 33, III).

Diese Verschiedenheiten sind also im Gegensatz zu dem Verhalten des Pappus teleologisch verständlich, ebenso wie die Tatsache, dass in den männlichen Blüten die Griffeläste sich meist nicht ausbreiten.

In den weiblichen Blütenköpfen finden sich im Zentrum noch einige wenige „Honigblüten“ (Fig. 33, IV) mit tauben Antheren, aber verhältnismäßig großen Honigdrüsen. Sie haben größere Korollen als die weiblichen Blüten und, obwohl sie steril sind, einen Pappus. Es ist also klar, dass alle diese Blüten sich von einer mit Pappus versehenen Zwitterblüte ableiten, dass die weiblichen Blüten wie sonst an der Peripherie der Köpfe auftraten, bei den einen aber (mit Ausnahme der Honigblüten) eine Verweiblichung eintrat, während bei den anderen die Ausbildung weiblicher Randblüten ebenso unterdrückt wurde, wie dies z. B. bei *Senecio vulgaris* der Fall ist, zu dessen Verhalten die Blütenköpfe von *S. silvaticus* mit wenig auffallenden, eingerollten Randblüten einen Übergang bilden. Bei *Matricaria inodora* fanden sich Stöcke mit wohl entwickelten und solche mit rückgebildeten Randblüten. Wir werden also zweierlei Compositen mit ausschließlicher Röhrenblütenbildung zu unterscheiden haben: solche, bei denen dies Verhalten primitiv ist und solche, bei denen es auf Verkümmern von Randblüten beruht.

Filago arvensis. Die kleinen Blütenköpfechen dieser Compositen haben im Zentrum einige Zwitterblüten, die umgeben sind von einer größeren Anzahl weiblicher Blüten, die hier also nicht nur als Randblüten auftreten, sondern gegen die Mitte des Blütenstandes hin vorgedrungen sind. Sie sind mit einer sehr unscheinbaren, röhrenförmigen Blumenkrone versehen, welche meist drei-, zuweilen vierzipfelig ist.

Die Pflanze ist dadurch von Interesse, dass schon die Anlagen der beiderlei Blüten auffällig voneinander unterschieden sind.

Ein junges Blütenköpfechen, dessen Blütenanlagen noch ganz ungegliedert sind, in der Oberflächenansicht (vgl. die Fig. 34 links), zeigt nämlich, dass die annähernd halbkugeligen Höcker, welche zu weiblichen Blüten werden, von Anfang an viel kleiner sind als die, welche sich zu Zwitterblüten entwickeln. Es ist also von vornherein die sexuelle Ausbildung bestimmt; der geringere Materialaufwand, welchen eine weibliche Blüte gegenüber einer Zwitterblüte erfordert, spricht sich schon in der ersten Anlage der Blüten aus. Kein Wunder, dass dann auch die Anlegung der Staubblätter in den weiblichen Blüten vollständig

unterbleibt. Sie sind auch in späteren Entwicklungsstadien bedeutend schwächer als die Zwitterblüten; ihre Fruchtknotenwand z. B. ist schwächer als die der letzteren. Die ersten weiblichen Blüten stehen noch in den Achseln von Deckblättern, die späteren sind, ebenso wie die Zwitterblüten, ganz deckblattlos. Ihren Griffeln fehlen (von kleineren Papillen abgesehen) die Fegehaare, welche in den Zwitterblüten gut entwickelt sind. Die Haare entstehen verhältnismäßig spät. Ihre Entwicklung ist wahrscheinlich bedingt, durch Vorgänge, die sich in den Staubblättern abspielen, vielleicht durch bestimmte Stoffwechselprodukte, welche als Reiz wirken. Diese Annahme einer kausalen Beziehung zwischen Staubblattausbildung und Griffelgestaltung kann an anderen Compositen als an der wegen der Kleinheit der Blüten dazu sehr wenig geeigneten *Filago* viel-

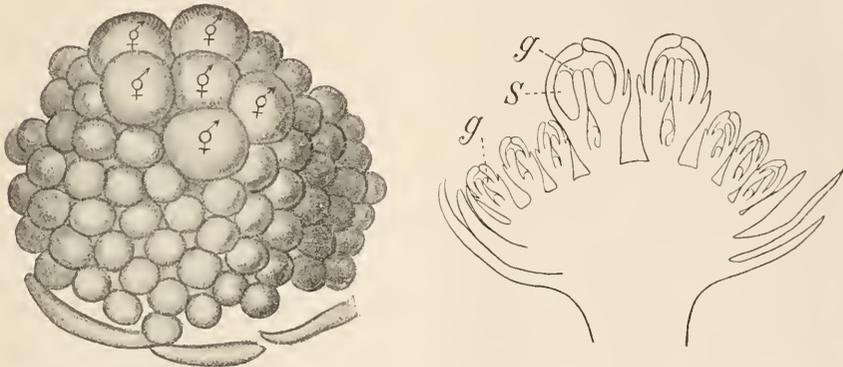


Fig. 34. *Filago arvensis*. Links junger Blütenstand schief von außen gesehen. Die kleineren Höcker werden zu weiblichen, die größeren zu Zwitterblüten (♂).

Rechts Längsschnitt durch einen älteren Blütenkopf. In der Mitte zwei Zwitterblüten (*g* Griffel, *s* Staubblätter). Außen weibliche Blüten. Die Staubblattanlagen sind ganz unterdrückt.

leicht auch experimentell geprüft werden. Sie würde verständlich erscheinen lassen, weshalb die Bildung der Fegehaare an den weiblichen Blüten unterbleibt.

Im übrigen dürfte aus dem oben Mitgeteilten hervorgehen, dass Correns¹¹⁴⁾ recht hat, wenn er sagt, „der Ort in der Inflorescenz entscheidet wohl nur dadurch über die Natur der Blüte, dass er die Entwicklungsbedingungen günstiger oder ungünstiger gestaltet, und zwar entstehen bei günstiger Ernährung die zwitterigen, bei ungünstiger die eingeschlechtigen, männlichen oder weiblichen Blüten“. Dass bei männlichen Blüten dieser Umstand sich nicht wie bei den soeben geschilderten weiblichen von *Filago* von vornherein in der Größe des Blütenhöckers geltend machen wird, liegt

114) Correns, Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflussbarkeit (Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XLIV (1907), p. 142.

darin begründet, dass für die Bildung der fünf Staubblätter ein beträchtliches Zellenmaterial erforderlich ist und dass in den männlichen Blüten ja auch die beiden Fruchtblätter noch angelegt werden.

Ein geeignetes Material für die Vergleichung von männlichen und Zwitterblüten bietet z. B. *Dimorphotheca pluvialis*. Bei dieser mit *Calendula* verwandten Pflanze sind die Randblüten weiblich (haben aber im Gegensatz zu *Calendula* noch deutliche Staubblatt rudimente), dann kommen Zwitter- und schließlich männliche Blüten. Eine erhebliche Größenverschiedenheit zwischen den ersten Anlagen der beiden letzteren war nicht festzustellen, was aus den oben angeführten Gründen auch nicht verwunderlich ist. Die männlichen Blüten zeigen sogar noch die Anlage der Fruchtknotenhöhle und (wenigstens in manchen Fällen) die ersten Andeutungen einer Samenanlage. Sie stehen also den Zwitterblüten noch recht nahe; „erspart“ wird bei ihnen eigentlich nur die, bei den Compositen verhältnismäßig kleine Samenanlage, eine wesentliche Verschiedenheit in der Größe der Blütenanlage ist also nicht zu erwarten. Übrigens wird man zu unterscheiden haben zwischen den Faktoren, welche die erste Anlage, und denen, welche die weiteren Schicksale der Blüte bedingen. Wie oben erwähnt wurde, ist z. B. die (erst verhältnismäßig spät eintretende) Leitbündelversorgung der weiblichen Blüten von *Calendula* eine ausgiebigere als die der männlichen, obwohl letztere massiger angelegt werden als erstere.

Wenn wir die Ausbildung der Blumenkrone bei den weiblichen Compositenblüten ins Auge fassen, so können wir die Verschiedenheit, welche sich dabei geltend macht, bildlich auf den Kampf zweier „Tendenzen“ zurückführen.

Die eine sucht (wie bei vielen anderen Pflanzen) die Blumenkrone zu hemmen gegenüber der der Zwitterblüten resp. der der männlichen. Diese (mit der Hemmung der Staubblattbildung im Zusammenhang stehende) Verminderung der Korollengröße kann bis zum fast vollständigen Verschwinden der Korolle gehen. Die andere sucht sie zu vergrößern. Letztere Tendenz ist in der Stellung der weiblichen Blüten am Rande begründet, sie war bei den betreffenden Formen wahrscheinlich schon vorhanden, als die Randblüten noch zwittrig waren, hängt also mit dem Weiblichwerden nicht direkt zusammen und ist demgemäß auch nicht immer mit ihm verbunden.

Dass zwei solcher „Tendenzen“ vorhanden sind, konnten wir auch entwicklungsgeschichtlich nachweisen. Wir sahen, dass z. B. bei *Calendula* die weiblichen Blüten zunächst in der Entwicklung ihrer Blumenkrone gegenüber den männlichen auffällig zurückbleiben, während später dann ein ausgiebiges Wachstum der ersteren einsetzt.

Andere Compositen mit „strahlenden“ Randblüten verhalten sich, soweit meine Untersuchungen reichen, ebenso. Z. B. *Helian-*

thus, dessen Randblüten später so auffallend große Korollen haben. Auch die sterilen Randblüten von *Centaurea Jacea* bleiben den fertilen gegenüber zunächst erheblich zurück. Man könnte auch hierin eine Ähnlichkeit der Blütenköpfe der Compositen mit Einzelblüten sehen. Auch bei diesen ist ja die Entwicklung der Blumenkrone in den ersten Stadien gegenüber der der Staub- und Fruchtblätter oft (z. B. bei den Cruciferen) auffallend gehemmt.

Auch bei den Compositen bleiben, wenn der „Randfaktor“ wegfällt, die Blumenkronen der weiblichen Blüten erheblich kleiner als die der Zwitterblüten.

Worin das X, welches wir als Randfaktor bezeichnet haben, besteht, bedarf selbstverständlich einer eingehenden Untersuchung, auch wenn wir es als „Exotrophie“ bezeichnen würden, wäre damit nur ein anderer Name für die in ihrer Bedingtheit derzeit unbekannte Erscheinung gewonnen.

Immerhin liegen auch jetzt schon Anhaltspunkte für die Annahme vor, dass die Ernährungsverhältnisse am Rande des Blütenkopfes der tubulifloren Compositen andere sind als weiter innen. Bei den ligulifloren Compositen ist dies offenbar nicht der Fall. Wenigstens fand ich weder bei *Sonchus oleraceus* noch bei *Crepis succisifolia* (den einzigen daraufhin untersuchten Ligulifloren) eine Verschiedenheit zwischen der Entwicklung der Rand- und der inneren Blüten. Dass bei „gefüllten“ Blütenköpfen von tubulifloren Compositen auch weiter nach innen liegende Blüten die Ausbildung der Randblüten annehmen können, ist kein Grund gegen die Annahme, dass diese durch ihre Stellung zu der für sie eigentümlichen Ausbildung gelangt seien; es handelt sich bei der Füllung um eine Vermehrung einer schon vorhandenen Blütenform, nicht um ihre Entstehung.

Zusammenfassung.

1. Bei diözischen Pflanzen sind sekundäre Sexualecharaktere in der Gesamtgestaltung männlicher und weiblicher Pflanzen nicht immer wahrnehmbar. Wo dies der Fall ist, sind die männlichen Pflanzen meist kleiner und schwächer als die weiblichen, um so mehr, je früher die Anlegung der männlichen Sexualorgane erfolgt. Diese ist dadurch möglich, dass die männlichen Organe geringere Ansprüche an Baustoffe machen als die weiblichen.

2. Dasselbe Prinzip zeigt sich bei monözischen Pflanzen. Die Pflanzenteile, welche die männlichen Organe tragen, sind die weniger kräftig ernährten. Dies tritt z. B. deutlich hervor bei den männlichen Blütenständen der Umbelliferen (die außer männlichen auch Zwitterblüten haben), namentlich aber auch bei Pflanzen, die männliche und weibliche Blüten besitzen.

Dabei wird eine anatomische Differenzierung am ehesten dort zu erwarten sein, wo postfloral eine Weiterbildung in den die weiblichen Organe tragenden Pflanzenteilen nicht eintritt (Farnprothallien, *Zea Mais* und andere Monokotylen, *Begonia*). Bei dikotylen Pflanzen ist dementsprechend der Bau der männlichen und weiblichen Inflorescenzachsen präfloral oft nicht verschieden. Eine ausgiebigere Ernährung der weiblichen Blüten wird nicht nur durch die postflorale Weiterentwicklung der tragenden Achsen, sondern in manchen Fällen auch durch die geringere Anzahl der weiblichen Blüten ermöglicht (z. B. *Mercurialis perennis*). Dasselbe gilt für die Makrosporangien heterosporer Pteridophyten.

Die eigenartigen Verhältnisse, wie sie z. B. bei *Selaginella rupestris* sich finden, sind nicht als eine Annäherung an die Samenbildung, sondern als eine durch das Überwiegen vegetativer Vermehrung existenzfähige Rückbildung zu betrachten.

3. Den Zwitterblüten gegenüber sind sowohl die männlichen als die weiblichen als die mit geringerem Aufwand von Baumaterialien zustande gekommenen zu betrachten. Am auffälligsten spricht sich dies aus bei einigen Compositen, bei denen schon von vornherein die Vegetationspunkte, aus denen weibliche Blüten hervorgehen, beträchtlich kleiner sind als die, welche Zwitterblüten werden. Bei solchen Blüten sind die Anlagen der Staubblätter ganz unterdrückt, während sie bei verwandten Formen noch auftreten können, eine Tatsache, welche die Annahme unterstützt, dass auch in anderen Fällen, in welchen die Verkümmerng des einen Geschlechtes in diklinen Blüten eine vollständige ist, doch diese Blüten sich von Zwitterblüten ableiten. In anatomischer Beziehung spricht sich im Bau des Blütenstiels bei manchen Umbelliferen an den männlichen Blüten eine „Unterernährung“ gegenüber den Zwitterblüten aus.

4. Bei getrenntgeschlechtigen Blüten kann ein Dimorphismus auftreten im Bau des Blütenstiels (vgl. unter 2) und in der Gestaltung der Blütenhülle. Es handelt sich hier verhältnismäßig selten um qualitative Verschiedenheiten (so z. B. bei *Catasetum*), meist um eine Größenverschiedenheit in der Ausbildung der Blütenhüllen.

So haben die weiblichen Blüten von *Melandryum album* einen kräftiger entwickelten Kelch als die männlichen, und bei den weiblichen Blüten der Kokospalme ist die ganze Blütenhülle größer als die der männlichen. Sehr häufig aber zeigen die weiblichen Blüten eine geringere Ausbildung der Blütenhülle als die männlichen. So bei den Urticaceen und vielen sympetalen Dikotylen, unter denen viele Compositen nur scheinbar eine Ausnahme machen. Schon die Tatsache, dass diese Verschiedenheit der Blütenhülle auch bei windblütigen Pflanzen vorkommt, bei denen es sich nicht um einen „Schauapparat“ handelt, macht für die Formen, bei

denen die männliche Blüte eine größere Blumenkrone als die weibliche hat, die Annahme von H. Müller, dass dadurch Sicherung der Kreuzbefruchtung bewirkt werde, unwahrscheinlich. Eine Korrelation besteht offenbar nicht nur zwischen der Entwicklung der Staubblätter und der Blütenhülle, sondern auch zwischen Staubblattentwicklung und Griffelgestaltung.

5. Was die Frage anbetrifft, ob die männlichen oder die weiblichen Blüten sich stärker von dem ursprünglichen Typus (der Zwitterblüte) entfernt haben, so war sie verschieden zu beantworten. Bei den Urticaceen, Valerianaceen und Compositen erschienen die weiblichen Blüten stärker verändert als die männlichen, bei den Begoniaceen sind sie als die konservativeren zu betrachten. Dasselbe ergab sich für die Archegonienstände der Marchantiaceen und mancher Laubmoose.

Die kürzere Lebensdauer der männlichen Blüten gegenüber den weiblichen spricht sich in manchen Fällen (Urticaceen, Euphorbiaceen) von vornherein schon darin aus, dass der Blütenstiel mit einer Abbruchstelle ausgestattet ist. Die Ausstattung weiblicher Blüten mit besonderen Schutzapparaten und Einrichtungen zur Fruchtverbreitung (vgl. den merkwürdigen Fall von *Xanthium*) wird ermöglicht durch die (den männlichen Blüten gegenüber) reichere Ausstattung mit Baumaterialien, welche den weiblichen Blüten und Blütenständen in verschiedener Weise ermöglicht wird. Eine große Anzahl von Gestaltungsverhältnissen bei verschiedenen Pflanzen lässt sich so unter einen einheitlichen Gesichtspunkt bringen.

Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden (*Simocephalus vetulus* und *Moina rectirostris* var. *Lilljborgii*).

Von Dr. Georg Papanicolau.

(Aus dem zoolog. Institut München.)

(Fortsetzung.)

III. Fortpflanzungsverhältnisse unter natürlichen Kulturbedingungen.

Bevor ich mich zur Besprechung der Frage wende, inwieweit künstliche Eingriffe einen Einfluss auf den Fortpflanzungsmodus ausüben können, werde ich eine genauere Analyse des Fortpflanzungsvorgangs unter natürlichen Kulturbedingungen geben, weil er bis jetzt nur unvollkommen dargestellt worden ist.

a) Übergang von der Parthenogenesis zur Gamogenesis im Verlauf eines Zyklus.

Unter Zyklus versteht man die ganze Aufeinanderfolge der Geburten und Generationen, die im Leben einer Kolonie von dem

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl [Eberhard] Immanuel

Artikel/Article: [Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. 721-737](#)