

Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum.

Von C. Correns, Berlin-Dahlem.

Mit 1 Textabbildung.

Durch eine Reihe glänzender Untersuchungen ist für getrenntgeschlechtige Tiere der Zusammenhang zwischen dem Chromosomenbestand der Kerne und dem Geschlecht nachgewiesen worden. Es kann jetzt keinem Zweifel mehr unterliegen, dass, mindestens bei sehr vielen Spezies der verschiedensten Verwandtschaftskreise, das eine Geschlecht — häufiger das männliche — „heterogametisch“ ist, d. h. zweierlei Keimzellen hervorbringt, die irgendwie im Chromosomenbestand verschieden sind, während das andere Geschlecht — häufiger das weibliche — „homogametisch“ ist, d. h. nur einerlei Keimzellen bildet, die im Chromosomenbestand der einen Keimzellsorte des heterogametischen Geschlechtes entsprechen. Kommt bei der Befruchtung Gleiches mit Gleichem zusammen, so entsteht das homogametische Geschlecht, kommt Ungleiches zusammen, das heterogametische. Der Sicherheit dieser zytologischen Daten entspricht die Sicherheit ihrer physiologischen Deutung leider noch nicht, doch brauchen wir uns hier nicht mit ihr zu befassen¹⁾.

Es ist Boveri²⁾ und Schleip³⁾ auch möglich gewesen, den Wechsel zwischen getrenntgeschlechtigen und zwitterigen Individuen aufzuklären, der bei dem Nematoden *Angiostoma (Rhabdonema) nigrorenosum* regelmäßig stattfindet, soweit die Kernverhältnisse in Frage kommen. Ich darf ihre Ergebnisse wohl kurz anführen. Die Weibchen und die Männchen der getrenntgeschlechtlichen Generation (die auf Schlamm lebt) haben eine verschiedene Chromosomenzahl; das Weibchen hat 12, das Männchen 11 Chromosomen. Es entstehen nun bei den Reifeteilungen nur einerlei Eier, alle mit der gleichen Chromosomenzahl (6), dagegen zweierlei Spermatozoiden in gleicher Anzahl. Die einen haben ein Chromosom weniger (also nur 5) als die anderen (mit 6). Führt beiderlei Spermatozoen die Befruchtung aus, so entstünden wieder Weibchen und Männchen. Die Spermatozoen mit der geringeren Chromosomenzahl, die dann bei der Bil-

1) Die Literatur bei Schleip, Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebn. u. Fortschr. d. Zoologie, Bd. III, Heft 3 (1912). Ferner Seiler, J., Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Archiv für Zellforschung, Bd. XIII, Heft 2. Populärer bei Goldschmidt, in Correns und Goldschmidt, Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. 1913.

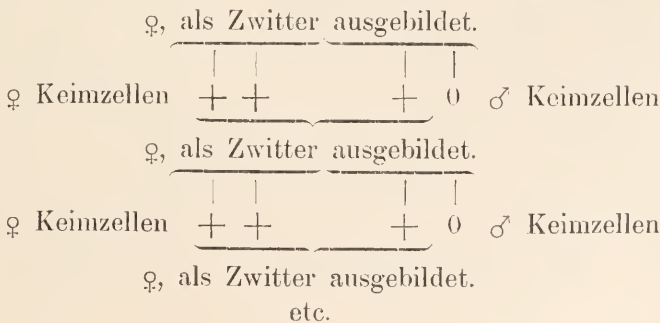
2) Boveri, Th., Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an *Rhabditis nigrorenosa*. Verhandl. der Phys.-Med. Gesellschaft zu Würzburg, N. F. Bd. XLI S. 85 u. f. (1911).

3) Schleip, W., Über die Chromatinverhältnisse bei *Angiostomum (Rhabdonema) nigrorenosum*. Ber. d. Naturf. Gesellsch., Freiburg i. Bg. Bd. 19 (1911).

derung der Männchen beteiligt wären, sind aber offenbar funktionsunfähig. Es befruchten nur die Spermatozoen mit 6 Chromosomen, so daß nur Individuen entstehen, die die Chromosomenzahl der Weibchen (12) haben, auch den Weibchen ähnlich sehen, aber Zwitter sind. Bilden diese Zwitter (die in der Froschlunge leben) ihre Keimzellen, so erhalten die Eier in normaler Weise die halbe Chromosomenzahl (6); bei der Bildung der Spermatozoen wird aber bei der Hälfte 1 Chromosom ausgeschaltet, so dass wieder zweierlei Spermatozoen, solche mit 5 und solche mit 6 Chromosomen, entstehen, die beide befruchtungstüchtig sind und mit den einerlei Eiern teils Männchen (mit 11), teils Weibchen (mit 12 Chromosomen) geben.

Damit ist bei *Angiostoma* das Schicksal der Chromosomen aufgeklärt. Die physiologische Seite des Problems bleibt dabei freilich unberührt, die Fragen: Warum wird das eine Mal ein Individuum mit 12 Chromosomen zu einem Weibchen, das andere Mal zu einem Zwitter, und warum wird nach letzterem Falle bei der Spermatozoenbildung 1 Chromosom ausgeschaltet?

Nach dem Schema des *Angiostoma* lassen sich nun auch die Kernverhältnisse bei anderen Tieren erklären, die „habituelle“ Zwitter sind, bei denen also nicht getrenntgeschlechtige und zwittrige Generationen abwechseln, sondern lauter zwittrige aufeinander folgen. Man braucht bloß anzunehmen, dass ihre weiblichen Keimzellen homogametisch, ihre männlichen Keimzellen aber heterogametisch seien und dass jene Hälfte der männlichen Keimzellen, die mit den Eizellen Männchen geben würde, nicht zur Funktion käme, früher oder später ausgeschaltet würde, dass die andere Hälfte aber mit den Eizellen Weibchen gäbe, die als Zwitter ausgebildet würden:



Dies Verhalten findet sich nun in der Tat bei Gasteropoden, wie Zarnik⁴⁾ für Pteropoden (vor allem *Creseis*) und Demoll⁵⁾

4) Zarnik, B., Über den Chromosomenzyklus bei Pteropoden. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. Bd. 21 (1911).

5) Demoll, R., Die Spermatogenese von *Helix pomatia* L. Zool. Jahrb., Suppl. 15, Vol. 2 (1912).

für *Helix pomatia* nachweisen konnten. Es werden zweierlei Spermatozoen in gleicher Zahl gebildet, von denen (wenigstens bei den Pteropoden) die einen sicher funktionslos sind.

Fast gleichzeitig haben nun R. Hertwig⁶⁾ und Demoll⁷⁾ den Versuch gemacht, auch das Verhalten der gemischtgeschlechtigen (hermaphroditischen und einhäusigen) Blütenpflanzen nach dem *Angiostoma*-Schema zu erklären. R. Hertwig sagt darüber⁸⁾:

„Nun sind wir inzwischen durch die schönen Untersuchungen von Boveri und Schleip über das Wesen des Hermaphroditismus bei Tieren unterrichtet. Ihnen zufolge wäre ein Hermaphrodit ein Weibchen, dessen Chromosomenbestand männlich modifiziert werden kann und zwar durch Rückbildung des zweiten x, vielleicht auch nur durch Abminderung seiner Potenz. Man könnte dann den verschiedenen Charakter des x dadurch ausdrücken, dass man es unterstreicht, da, wo es seine normale Potenz besitzt (x), es dagegen ein einfach druckt, wenn es einen labilen Charakter hat. Fasst man alle übrigen Chromosomen als A zusammen, so würden die Formeln lauten:

- | | | |
|---|---------------------|---------------|
| 1. für ein diözisches Weibchen | $A + \underline{x}$ | $A + \bar{x}$ |
| 2. für ein diözisches Männchen | $A + x$ | $A + 0$ |
| 3. für die weibliche Blüte eines Monözisten | $A + x$ | $A + x$ |
| 4. für die männliche Blüte eines Monözisten | $A + x$ | $A + 0$ |
| 5. für die gesamte monözische Pflanze . . | $A + x$ | $A + x$. |

Ferner müsste man nach Analogie der bei Aphiden und Nematoden beobachteten Verhältnisse annehmen, dass die männlichen Geschlechtszellen $A + 0$ monözischer Pflanzen zugrunde gehen.“

Ähnlich äußert sich Demoll⁹⁾.

Danach müsste also der Fruchtknoten der weiblichen Blüte eines einhäusigen Gewächses und der einer Zwitterblüte nur einerlei Samenanlagen mit Eizellen enthalten, die weiblichen Chromosomenbestand aufwiesen. Die Staubbeutel der männlichen Blüte des einhäusigen Gewächses und die der zwittrigen Blüte hätten aber zweierlei Pollenkörner, solche mit männlichem und solche mit weiblichem Chromosomenbestand; nur die letzteren dürften funktionieren.

Der Anlass, diese Übertragung der Verhältnisse bei *Angiostoma* etc. auf pflanzliches Gebiet vorzunehmen, war bei beiden Autoren

6) Hertwig, R., Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biolog. Centralbl. Bd. XXXII, S. 1 (1912).

7) Demoll, R., Über Geschlechtsbestimmung im allgemeinen und über die Bestimmung der primären Sexualcharaktere im besonderen. Zoolog. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Phys. Bd. 33, S. 41 (1912).

8) l. c. S. 111.

9) l. c. S. 55.

der gleiche. Sie suchten das Ergebnis der von mir ausgeführten Bastardierungsversuche zwischen der einhäusigen *Bryonia alba* und der zweihäusigen *Bryonia dioica*¹⁰⁾ mit den auf zoologischem Gebiet geltenden Erfahrungen und Gedankengängen in bessere Übereinstimmung zu bringen, als mein eigener Deutungsversuch es erlaubte.

Ich habe mich an anderer Stelle zu den Einwendungen, die man mir gemacht hat, geäußert¹¹⁾ und bei der Gelegenheit auch hervorgehoben, dass mir dem Übertragungsversuch R. Hertwig's und Demoll's von vornherein unüberwindliche Schwierigkeiten theoretischer (phylogenetischer) Natur entgegenzustehen schienen. Trotzdem habe ich eine experimentelle Entscheidung versucht, über die hier berichtet werden soll. Denn einem Ergebnisse gegenüber, das für die Übertragung des *Angiostoma*-Schema spräche, hätten die widersprechenden theoretischen Überlegungen einer Revision unterzogen werden müssen.

Es handelte sich also darum, ob bei gemischtgeschlechtigen Pflanzen die Hälfte der Pollenkörner, die in einer Anthere gebildet werden (jene, die männliche Nachkommen geben würden), bei der Befruchtung ausgeschaltet ist, genauer gesagt, ob das für je 2 von den 4 Pollenkörnern gilt, die aus einer Pollenmutterzelle entstehen (und ihrer Bildung nach den 4 Spermatozoen entsprechen, die aus einer Spermatozyte I. Ordnung hervorgehen).

Wenn nun auch vielfach bei zwittrigen Pflanzen, die keine Bastarde sind, den normal aussehenden Pollenkörnern solche beigemischt sind, die sich bei der mikroskopischen Untersuchung von vornherein als untauglich erkennen lassen, kann von einem regelmäßigen Degenerieren der Hälfte der Körner keine Rede sein. Dieselben untauglichen Körner finden sich außerdem auch bei dem Blütenstaub getrenntgeschlechtiger Pflanzen.

Gegen den mikroskopischen Befund lässt sich aber einwenden, dass sich die 50% untauglicher Körner überhaupt nicht am Aussehen von den zur Befruchtung tauglichen zu unterscheiden brauchen. Suchte man diesen Einwurf mit dem Hinweis auf die Tatsache zu entkräften, dass in vielen Fällen alle oder nahezu alle Pollenkörner einer Anthere in geeigneten künstlichen Nährlösungen oder gar schon in Wasser auskeimten und so ihre Tauglichkeit bewiesen, so brauchte auch diese Tatsache nicht als zwingend anerkannt zu werden. Denn aus der Fähigkeit der Körner, auszukeimen und

10) Correns, C., Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen, S. 15 u. f. (1907).

11) Correns und Goldschmidt, R., Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes, S. 47 u. f. (1913). Dort ist vor allem auch auf die Haltlosigkeit des Erklärungsversuches Bateson's hingewiesen, der immer noch wiederholt wird.

selbst normale Schläuche zu bilden, folgt noch nicht, dass die Schläuche bis zu den Samenanlagen vordringen und die Befruchtung wirklich ausführen¹²⁾. Gibt doch auch Boveri an, dass bei den zwittrigen *Angiostoma*-Individuen die beiderlei Spermatozoen äußerlich gleich sind und auch zusammen in die weiblichen Organe bei der Begattung eingeführt werden¹³⁾. Die Untauglichkeit der „Fünferspermatozoen“ konnte nur daraus erschlossen werden, dass keine Nachkommen mit dem Chromosomenbestand 11 auftreten, die bei ihrer Mitwirkung vorhanden sein müssten.

Eine solche Beweisführung war für die Blütenpflanzen nach allem, was zurzeit über die Chromosomenverhältnisse ihrer Kerne bekannt ist, aussichtslos¹⁴⁾. Nur der direkte Nachweis, dass mehr als die Hälfte der Pollenkörner, die in einem Staubbeutel gebildet werden, die Befruchtung ausführen können, konnte eine sichere Entscheidung, und zwar gegen die Übertragung des *Angiostoma*-Schemas auf die Pflanzen, bringen.

Es liegt nahe, bei einer größeren Zahl Blüten, die kastriert und vor Insektenzutritt geschützt worden sind, die Narben mit je einem Pollenkorn zu belegen und zuzusehen, wieviel Blüten Frucht ansetzen. Sind es mehr als die Hälfte, so ist der Nachweis mit einer Sicherheit erbracht, die sich mehr oder weniger der Gewissheit nähert, in einem Maße, das sich aus der Gesamtzahl der bestäubten Blüten leicht nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung feststellen lässt.

Einen derartigen Versuch habe ich vor Jahren zu anderen Zwecken mit *Mirabilis Jalapa* und *M. longiflora* angestellt¹⁵⁾, die sich dazu besonders gut zu eignen schienen. Einmal sind die Pollenkörner besonders groß und deshalb leicht zu handhaben, dann enthalten die Fruchtknoten nur eine Samenanlage. Das Verhältnis der befruchteten Samenanlagen (a) zur Zahl der im Fruchtknoten überhaupt vorhandenen Samenanlagen (b) ist deshalb, wenn überhaupt Befruchtung eintritt, gleich 1. Damit fällt hier ein Faktor

12) Das wird durch die Beobachtungen bewiesen, die Jost (Über die Selbststerilität einiger Blüten, Botan. Zeitg. Bd. 65, I. Abt., S. 75 u. f.) bei seinen Bestäubungsversuchen an selbststerilen Pflanzen mit ihrem eigenen Pollen gemacht hat; es trat vielfach Schlauchbildung bis tief in den Griffel, aber keine Befruchtung ein.

13) l. c. S. 86.

14) Tischler, G., Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. Progress. Rei Botan. Bd. V, S. 230 u. f. Dort die Literatur, darunter die Angaben Nawaschin's für die (zwittrige!) *Tradescantia virginica*, die noch der Deutung harren.

15) Correns, C., Über den Einfluss, welchen die Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner auf die Nachkommenschaft hat. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. Bd. XVIII, S. 422 (1900). Dort ist auch die ältere Literatur angeführt und gewürdigt.

weg, der, wie wir noch sehen werden (S. 19), das Ergebnis sehr stark beeinflussen kann.

Die Versuche haben nun gelehrt, dass durchaus nicht jedes Pollenkorn, das auf die Narbe gebracht wird, die Befruchtung der einen Samenanlage im Fruchtknoten ausführen kann, auch wenn es völlig normal aussieht, dass vielmehr auf ein Korn, dem die Befruchtung gelingt, bei *Mirabilis Jalapa* etwa 4, bei *M. longiflora* etwa 3 Körner kommen, die es nicht so weit bringen. Es hat sich aber dabei auch herausgestellt, dass nicht alle Samenanlagen befruchtet werden können, selbst wenn ein großer Überschuss an Pollenkörnern auf die Narbe gebracht wird; bei *Mirabilis Jalapa* kommt auf drei taugliche je eine untaugliche Samenanlage; bei *M. longiflora* sind etwa gleichviel tauglich und untauglich. (Wegen der Einzelheiten muss auf die genannte Mitteilung verwiesen werden.)

Diese Zahlen beweisen natürlich nichts in unserer Frage; sie zeigen aber jedenfalls, dass negativen Ergebnissen überhaupt keine Beweiskraft zukommt. Denn günstigstenfalls müssten neben dem *Angiostoma*-Mechanismus noch andere Ursachen wirksam gewesen sein, wenn statt der Hälfte mehr als drei Viertel der Pollenkörner keine Befruchtung ausführten, und diese Ursachen könnten auch für sich allein an dem Ergebnis schuld sein.

Es wäre nun möglich gewesen, nach einem anderen Objekt zu suchen, das bei gleicher Versuchsanstellung entscheidende, positive Ergebnisse gezeigt hätte. Man hätte auch die Narbe einer Art, deren Fruchtknoten mehrere bis zahlreiche Samenanlagen enthält, mit einer bestimmten, größeren Zahl von Pollenkörnern belegen und zusehen können, ob die Zahl der Samen größer ausfiel als die Hälfte der Zahl der verwendeten Pollenkörner, wobei die Sicherheit des Ergebnisses wieder mit der Wahrscheinlichkeitsrechnung zu prüfen gewesen wäre. Ich zog statt dessen vor, einen etwas verschiedenen Weg einzuschlagen.

Wenn die Geschlechtsbestimmung bei gemischtgeschlechtigen Pflanzen nach dem *Angiostoma*-Schema erfolgt, so muss, wie schon bemerkt, die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen die Entscheidung bringen, und von den vier Pollenkörnern, die aus einer Mutterzelle hervorgehen, müssen zwei zur Befruchtung tauglich und zwei untauglich sein.

Wir kennen nun eine ganze Anzahl Pflanzen, bei denen sich diese vier Pollenkörner nicht isolieren, sondern in „Tetraden“ verbunden bleiben. Für den Versuch suchen wir uns Arten aus, bei denen der Fruchtknoten mehrere Samenanlagen enthält, und belegen die Narbe zunächst mit je einer Tetrade. Entwickeln sich dann Früchte, die bis zu zwei Samen, aber nie mehr als zwei ent-

halten, so spricht das dafür, dass das *Angiostoma*-Schema gilt — ganz zwingend ist auch dieses Ergebnis nicht. Sobald sich aber, auch nur in einzelnen Fällen, mehr als zwei Samen, also drei oder gar vier entwickeln, beweist das, dass mehr als zwei Pollenkörner befruchtungstauglich sind, das *Angiostoma*-Schema also nicht gelten kann.

Der Vorteil, den die Verwendung von Tetraden statt ebensovieler isolierter Pollenkörner für die Versuche bietet, liegt auf der Hand. Gilt das *Angiostoma*-Schema, und verwendet man zu einer Bestäubung eine Tetrade, so ist man sicher, zwei taugliche und zwei untaugliche Körner zu verwenden, während bei der Benützung von vier einzelnen Pollenkörnern der Zufall entscheidet, ob zwei taugliche und zwei untaugliche verwendet werden (Wahrscheinlichkeit nur $\frac{6}{16}$), oder drei taugliche und ein untaugliches ($W. \frac{4}{16}$), oder ein taugliches und drei untaugliche ($W. \frac{4}{16}$), oder lauter taugliche, oder lauter untaugliche ($W. \text{ je } \frac{1}{16}$). Das gilt für den günstigsten Fall, dass die tauglichen Körner keine größeren Chancen haben, ausgesucht zu werden; durch eine (wenn auch unbewusste) Auswahl könnten die Chancen für die eine Art Körner noch wesentlich verschlechtert werden.

Den ersten Versuch stellte ich im Sommer 1914 mit *Epilobium hirsutum* an. An einer Anzahl Trieben einer großen, isoliert stehenden Pflanze wurden die Blütenknospen täglich, vor dem Aufblühen, kastriert, was leicht und vollkommen sicher geschehen konnte, und immer 2 Tage später mit je einer Pollentetrade aus frisch geöffneten Antheren, von anderen Trieben der Pflanze, bestäubt; die Tetrade wurde dabei ziemlich weit unten, nahe der Vereinigungsstelle der vier Narbenzipfel, aufgelegt. Die Narben einiger weniger Blüten wurden auch mit zwei Tetraden belegt. Zum Schutze gegen Insektenbesuch dienten Pergaminsäcke.

Das Ergebnis war, in mehr als 180 Fällen, gleich Null. Obgleich die Fruchtknoten meist (nicht immer) merklich größer wurden als die von Kontrollblüten, die kastriert, aber nicht bestäubt worden waren, blieben sie doch bald stecken und enthielten nie auch nur einen tauglichen Samen. Hier und da waren einzelne Samenanlagen deutlich vergrößert, aber taub.

Die Ursache des Misserfolges habe ich nicht eingehender untersucht. Dass unter den 720 Pollenkörnern der 180 Tetraden kein taugliches Korn gewesen wäre, ist ganz ausgeschlossen. Es unterliegt kaum einem Zweifel, dass zwar einzelne Samenanlagen befruchtet worden sind, dass ihre Zahl aber zu klein war, um den Reiz auszuüben, der den regelmäßigen Zufluss der Nährstoffe sichert, der zur Ausbildung des Fruchtknotens zur Frucht, und damit auch der Samenanlagen zu Samen, nötig sind. Jeder Fruchtknoten enthält gegen 300 Samenanlagen; in einem bestimmten Falle zählte

ich 278. Der Quotient $\frac{\text{befruchtete Samenanlagen}}{\text{vorhandene Samenanlagen}}$ (S. 17)¹⁶⁾, der günstigstenfalls $\frac{1}{2 \cdot 78}$ ist, ist zu klein, um eine normale Fruchtbildung zu ermöglichen.

Eine andere Möglichkeit wäre, dass schon die Ernährung des einzelnen Pollenschlauches auf seinem Wege durch den Griffel und Fruchtknoten nur dann sichergestellt wäre, wenn eine größere Anzahl von Schläuchen einen Reiz ausgeübt hätten, der die Zuleitung oder die Bildung der dazu nötigen Stoffe im Griffel veranlasste. Da einzelne deutlich vergrößerte und deshalb wohl sicher befruchtete Samenanlagen beobachtet wurden, ist diese Annahme sehr wenig wahrscheinlich.

Die Kastration verhindert an sich die Fruchtbildung nicht; nach reichlicher Bestäubung auch nur eines Narbenastes mit dem Pollen desselben Stockes erfolgte normaler Ansatz und normale Weiterentwicklung.

Im verflossenen Sommer habe ich dann auf die Solanacee *Salpiglossis variabilis* zurückgegriffen, die ebenfalls Tetradenpollen hat¹⁷⁾ und mir schon ab 1901 ein paar Jahre lang als Versuchspflanze gedient hatte¹⁸⁾. Dabei stellte sich wieder derselbe Übel-

16) Man könnte den Wert des Quotienten, bei dem eben Fruchtbildung mit einzelnen reifen Samen eintritt, das Reifungsminimum nennen und noch andere Werte besonders hervorheben, z. B. die Reifungsnormale, den Wert des Quotienten, bei dem normale Fruchtbildung mit der Zahl von Samen eintritt, die gewöhnlich reif werden kann.

17) Fischer, H., Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner, S. 18 (1890).

18) Sie meinte ich, als ich bei einer Kontroverse mit Strasburger schrieb (Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bestarden vom Erbsentypus, Botan. Zeitg., Bd. 69, II. Abt., Sp. 81, 1902): „Einen anderen Weg habe ich bereits eingeschlagen... Es handelt sich um den experimentellen Nachweis der Eigenschaften aller vier Körner einer Pollentetrade durch den Bastardierungsversuch. Ergibt sich wiederholt, dass alle vier Körner derselben Tetrade die gleiche Anlage besitzen — entweder alle A oder alle a —, so muss die Entscheidung vor der ersten Teilung der Pollenmutterzelle gefallen sein und kann kaum durch eine Teilung zustande gekommen sein; Strasburger's (damalige!) Annahme wäre dadurch so gut wie bewiesen. Ergibt sich dagegen, dass jede Tetrade beiderlei Körner enthält — solche mit der Anlage A und solche mit der Anlage a —, so ist sicher, dass die Pollenmutterzelle direkt vor der Teilung noch beiderlei Anlagen besessen haben muss. Stellt sich nun weiter heraus, dass nie mehr als zwei Körner derselben Tetrade eine bestimmte Anlage enthalten, so muss die Spaltung durch eine Kernteilung, und zwar die erste der Pollenmutterzelle, ausgeführt worden sein. Findet man aber, dass auch drei Körner oder gelegentlich einmal alle vier, dieselbe Anlage besitzen können, so kann die „Spaltung“ entweder durch eine Unterdrückung, wie sie Strasburger annimmt, geschehen sein, aber auf einem späteren Stadium, oder durch eine Zellteilung auf einem späteren Stadium: bei der Teilung der Pollenzelle in die vegetative und die generative. Einen Weg, diese Frage zu entscheiden, sehe ich zurzeit nicht.“ Später hat Strasburger selbst diese Methode

stand ein, der mir früher die Weiterführung der Versuche verdorben hatte: Bei der Kultur in Töpfen — mit Freilandpflanzen zu experimentieren ist so unbequem, dass die Sicherheit des Ergebnisses darunter leiden würde — gingen nach und nach fast alle Pflanzen ein, manche schon vor oder während der Bestäubungsversuche, manche bevor die Früchte reif waren. Es gelang aber doch, einige Pflanzen lang genug am Leben zu erhalten, und bei diesen konnte ich feststellen, dass von den vier Pollenkörnern einer Tetrade mehr als zwei befruchten können.

Die Pflanzen, einer dunkel-blauvioletten Sippe angehörig, standen in einem kleinen Gewächshaus isoliert. Während der Dauer der Versuche wurde (mit der gleich zu erwähnenden Ausnahme) jede Blüte in der Knospe kastriert; die Krone wurde auf der Unterseite aufgeschlitzt und durch den Spalt die Antheren sorgfältig entfernt. Nur einzelne Blüten wurden, ebenfalls schon als Knospen, in Gaze-säckchen eingeschlossen und als Pollenlieferanten stehen gelassen; bei einem Teil der Versuche lieferten Pflanzen, die in einem anderen Gewächshaus isoliert worden waren, den Pollen. Hinsichtlich der Technik sei noch bemerkt, dass ein Streifen der Blumenkrone über das Endglied des Zeigefingers der linken Hand gezogen und mit Mittelfinger und Daumen festgehalten wurde. Darüber wurde eine offene Anthere leicht gestrichen, so dass die Pollentetraden einzeln und in kleinen Gruppen daran hängen blieben. Von dieser Unterlage stachen die gelben Tetraden sehr gut ab und ließen sich auch leicht und unversehrt wieder abheben. Sie waren mit bloßem Auge noch erkennbar, wurden aber doch mit einer scharfen Lupe (Leitz 16 \times) noch sorgfältig ausgesucht, ehe sie mit einer Nadelspitze abgehoben und auf die reichlich sezernierende Narbe, möglichst in die Mitte ihrer seichten Furche, übertragen wurden.

In den Tetraden sind die Körner fast immer in der gewöhnlichen Weise (nach den Ecken eines Tetraëders) angeordnet. Dass nicht alle tauglich sind, ging schon aus dem mikroskopischen Bild hervor; hie und da waren ganze Tetraden verkümmert. Eine Prüfung auf die Fähigkeit, zu keimen, war mir nicht möglich, da ich auf künstlichem Substrat keine normale Schlauchbildung erhalten konnte. — Der zweifächerige Fruchtknoten enthält 300—400 Samenanlagen. Ich fand bei Versuchspflanze B in den beiden Fächern 193 und 181 Samenanlagen, zusammen also 374, in einem Fach eines zweiten Fruchtknotens 175, bei D 204 und 202, zusammen 406, bei F 128 und 150, zusammen 278.

Die Versuche lehrten bald, dass auch hier die Bestäubung mit einer einzigen Tetrade, wenigstens für gewöhnlich, nicht genügt,

benützt, um bei *Helodea canadensis* die Heterogamie des männlichen Geschlechts nachzuweisen (Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XLVIII, S. 441, 1910). Die Ergebnisse sind leider nicht veröffentlicht worden.

um reife Samen zu erhalten (vergl. Tabelle I). Es durften aber auch Versuche verwendet werden, bei denen mehrere Tetraden auf dieselbe Narbe gebracht wurden. Wenn jede Tetrade nur zwei taugliche Pollenkörner enthält, dann durfte die Zahl der Samen in einer Frucht nie größer sein als die doppelte Zahl der verwendeten Tetraden, oder, anders ausgedrückt, die Zahl der Samen durfte nie die halbe Zahl der Pollenkörner übersteigen, die als Tetraden auf die Narbe gebracht worden waren. (Wurden z. B. 5 Tetraden verwendet, die aus 5×4 Pollenkörnern bestanden, so durften nicht mehr als 10 Samen erhalten werden.) Aus niedrigeren Samenzahlen war kein Schluss zu ziehen, weder in positivem noch in negativem Sinne. Wurde aber auch nur ein Same mehr erhalten, so war das ein Beweis dafür, dass wenigstens in einer Tetrade mehr als die Hälfte der Pollenkörner befruchtet hatten.

Tabelle I.

Versuchs- Pflanze	1	2	3	4	5	10	Zahl der zur Bestäubung verwendeten Tetraden
	2	4	6	8	10	20	Hälfte der verwendeten Pollen- körner
A	—	—	—	—	0, 5, 5, 9, 13	0, 17, 20	Zahl der Samen in den Kapseln
B	—	—	—	—	0, 0	0, 26	
C	0, 4	—	9	—	8, 13	17	
D	0	—	—	0	10	—	
E	0, 0, 0	—	0, 0	—	0, 10	—	
F	—	—	—	—	0, 9, 10, 16	0, 0, 6, 12, 22, 24, 24, 25, 25	
G	0, 0, 0, 0	0	—	—	—	—	
H	—	2	—	—	0, 0, 0, 2	—	
I	—	—	0	—	6	19	

Zahlen, die größer sind als die Hälfte der verwendeten Pollenkörner, sind fett gedruckt.

Es wurde mit 2, 3, 4, besonders häufig aber mit 5 und 10 Tetraden bestäubt. Nun erhielt ich positive Ergebnisse, die in Tab. I zusammengestellt sind. Aufgenommen wurden nur Versuche, bei denen die Pflanzen bis zur Fruchtreife oder annähernd so weit, am

Leben geblieben waren. Neben guten Samen wurden hie und da auch taube von normaler oder annähernd normaler Größe beobachtet; sie wurden mitgezählt, da sie sich ganz sicher erst nach einer Befruchtung weiter entwickelt hatten und dann stecken geblieben waren. Wenn sie weggelassen worden wären, wäre das Hauptresultat der Versuche das gleiche geblieben. Zwei Fälle, in denen Samenanlagen sich zwar auffällig vergrößert hatten, dann aber stecken geblieben waren, sind in der Tabelle mit kleineren Zahlen eingetragen. — Die Früchte blieben auch günstigstenfalls sehr klein; sie wurden etwa 4—5, statt 13—14 mm lang, bekamen aber doch eine feste Wand und konnten selbst an der Spitze etwas aufspringen.

Man sieht sofort, dass in einem freilich nicht sehr großen Teil der Fälle Früchte mit mehr Samen erhalten wurden, als der halben Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner entspricht. Damit ist bewiesen, dass von den 4 Körnern der Tetrade mehr als die Hälfte imstande sein kann, die Befruchtung auszuführen¹⁹⁾. Wurden z. B. 10 Tetraden verwendet und 26 Samen erhalten, so müssen ungünstigstenfalls bei 6 Tetraden 3 Körner und bei 4 Tetraden 2 Körner funktioniert haben; wahrscheinlich ist, dass bei manchen Tetraden nur ein Korn oder gar keines wirksam war und dafür bei anderen Tetraden alle 4. Dafür spricht das positive Ergebnis, das einmal (bei Pflanze C) mit einer Tetrade erhalten wurde, und das tun auch die 16 Samen, die einmal bei Pflanze F nach Bestäubung mit 5 Tetraden erhalten wurden; hier mussten mindestens bei 1 Tetrade alle 4 Körner befruchtet haben.

Es wird auffallen, dass öfters nach Bestäubung mit 5 oder 10 Tetraden entweder relativ viel Samen gebildet wurden oder der Fruchtknoten ganz stecken blieb. Schuld daran wird, zum Teil wenigstens, sein, dass ich, besonders anfangs, mit der Bestäubung der kastrierten Blüten zu lang gewartet habe. — Beachtenswert ist auch, dass die Wahrscheinlichkeit, überhaupt Samen zu erhalten, mit der Zahl der verwendeten Tetraden steigt: Von den 21 Bestäubungen mit 5 Tetraden versagten 8 ganz, von den 15 Bestäubungen mit 10 Tetraden nur 4. Ferner, dass die Zahl der Samen rascher steigt als die Zahl der Tetraden, mit denen die Narbe belegt wurde: Bei den 13 gelungenen Bestäubungen mit 5 Tetraden

19) Auf diesem Wege ist also auch das Problem lösbar, das in Anmerkung 18 auf S. 19 berührt wurde. Man stellt den Bastard zwischen zwei Sippen her, die sich nur in einem Merkmal (durch ein Gen) unterscheiden, eine „Monohybride“, und belegt die Narben des rezessiven Elters mit je einer Tetrade des Bastardes und außerdem mit einigen Tetraden des rezessiven Elters. Dann dürfen höchstens zwei Nachkommen das dominierende (oder Bastard-)Merkmal zeigen, der Rest muss das rezessive aufweisen — wenn die Spaltung bei der Reduktionsteilung in der Pollenmutterzelle erfolgt.

gaben nur 3 mehr als die doppelte Zahl (mehr als 10) Samen, bei den 11 gelungenen Bestäubungen mit 10 Tetraden gaben 6 mehr als die doppelte Zahl (mehr als 20) Samen. — Auch individuelle Verschiedenheiten der einzelnen Versuchspflanzen, die auch sonst, bis herab zur Skulptur der Pollenexine, Unterschiede zeigten, mögen mitspielen.

Durch unsere Versuche ist nun wohl einwandfrei bewiesen, dass das Verhalten tierischer Zwitter (so weit es zurzeit zytologisch geklärt ist) nicht auf das Verhalten gemischtgeschlechtiger höherer Pflanzen übertragbar ist. Dieses Ergebnis war von vornherein zu erwarten, sobald man die Phylogenie der Geschlechtsverhältnisse hier und dort berücksichtigt.

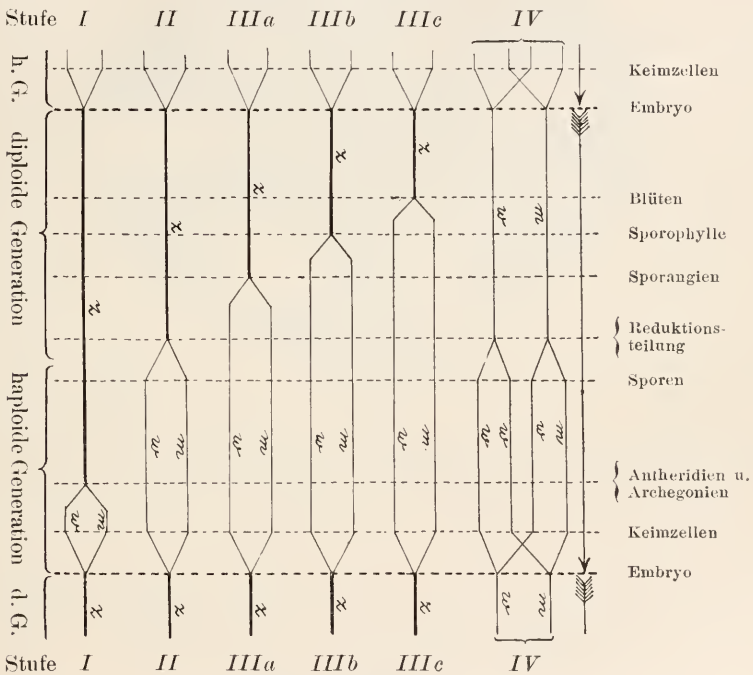


Fig. 1. Stufe I Gemischtgeschlechtliche Moose, isospore Farngewächse. II Getrenntgeschlechtliche Moose, Schachtelhalme. IIIa *Marsilia*, *Salvinia*. IIIb *Isoetes*, *Selaginella*, zwittrblütige Blütenpflanzen. IIIc EINHÄUSIGE Blütenpflanzen. IV Getrenntgeschlechtliche Blütenpflanzen. z zwittriger, m männlicher, w weiblicher Abschnitt des Entwicklungszyklus, der in der Richtung des Pfeiles abläuft.

Bei *Angiostoma* (und den Mollusken) ist das Zwittertum offenbar sekundärer Natur, phylogenetisch jünger, aus der Getrenntgeschlechtigkeit entstanden²⁰⁾. Dafür lassen sich verschiedene

20) Das schließt nicht aus, dass vor dem älteren, getrenntgeschlechtigen Zustand ein noch älterer, hermaphroditischer lag, wie auch Schleip (Geschlechtsbestimmende Ursachen, I. c., S. 173) als möglich annimmt.

Gründe anführen; auch das zytologische Verhalten spricht dafür. Wenn die Hälfte der männlichen Keimzellen von vornherein zur Funktionslosigkeit bestimmt wird, kann das unmöglich ein ursprüngliches Verhalten sein, trotz der „Verschwendung“, mit der Keimzellen gebildet werden; es muss abgeleiteter Natur sein. – Die Möglichkeit für das Zwitterigwerden ist ja stets darin gegeben, dass auch bei Geschlechtertrennung jedes Geschlecht die Anlagen des anderen enthält.

Bei den Blütenpflanzen ist dagegen umgekehrt die Getrenntgeschlechtigkeit sekundärer Natur, phylogenetisch jünger, aus der Zwitterigkeit entstanden. Es geht das ganz deutlich aus der phylogenetischen Stufenleiter hervor, die von einem gemischtgeschlechtigen Moose (z. B. *Funaria*) oder Farne bis zu einer getrenntgeschlechtigen Blütenpflanze führt. Ich erlaube mir, an dieser Stelle nochmals ein Schema (mit unwesentlichen Änderungen) zu bringen, in dem ich an anderer Stelle²¹⁾ die Darstellung der Phylogenie der Geschlechtertrennung bei den „Kormophyten“ zusammengefasst habe. Auf jeder der aufeinanderfolgenden Stufen (I–IV) ist gegenüber der vorhergehenden der (im Schema dick ausgezogene) zwitterige Abschnitt (z) im Entwicklungsgang eingeschränkt, bis er bei der getrenntgeschlechtigen Blütenpflanze ganz geschwunden ist. Für das Einzelne sei auf die erwähnte Darstellung verwiesen. Nur so viel sei noch bemerkt, dass wir Anhaltspunkte haben, dass getrenntgeschlechtige Blütenpflanzen ausnahmsweise wieder auf den zwitterigen Zustand zurückfallen können. Ein solcher Fall von Zwitterigkeit, der vielleicht durch die zwitterigen Stöcke des sonst zweihäusigen *Melandrium*²²⁾ vertreten wird, wäre phylogenetisch mit den Zwittern von *Angiostoma* zu vergleichen.

Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie November 1915.

Über die Rotzellen und ihre Vereinigungen mit anderen Farbstoffzellen in der Haut von Knochenfischen.

Von Prof. E. Ballowitz in Münster i. W.

Mit 8 Textabbildungen.

Die Rotzellen oder Erythrophoren der Knochenfische sind bisher wenig untersucht worden und in ihrem inneren Bau und ihren mannigfachen Variationen fast unbekannt geblieben. Dies erklärt sich wohl hauptsächlich durch die technischen Schwierigkeiten, welche diese Farbzellen ihrem Studium bei Untersuchung mit stärksten

21) Correns, C., Geschlechtsverteilung und Geschlechtsbestimmung (bei Pflanzen). Handwörterb. d. Naturwissensch., IV. Bd., S. 975.

22) Shull, G. H. Reversible sex mutants in *Lycchnis dioica*. Botan. Gaz., Vol. 52 (1911) und The inheritance of sex in *Lycchnis* (ibid. Vol. 49, 1910).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [36](#)

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

Artikel/Article: [Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. 11-24](#)