

Bedürfnis genügt auch die Neubildung eines Kenozoöziums. Immerhin stellt es einen gewissen Grad von Unzweckmäßigkeit dar, daß die Wachstumsrichtung der Knospen so starr festgelegt ist, daß diese nicht in der Lage sind, eine zur Polypidbildung geeignete Stelle aufzusuchen und deshalb statt eines Nährtieres ein Individuum erzielen, das von der Kolonie ernährt werden muß.

Histologische Untersuchungen über die totale Regeneration anzustellen, genügte mein Material nicht; es dürfte aber kaum auf sehr große Schwierigkeiten stoßen, es auf experimentellem Wege zu erzielen, wenn man einzelne Individuen der Kolonie zu verschiedenen Zeitpunkten mit einer feinen Nadel abtötet.

Mehrfach kommt es bei den Chilostomen vor, daß alte Tiere den Polypid rückbilden und die Öffnung mit einer Kalklamelle verschließen. Wir sind über diesen Vorgang, der eigentümlicherweise mit erneuter Knospungstätigkeit an diesen Stellen Hand in Hand gehen kann, noch sehr ungenügend unterrichtet, mit dem Verschuß durch Regeneration eines Kenozoöziums ist er aber unmöglich zu verwechseln.

Shizoporella cecilii bildet übrigens hie und da auch von Anfang an Kenozoözien, ohne daß die Ursache sich immer ermitteln ließe. Manchmal sind es sicher Kontaktreize, die beim Aufeinanderstoßen zweier Wachstumsrichtungen in einer Kolonie oder der Berührung zweier benachbarter Kolonien auf die noch unvollkommen entwickelten Knospen hemmend wirken, obwohl der zur Verfügung stehende Raum genügend wäre ein normales Tier zu bilden, manchmal lediglich Rummangel, Zusammenhänge, die sich ja auch an anderen Objekten beobachten lassen. Daneben aber kommen Fälle vor, wo solche Erklärungen versagen und man zu inneren Ursachen Zuflucht nehmen muß. Ich habe gefunden, daß eine solche Hemmung der Zoözienbildung am Rande einer Kolonie sich in verschiedenen Abstufungen neben einander finden kann. Es kamen da typische Kenozoözien neben solchen vor, die noch ein Rudiment des Sinus besaßen, ohne daß zu erkennen gewesen wäre, daß der übrige Teil der Mundöffnung erst sekundär verschlossen worden wäre und einem Individuum, das seine Öffnung durch eine dünne porentragende Platte nachträglich verschlossen hatte und nur den Sinus noch unverkalkt besaß. Solche Unterschiede werden sich dadurch erklären lassen, daß die hemmenden Reize auf verschieden weit entwickelte Zoözien gewirkt haben.

Das Heterostylie-Problem.

Von G. Tischler.

Durch die experimentellen Untersuchungen Darwin's (1862, 1865, 1877), Hildebrand's (1864, 1867) und anderer Forscher, wie durch die vergleichenden Studien über die Bestäubung ento-

mophiler Gewächse (H. Müller 1873, 1881, Knuth 1898—1905) war seit den 60iger und 70iger Jahren des vorigen Jahrhunderts die Erscheinung der Heterostylie so allgemein bekannt geworden und sie galt den Deszendenztheoretikern seither als ein so schönes Beispiel für allmähliche Entstehung eines Ökologismus, daß sie in alle Lehrbücher, vor allem freilich in der deutschen Literatur, übergegangen ist. Durch Kny's (1880) Wandtafeln, welche den Blüten-Dimorphismus von *Primula* und den -Trimorphismus von *Lythrum* so schön illustrierten, wurden diese beiden Gattungen zudem ein eiserner Bestand des Demonstrationsmaterials für alle einleitenden botanischen und allgemein-biologischen Vorlesungen. Darwinistisch wie Lamarckistisch orientierte Forscher zogen die eben genannten Pflanzen zur Stütze ihrer Theorien heran; die Darwinisten waren sich zunächst freilich noch durchaus bewußt, daß das Auftreten der Varianten selbst als unerklärt hinzunehmen sei und daß die Selektion höchstens den Grad der Heterostylie gesteigert haben könne, während die Lamarckisten von Anfang an die di- resp. trimorphe Ausbildung der Blüten in Beziehung zu zweckmäßig gerichteten Tendenzen seitens des Organismus brachten.

Kein Geringerer als v. Nägeli sagte (1884, p. 158): „Die beginnende Abneigung gegen Selbstbefruchtung bewirkte in den Idioplasmareihen eine Scheidung in zwei Anlagen und infolge der gegenseitigen Abstoßung eine Entfernung dieser Anlagen voneinander oder wenigstens eine Entfernung der entfalteten Organe.“

Über die korrelative Zusammengehörigkeit der Filament-Verlängerung und der Griffel-Verkürzung wie über den umgekehrten Fall der Filament-Verkürzung und der Griffel-Verlängerung waren sich aber alle Deszendenztheoretiker einig, ja sie pflegten auch einige für *Primula* und *Lythrum* beschriebenen Sondererscheinungen entweder für alle Heterostylen zu verallgemeinern oder doch wenigstens in ihnen einen besonders hohen Grad von morphologischer „Anpassung“ zu sehen; einer Vergrößerung der Pollenkörner sollte in derselben Blütenform eine Verkleinerung der Narbenpapillen wie einer Verkleinerung der Pollenkörner eine Vergrößerung der Narbenpapillen entsprechen. Zwar hatte schon Correns (1889) gewarnt, diese Äußerlichkeit als etwas wesentliches zu betrachten, aber die führenden Blütenbiologen nahmen kaum davon Notiz, zum mindesten ließen sie sich nicht auf die daraus zu ziehenden Konsequenzen ein. Und ein Forscher wie Gaston Bonnier (1878, 1884), der in allerdings zum Teil übertriebener Skepsis sich zu den morphologischen Anpassungen überhaupt kritisch stellte, wurde meist gar nicht mehr erwähnt.

Dazu kam noch, daß man seit dem Einsetzen der experimentellen Erbliehkeitsforschung *Primula* und *Lythrum* auch auf ihre genotypische Zusammensetzung hin prüfte und dabei feststellte,

daß die sogenannte „langgrifflige“ Form homozygotisch, die sogenannten „kurz- und mittelgriffligen“ Formen homo- und heterozygotisch sind, somit idioplasmatisch bedingte Differenzen aufweisen (Bateson und Gregory 1905, Barlow 1913).

Gaston Bonnier hatte aber bereits darauf aufmerksam gemacht, und eingehende variationsstatistische Analysen von Gain (1906, 1907) zeigten dann neuerdings, daß der Grad der Heterostylie durchaus nichts genotypisch Bedingtes sei. Gain wies nämlich nach, daß bei *Primula* die zuletzt sich öffnenden kurzgriffligen Blüten im allgemeinen die Tendenz haben, ihre Heterostylie herabzusetzen, während sie bei den langgriffligen wesentlich verstärkt zu sein pflegt. Er fand für *Primula acaulis* brevistyl die Variationsbreite der Distanzen von Narbenkopf zur Anthere zwischen 2—11½ mm (mit dem arithmetischen Mittel 6,96). Für *Primula acaulis* longistyl zwischen 1—8½ mm (mit dem arithmetischen Mittel 5,07), für *Primula officinalis* brevistyl 3—11 mm (arithmetisches Mittel 7,22), longistyl 0—10 mm (arithmetisches Mittel 4,64).

Eigene Untersuchungen zeigten dann (Tischler 1918 b)¹⁾, wie auch während der Entwicklung der Blüte sich die Entfernung von der Narbe zum Antherenende, und damit der Grad der Heterostylie, sehr weitgehend verschiebt, und zwar auch während der Dauer des Stäubens, also zu der Zeit, in der der Pollen von einer Blüte auf eine andere übertragen werden kann. So waren z. B. in einem und demselben Blütenstand folgende Distanzunterschiede bei den stäubenden Blüten zu finden: (Die Pflanzen stammten von Wiesen unweit von Hohenheim.)

Für *Primula elatior* kurzgrifflig:

Ind. I. 2½, 3, 4, 4, 4½, 5 mm.

Ind. II. 5½, 6½, 7, 7, 7, 8, 8 mm.

Ind. III. 4, 5, 5½, 5½, 7, 7 mm.

Für *Primula elatior* langgrifflig:

Ind. I. 0, 3½, 4, 4, 4½ mm.

Ind. II. 2, 3, 4, 4, 4½ mm.

Ind. III. 4, 4½, 4½, 6, 7 mm.

Für *Primula officinalis* kurzgrifflig:

Ind. I. 3½, 4½, 5, 5, 5½, 5½, 5½ mm.

Ind. II. 2, 2, 2½, 3, 4, 6 mm.

Ind. III. 1½, 3, 3, 3½ mm.

Für *Primula officinalis* langgrifflig:

Ind. I. 1½, 1½, 2, 2½ mm.

Ind. II. 4, 5, 5½, 6 mm.

Ind. III. 4, 5, 5½, 6 mm.

1) Siehe auch die von uns (Tischler 1918b) eingehender besprochene Arbeit von Breitenbach (1880), sowie die kurzen hierher gehörigen Angaben bei Erréra (1905), auf die Herr College Bally mich noch freundlichst aufmerksam machte.

Kausalmechanisch sind diese starken Differenzen auf die Tatsache zurückzuführen, daß die Anlagen der Staub- und Kronblätter, wie wir seit Duchartre (1844) wissen, überall eng miteinander verknüpft sind. Betrachtet man die Frage rein onto- und nicht auch phylogenetisch, so könnte man mit Pfeffer (1869) die Corollarlappen selbst als Auswüchse der Staminalhöcker ansehen. Alle Faktoren, die auf die Längenausdehnung des Corollartubus unterhalb der Insertion des Stamina von Einfluß sind, müssen demgemäß auch auf deren Orientierungshöhe entscheidend einwirken.

Die Blütenökologen betonten aber stets bei der Zweckmäßigkeitsbeurteilung der Blüteneinrichtung, daß gerade ein und dieselbe Stelle des Insektenkörpers mit dem Pollen der einen Form gepudert und von der entsprechenden Narbe einer anderen Form berührt werden müßte.

Für *Lythrum Salicaria* waren die Abstände bei gerade gestreckten Filamenten zwischen dem Staubblattende und der Narbe viel regelmäßiger innerhalb einer Blüte als bei *Primula*. Das ist verständlich, da hier die Staubblätter von dem Wachsen der Blumenkronröhre unabhängig sind. Aber hier wieder ist durch mannigfache Krümmungen zur Zeit der Anthese in keiner Weise eine gleiche Höhe aller zu einem Kreise gehörigen Stamina erreicht. v. Kirchner (1911 p. 149) hat das ganz richtig gezeichnet, während die Figur von H. Müller (1873, p. 191, Fig. 64) mir die Sachlage für die Mehrzahl der Blüten zu schematisch erscheinen läßt. Dazu kommt noch die ungleiche Krümmung des Griffels, durch welche die Narbe in verschiedener Stärke herabgebeugt wird. Die Blütenökologen hätten bei der nach ihrer Meinung besonders fortgeschrittenen und künstlichen Anpassung der Blüten an blumenbesuchende Insekten eigentlich in Analogie zu sonstigen „Gesetzmäßigkeiten“ voraussetzen müssen, daß allein ganz bestimmte wenige Tiere eine regelmäßige und legitime Bestäubung veranlassen. Aber die Besucherlisten (etwa bei Knuth II 1, p. 414—416) zeigen das gerade Gegenteil. Eine große Zahl von Käfern, Dipteren, Hemipteren, Hymenopteren und Schmetterlingen finden sich als regelmäßige Besucher ein. H. Müller und Knuth müssen zugeben, daß manche von ihnen nur zwei oder eine von den drei legitimen Bestäubungsweisen möglich machen. (Viele wahrscheinlich auch gar keine!) Tiere der verschiedensten Größenverhältnisse kommen dabei in Frage. An welche hat sich in zweckmäßiger „Gegenseitigkeit“ *Lythrum* nun angepaßt? Etwa gar an die, die nur einen Teil der Bestäubungen richtig ausführen? Eine Bienenart, die H. Müller in erster Linie als rechtmäßigen Besucher in Anspruch nehmen möchte, sah wieder Knuth „merkwürdigerweise niemals, ... trotzdem ich ... zu sehr wiederholten Malen und unter sehr günstigen Bedingungen (Windstille und Sonnenschein) beobachtete“. Ich meine vielmehr, daß die

„Heranzüchtung“ der Blumenform im „Kampfe ums Dasein“ oder die von der Pflanze „angestrebte“ Anpassung an das Insekt beide gerade bei *Lythrum* gleich unwahrscheinlich sind.

Im folgenden wollen wir noch wie für *Primula* eine Anzahl von Messungen geben, die über den Grad der Variationen im Bau der Blüte einige Auskunft bringen könnten (vgl. auch Gaston Bonnier 1884). Dabei sind die zufälligen Krümmungen, die im Moment des Messens vorhanden waren, natürlich voll und ganz berücksichtigt.

Was zunächst die langgriffligen Formen angeht, so betrug der Abstand vom Narbenkopfe bis zur obersten Anthere der „mittleren“ Staubblätter bei je 7 willkürlich herausgegriffenen Blüten von 3 untersuchten Blütenständen zur Zeit des Stäubens für

Ind. I. $1\frac{1}{2}$, $1\frac{1}{2}$, 2, 2, $2\frac{1}{2}$, $2\frac{1}{2}$, $3\frac{1}{2}$ mm.

Ind. II. 2, 2, 3, 3, 4, 5, 5 mm.

Ind. III. 2, 3, 4, 4, ~~4~~, $4\frac{1}{2}$, 5 mm.

Für die mittelgriffligen Formen sind die beiden schon in der Farbe unterschiedenen Sorten des Pollens getrennt zu berücksichtigen. Der Abstand der Narbe von den „größten“ Antheren (mit grünem Pollen) betrug, wenn ich wieder nur die nächststehenden Staubblätter ins Auge faßte, für

Ind. I. 1, 1, 2, 2, 2, 3, 3 mm.

Ind. II. 0, 1, 1, 1, 2, 2, 3 mm.

Ind. III. $1\frac{1}{2}$, 2, 3, 3, 3, 4, $4\frac{1}{2}$ mm.

Desgleichen für die höchststehenden der „kleinsten“ Stamina (mit gelbem Pollen) für

Ind. I. 2, 3, 3, 3, 3, 5, 5 mm.

Ind. II. 3, 4, 5, 5, 5, 6, 6 mm.

Ind. III. $\frac{1}{2}$, 1, 2, 2, 3, 3, 4 mm.

Endlich für die kurzgriffligen Formen waren die Distanzen für die „größten“ Antheren (mit grünem Pollen) bis zur Narbe bei

Ind. I. $4\frac{1}{2}$, 6, $6\frac{1}{2}$, 7, 7, 7, 8 mm.

Ind. II. 5, 5, 6, 6, 6, 7, 7 mm.

Ind. III. $3\frac{1}{2}$, 6, 6, 7, 7, 7, 7 mm.

Und für die „mittleren“ Antheren (mit gelbem Pollen) maßen die Entfernungen bis zur Narbe bei

Ind. I. $1\frac{1}{2}$, $1\frac{1}{2}$, 2, 2, 3, 3, 3 mm.

Ind. II. $\frac{1}{2}$, 1, 2, 2, 2, 3, 3 mm.

Ind. III. 1, 2, 2, 2, 3, 3, 4 mm.

Der faktische Grad der Heterostylie war also auch hier innerhalb der gleichzeitig stäubenden Blüten einer Infloreszenz ein verschiedener, wenn die Differenzen auch anders zustande gekommen sind wie bei *Primula*. Die Pflanzen stammten vom Rande eines kleinen Wassertümpels unweit Hohenheims, nur das langgrifflige

Individuum unter I aus dem Hohenheimer botanischen Garten, wo die Pflanze auf völlig trockenem Boden nicht besonders „optimal“ wuchs.

Planmäßige Experimente über den Festheitsgrad der Heterostylie standen noch völlig aus. Zu diesem Zwecke habe ich mit der leicht zu kultivierenden Gattung *Primula* experimentiert. Gut entwickelte Exemplare von *Pr. sinensis*, *obconica*, *elatior* und *officinalis* wurden nach Anlegung der Blütenstände völlig entblättert, auch etwaige schon weiter entwickelte Blüten entfernt und in einem völlig dunkeln Verschlag dem Etiolement ausgesetzt²⁾. (Das folgende ausführlich bei Tischler 1918 b). Es zeigte sich ganz klar, daß durchweg in den kurzgriffligen Formen der Grad der Heterostylie beträchtlich zurückgegangen war, ja ganz verschwunden sein konnte, während in den langgriffligen die Entfernung der Narbe von dem Antherenende aufs äußerste gesteigert war. Oft konnte dabei der Narbenkopf weit aus der Blütenöffnung herausragen, auch war mitunter seine Form weitergehend verändert. Hier in unserm Experiment war unbedingt Nahrungsmangel als Grund der so seltsamen Phänotypen zu erkennen. Wie wir seit v. Vöchting (1893) wissen, kann besonders die Blumenkrone in ihrer Entwicklung unter dem Nahrungsmangel leiden³⁾. Da aber bei *Primula*, die die gleiche Hemmung aufweist, die Staubblätter an dem Tubus der Corolle festgewachsen sind, wird nun in der kurzgriffligen Form bei schwächer entwickelter Corollarröhre und gut ausgebildetem Griffel dieser bis nahe oder bis ganz zur Insertionsstelle der Stamina heranwachsen können, während in den langgriffligen Formen aus dem gleichen Grunde die Entfernung noch wesentlich verstärkt wird.

Aber festhalten wollen wir daran, daß die genotypische Konstitution trotz dieser so verschiedenen Phänotypen doch eindeutig bestimmt, ob die Antheren oder die Narbe in der Blüte höher reichen. Eine willkürliche Umkehr gelang in diesem Falle nicht, gelegentliche Funde, besonders oft z. B. bei *Primula obconica*, bei der auch genotypisch langgrifflige Formen kurzgrifflige Blüten auf-

2) Molisch (1918, p. 264) gibt an, daß blühende Individuen von *Pr. sinensis* und *obconica*, wenn sie aus vollem Sonnenlicht ins diffuse gebracht werden, niemals ihre schon entwickelten Blütenknospen sich mehr öffnen lassen. In unseren Versuchen gelang, wie im Text näher ausgeführt ist, das Öffnen der Knospen sogar in völliger Dunkelheit, wenn sämtliche geöffneten Blüten entfernt waren. (Anm. b. d. Korrektur.)

3) Herr Geheimrat v. Goebel hatte die Freundlichkeit mich darauf aufmerksam zu machen, daß v. Vöchting selbst allerdings bei der von ihm nachgewiesenen Reduktion der Blumenkrone unter dem Einfluß der unzulänglichen Lichtmengen weniger an rein trophische Ursachen, als vielmehr wohl noch an kompliziertere Reizwirkungen gedacht hat. Sagt er doch ausdrücklich (p. 202) „Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich hier noch um andere Dinge, als um die Zufuhr bestimmter Nährstoffe“. (Anm. b. d. Korrektur.)

wiesen, ließen meist eine stattgehabte sekundäre Entwicklungsstörung der Fruchtblätter als Ursache erkennen (vgl. auch für unsere wildwachsenden Primeln besonders Breitenbach 1880).

Weit bedeutender noch war die Umgestaltung der Narbenpapillen. Anatomische Betrachtung hatte mir schon für *Primula* wie für *Lythrum* (Tischler 1918a u. b) gezeigt, daß die Papillen als Endzellen von besonderen Reihen langgestreckter Zellen ausgebildet sind, die besonders für die Leitung von Nährstoffen in Betracht kommen. Die Form der Epidermis ist hier offenbar osmophotisch bedingt (Küster 1916). Und speziell bei *Lythrum* konnten wir feststellen, daß auch gewissen Epidermiszellen, die ökologisch ganz ohne Bedeutung sind, ähnliche Papillenformen bei starkem Nährstoffzufluß aufgezwungen wurden.

In den bei Lichtabschluß hungernden Individuen von *Primula* fand sich nun, daß die Papillenzahl sich beträchtlich unterhalb der normalen Größe entwickeln konnte. Trotzdem waren die Narben offenbar befruchtungsfähig, wie das gelegentliche Hineinwachsen von Pollenschläuchen bewies. Ich nahm zahlreiche Messungen von Papillenzahlen vor (immer je 25 aus einer Blüte) und stellte so die Variationsbreite fest. Sie war bei den hungernden Individuen weitgehend nach der Minusseite, ja im Extrem selbst bei den langgrifflichen unter die Variationskurve der normalen kurzgrifflichen hin, verschoben. Ich führe von meinen Messungen z. B. an

für *Primula sinensis* langgrifflich:

56, 60, 64, 64, 66, 66, 66, 67, 68, 69, 71, 75, 77, 78, 81, 82, 82, 83, 87, 87, 90, 90, 95, 101, 104 μ ;

für *Primula sinensis* kurzgrifflich:

34, 35, 35, 35, 39, 40, 41, 41, 41, 42, 42, 44, 44, 44, 45, 45, 45, 45, 47, 48, 53, 54, 54, 55 μ .

Etiolierte langgriffliche *P. sinensis* hatte z. B. (bei stäubendem Pollen), um einen extremen Fall herauszugreifen, in einer Narbe Papillenzahlen von

22, 23, 25, 27, 27, 29, 30, 30, 30, 30, 30, 30, 31, 32, 33, 33, 34, 35, 35, 36, 36, 37, 38, 39, 40 μ .

Noch ausgeprägter ist bei normalem Wachstum die Papillen- (resp. „Haar“)-Differenz lang- und kurzgrifflicher Formen für *Primula elatior*; z. B. für ein langgriffliches Exemplar waren die Masse: 96, 120, 129, 135, 141, 150, 156, 162, 162, 165, 168, 171, 171, 174, 174, 174, 174, 177, 180, 180, 189, 189, 192, 210 (2zellig), 219 (2zellig) μ .

Desgleichen für ein kurzgriffliches Exemplar:

33, 35, 35, 36, 36, 36, 37, 38, 38, 38, 38, 38, 40, 42, 43, 44, 44, 45, 45, 45, 47, 47, 47, 50, 51 μ .

In kleistopetal gebliebenen Blüten der langgriffligen Form, die trotzdem schon stäubenden Pollen aufwiesen, ergab sich wieder im Extrem z. B. die folgende Kurve:

27, 27, 28, 29, 30, 30, 31, 32, 32, 33, 33, 33, 33, 34, 34,
34, 35, 35, 36, 36, 36, 37, 38, 38, 38 μ .

Kurzgrifflige Individuen, welche etioliert gehalten wurden, hatten fast die gleiche Variationsbreite. Der Unterschied, der sonst hier so sehr hervortrat, war also fast ganz verwischt; z. B.

27, 28, 29, 30, 30, 30, 32, 32, 32, 33, 33, 33, 33, 34, 34,
34, 34, 35, 35, 36, 37, 37, 38, 38, 39 μ .

Im Prinzip gleiches zeigten auch die andern Primeln, die ich auf das Verhalten der lang- und kurzgriffligen Formen hin vergleichend untersuchte: die kurzgriffligen wurden weniger stark als die langgriffligen in ihrer Papillenverkleinerung beeinflusst.

Also das von den Blütenökologen für *Primula* als charakteristisch angesehene und anscheinend genotypisch bedingte Merkmal des Unterschiedes in den Papillenlängen ist nur phänotypisch.

Für *Lythrum* kann man das feststellen, ohne besondere Experimente anzusetzen (Tischler 1918 a): wir brauchen nur eine genügende Anzahl von lang-, mittel- und kurzgriffligen Blüten auf ihre Narbenpapillenlängen zu messen und wir sehen, daß der seit H. Müller (1873) postulierte konstante Größenunterschied gar nicht existiert. Es gibt kurzgrifflige Individuen, die aus der freien Natur geholt, durchweg viel längere Papillen haben als manche langgrifflige. An anderer Stelle (1918 a, p. 183) gab ich nach Material, das ich in Ostpreußen untersucht hatte, eine Tabelle, aus der dies klar hervorging. Zählte ich die Summen der gemessenen Papillen aus allen 3 Formen zusammen, erhielt ich die folgende Kurve, wobei jede Größenklasse um 2 „Teilstriche“ von der vorhergehenden sich unterschied:

3, 27, 35, 43, 78, 50, 54, 28, 21, 16, 5,

somit eine der binomialen ähnliche mit einem Hauptgipfel. Der Nebengipfel von 54 tritt gegenüber der 78 stark zurück. Die Papillenlängen variierten dabei von 12–33 Teilstrichen, deren je zwei 7,15 μ voneinander entfernt waren.

Gar nicht mit der Narbenpapillenlänge ist ferner die Pollenkorngröße korrelativ verknüpft. Der Unterschied der Pollenkörner ist bei den beiden Formen von *Primula*, wie das schon die ersten Untersucher sahen, sehr ausgeprägt. Für *Pr. sinensis* maß ich als mittlere Durchmesser an lebendem Material 20–25 resp. 38–41 μ , für *Pr. obconica* desgleichen ca. 18 resp. 26 μ , für die einheimischen Primeln: *Pr. elatior*, *officinalis* und *acaulis* 20–26 resp. 30–37 μ . Ein Versuch, diese Größenunterschiede ökologisch zu verwerten, ging von Delpino aus (1867). Er glaubte, daß die größeren Körner der langgriffligen Form auch wegen ihres größeren Zellinhalts

längere Schläuche bilden könnten als die kleineren der kurzgrifflichen und so besser an die längeren Griffel „angepaßt“ wären. Die Hypothese vermochte aber nicht zu erklären, wieso denn auch die größeren Pollenkörner auf den Narben der kürzeren Griffel weniger gut auskeimten als die kleineren. Correns (1889) bewies ferner, daß überhaupt das Tatsächliche an Delpino's Hypothese falsch war, weil beide Pollenformen in gleicher Zeit ungefähr gleich lange Schläuche trieben, nur waren die aus den größeren Körnern hervorgehenden dicker als die aus den kleineren. Jüngst hat auch Dahlgren (1916) bei Nachuntersuchung der Correns'schen Resultate ebenfalls die verschiedene Dicke der Pollenschläuche als einzigen Unterschied beobachtet.

Die Größendifferenzen der Pollenkörner werden offenbar entgegen denen der Narbenpapillen auch unter veränderten Außenbedingungen sehr weitgehend festgehalten. Wenigstens blieben sie es unter der sehr extremen Nahrungsveränderung unserer Verdunkelungsversuche. Außer tauben Körnern, für die die Nährstoffe nicht mehr gereicht hatten, fand sich nämlich stets eine größere Zahl von vollkommen normalen vor, welche in ihren charakteristischen Größenunterschieden von denen der unbeeinflußt gewachsenen Blüten in keiner Weise differierten. Wo wesentliche Störungen von der Norm auftraten, da hatte der Pollen offenbar eine erst noch genauer cytologisch zu prüfende Sonderentwicklung gehabt. Denn wir sahen, vor allem bei *Pr. sinensis*, Riesenzellen, die gegenüber einem durchschnittlichen normalen Durchmesser der langgrifflichen Form von 20–25 μ bis auf 43 oder 53 μ angestiegen waren. Irgend ein Parallelismus zwischen dieser Größenzunahme und der gleichzeitigen Größenabnahme sämtlicher Narbenpapillen existierte indes absolut nicht.

Aber ein anderes Problem fällt uns bei der morphologischen Betrachtung der Pollenkörner von *Primula* noch auf. Wenn wir etwa Dahlgren's (1916) schöne cytologische Bilder von den beiden Pollenkorntypen der *Pr. officinalis* miteinander vergleichen, so sehen wir, daß der Pollen der langgrifflichen Form deutlich kleinere Kerne als der der kurzgrifflichen hat. Sollte wirklich der genotypische Unterschied dieser beiden Formen auch hier konstante morphologische Differenzen bedingen? Dahlgren hat seine Zeichnungen bei einer Vergrößerung von 1450 resp. 1300 ausgeführt. Berücksichtigen wir das, so erhalten wir bei Nachmessungen an den Figuren für

den größten Pollen:

Gesamtdurchmesser 26,9 μ

vegetativ. Kerndurchmesser 6,9 μ

generativ. Kerndurchmesser 3,3 μ

den kleinsten Pollen:

Gesamtdurchmesser 16,5 μ

vegetativ. Kerndurchmesser 3,1 μ

generativ. Kerndurchmesser 2,7 μ .

Der vegetative Kern hat also das eine Mal mehr als doppelt so großen Diameter als das andere Mal. Darum betonte ich (1918 a p. 169) die Notwendigkeit einer Nachuntersuchung, um so mehr als Dahlgren seine Bilder ohne Rücksicht auf diese Frage gezeichnet hat. Aber ich kann jetzt die Richtigkeit der Figuren des schwedischen Autors nur bestätigen, wie z. B. folgende Messungen bei meinem Material von *Primula elatior* ergeben:

Bei dem größten Pollen:	Bei dem kleinsten Pollen:
Gesamtdurchmesser 26,4 μ .	Gesamtdurchmesser 15,4 μ .
vegetativ. Kerndurchmesser 5,1 μ .	vegetativ. Kerndurchmesser 2,8 μ .
generativ. Kerndurchmesser 3,6 μ .	generativ. Kerndurchmesser 2,4 μ .

Und doch sind hierbei zufällig nur Extremvarianten gewählt. In ganz demselben Material von stäubendem Pollen, der auf den Narben ausgeschüttet war, konnte ich z. B. auch folgende Zahlen finden:

Bei dem größten Pollen:	Bei dem kleinsten Pollen:
Gesamtdurchmesser 25,5 μ .	Gesamtdurchmesser 16,6 μ .
vegetativ. Kerndurchmesser 6,5 μ .	vegetativ. Kerndurchmesser 5,3 μ .
generativ. Kerndurchmesser 3,4 μ .	generativ. Kerndurchmesser 2,7 μ .

Das bedeutet aber, daß bei dem kleineren Pollen der vegetative Kern genau dieselbe Größe haben kann als anderswo bei dem größeren. Auch für den generativen habe ich noch Zahlenwerte gesehen (hier waren gerade die zugehörigen vegetativen Kerne offenbar nicht im größten Durchmesser getroffen), die auf 3—3,5 μ kamen, also denen des größten Pollens entsprachen⁴⁾.

Es wäre müßig, lange Zahlenreihen zu geben und die Variationsbreite exakt zu bestimmen. Die Hauptsache ist ja für uns, daß wir schon nach kurzem Suchen Zahlen bekommen, die aufs klarste beweisen, daß die Kerngrößen zwischen den verschiedenen Pollenkornsorten nicht spezifische Unterschiede haben, also etwa nicht alle größeren Pollenkörner immer größere Kerne besitzen als alle kleineren. So aber sind wir berechtigt, von trophischen Unterschieden zu sprechen, ebenso wie das schon Dahlgren (1916) wollte und Stevens (1912) für andere Heterostyle (*Fagopyrum*, *Houstonia*) an Chromosomengrößen ausführte. Bei Nicht-Heterostylen sind manchmal die Pollenkörner einer einzigen Anthere

4) Merkwürdig ist, daß sowohl Dahlgren's wie meine Messungen an fixiertem Material für den stäubenden *Primula*-Pollen soviel kleinere Werte geben als wir und andere an lebendem in Wasser liegendem Pollen maßen. Die Fixierungsflüssigkeit muß offenbar stark kontrahierend gewirkt haben. Ferner ist noch zu unseren Messungen zu bemerken, daß die Zahlenwerte darum recht anfechtbar sind, weil ich als idealen Durchmesser die halbe Summe von zwei aufeinander senkrechten Durchmessern wählte und die Kerne sich hier recht oft beträchtlich von Kugeln entfernten. Die Zahlen dürfen also von vornherein nur als Annäherungswerte betrachtet werden.

weit stärker in ihren Größenverhältnissen unterschieden. Das sah ich sehr ausgesprochen s. Zt. bei *Musa* (Tischler 1910), aber auch z. B. bei der Leguminosengattung *Cassia*.

Anders als *Primula* verhält sich *Lythrum* insofern, als hier ja immer an einem und demselben Individuum zwei Sätze verschiedener Pollenkörner sich vorfinden (Tischler 1917 b). Dabei interessieren die mittel- und kurzgriffligen Formen besonders, weil in ihnen sich die beiderlei Pollenkornsorten auch in der Farbe und chemischen Zusammensetzung ihrer Reservestoffe unterscheiden. Die größten sind nämlich grün und führen dauernd, also bis zur Reife, Stärke als Reservestoff, die mittelgroßen resp. kleinen sind gelb gefärbt und besitzen die Stärke nur vorübergehend, um sie dann zu einfachen Kohlehydraten abzubauen und in Fett überzuführen. Ich wies diese bisher völlig unbekannt gebliebene Tatsache ausnahmslos an Individuen ganz entfernter Standorte in Braunschweig, Ostpreußen und Württemberg nach.

Die gelben Pollenkörner sind gegenüber den grünen als durch „Hemmungsbildung“ entstanden aufzufassen, etwa im gleichen Sinne, wie auch in kleistogamen Blüten (v. Goebel 1904) einzelne Teile gehemmt sind und doch in mancher Beziehung „vorgeschritten“ erscheinen. Denn die chemische Umsetzung der Stärke in Fett ist verglichen mit dem Beharren auf dem Stärkestadium eine entschiedene Stoffwechselförderung. Es ließ sich zeigen, daß die großen das Stärkestadium festhaltenden Pollenkörner eine besonders starke Nährstoffzufuhr besitzen, denn gegenüber den Zufuhrwegen zu dem Fettpollen sind die Leitungsbahnen in den Filamenten hier erheblich stärker ausgebildet und speziell die Zahl der Gefäße resp. Tracheiden ist auf das 3—4fache erhöht. Daß es sich um einfache Modifikationen des Pollens handelt, zeigt auch wieder die Betrachtung der 24 haploiden Chromosomen resp. der Kerne. Diese sind nämlich in beiden Pollenkornsorten von ziemlich gleicher Größe, wie folgende willkürlich herausgegriffene Beispiele beweisen mögen (Tischler 1918a, p. 168): Es handelt sich im nachfolgenden um Pollen einer mittelgriffligen Form.

Bei den größten <i>Stamina</i> :	Bei den kleinsten <i>Stamina</i> :
I. Durchmesser des Pollens 34 μ .	Durchmesser des Pollens 18,5 μ .
Durchmesser des vegetativen	Durchmesser des vegetativen
Kerns 5,5 μ .	Kerns 5,4 μ .
Durchmesser des generativen	Durchmesser des generativen
Kerns 4,3 μ .	Kerns 3,9 μ .
II. Durchmesser des Pollens 33,2 μ .	Durchmesser des Pollens 18 μ .
Durchmesser des vegetativen	Durchmesser des vegetativen
Kerns 6,2 μ .	Kerns 6,3 μ .
Durchmesser des generativen	Durchmesser des generativen
Kerns 4,9 μ .	Kerns 4,5 μ .

III. Durchmesser d. Pollens 32,8 μ .	Durchmesser des Pollens 17,5 μ .
Durchmesser des vegetativen Kerns 5,4 μ .	Durchmesser des vegetativen Kerns 4,5 μ .
Durchmesser des generativen Kerns 4,1 μ .	Durchmesser des generativen Kerns 3,3 μ .

Die Massenzunahme der größeren Pollenkörner ist also im wesentlichen auf den Zellinhalt außerhalb der Kernsubstanz zurückzuführen. Aber wir sehen doch auch wieder zwischen den Kernen Unterschiede von 3,3—4,9 μ für die generativen, von 4,5—6,3 μ für die vegetativen Kerne.

So eigenartig also auch die Sonderung des *Lythrum*-Pollens sein mag, mit dem Heterostylieproblem direkt hat sie nichts zu tun. Insbesondere darf auch die Tatsache, daß der Stärkepollen bei *Lythrum* in etwas höherer optimaler Zuckerkonzentration keimt als der Fettpollen (Pfundt 1910), nicht mit der „legitimen“ oder „illegitimen“ Bestäubung und ihrer Folgen in direkten Zusammenhang gebracht werden. Denn gleich bei *Primula* fehlen derartige Unterschiede ganz. Auch die nahe verwandte Gattung *Lagerstroemia* zeigt ebenfalls eine Differenzierung in verschieden gefärbten Pollen innerhalb einer und derselben Blüte und dabei keine Heterostylie. Zudem können bei einzelnen ihrer Spezies wie bei *L. indica*, bei der das schon Darwin (1865, p. 177) sah, an Stelle der normalen fünf langen Staubblätter, deren Antheren grünen Pollen besitzen, und der 19—20 kürzeren mit gelbem Pollen, auch nur 1—4 lange Stamina dasein, und in ihnen kann der grüne Pollen ganz oder zum Teil durch gelben ersetzt werden. „One anther offered the singular case of half, or one cell being filled with bright green, and the other cell with bright yellow pollen.“ Und Harris (1909) fand bei einer Untersuchung nach variationsstatistischen Methoden in den einzelnen Jahren größere Differenzen, was auch auf Abhängigkeit von äußeren Einflüssen hindeutet.

Die Heterantherie von *Lythrum* und *Lagerstroemia* ist somit eher der bei der Capparidacee *Cleome* zu vergleichen, die ich in Südarabien zu untersuchen Gelegenheit hatte, oder der der Leguminose *Cassia*, die ich in Java und Ostafrika studierte (Tischler 1917b). Die mannigfachen Abstufungen auch in der Tauglichkeit des Pollens für die Befruchtung, die wir kausal aufzuhellen uns bemühten und die mit der Heterantherie speziell bei *Cassia* verknüpft sind, haben manche ökologische Deutung erfahren, aber mit unserem zur Diskussion stehenden Problem hängen sie sicher nicht zusammen⁵⁾.

5) In diesem Zusammenhange darf ich vielleicht noch besonders auf die Befunde von Burck (1902) hinweisen, wonach bei der „didynamen“ *Torenia Fournieri* die kleinen Staubblätter normal geschlossen bleiben und bei der Reife einen Pollen enthalten, der wasserreicher ist, als der aus den sich öffnenden Antheren der langen

So wäre denn auch *Lythrum* mit *Primula* direkt vergleichbar und die genotypischen Unterschiede der verschiedenen Blütenformen sind äußerlich nicht mit der Differenzierung in zweierlei Pollensorten in Zusammenhang zu bringen.

Es mußte eigentlich schon stutzig machen, daß immer nur von Größenunterschieden der Pollenkörner bei den verschiedenen Formen der Heterostylen gesprochen und daß in den Fruchtblättern nur auf die Narbenpapillen Bezug genommen wurde. Man hätte von vornherein erwarten können, daß auch die Samenanlagen resp. die Embryosäcke entsprechende Unterschiede zeigen müßten. Diese Frage ist von Dahlgren (1916) noch speziell für *Primula*, von mir (1917a) für *Lythrum* verfolgt worden mit dem Resultat, daß hier sehr weitgehende Größendifferenzen innerhalb eines einzigen Fruchtknotens, nicht aber zwischen den verschiedenen Formen vorhanden sind. Hier tritt der trophische Charakter des Ganzen ohne weiteres zutage.

Wie die anderen Heterostylen sich verhalten, muß noch näher untersucht werden. Schon Darwin (1877) wies darauf hin, daß hier die für *Primula* und *Lythrum* gegebenen Beziehungen zwischen Pollenkorn- und Narbenpapillengröße nicht zuzutreffen pflegen. So hat *Linum grandiflorum* (p. 71) in beiden Blütenformen gleich große Pollenkörner und eine sehr ausgesprochene Variabilität der Papillengröße (p. 220). So hat *Linum perenne* (p. 79) keine Differenzen in der Größe der Narbenpapillen, dagegen variiert der Pollen sehr an Größe; auch bei *Polygonum Fagopyrum* (p. 97) oder *Pulmonaria officinalis* (p. 98) sind die Narben beider Formen annähernd gleich beschaffen. (Siehe auch die Zusammenstellung bei Darwin p. 216.)

Entwicklungsgeschichtlich ist in Hinsicht auf das Heterostylie-Problem in neuester Zeit wohl nur *Pulmonaria* kurz untersucht worden. Herr Kollege Bally-Basel schreibt mir nämlich, daß er diese Pflanze vor einigen Jahren studiert und seine Resultate in einem Résumé (1909) eines s. Z. gehaltenen Vortrages niedergelegt habe. Die wichtigste von ihm gefundene Tatsache ist folgende: „Die kurzgrifflige Form ist in jugendlichen Zuständen langgrifflig

Staubblätter. Diese Differenz im Wassergehalt ist nun für die seimonastisch reizbaren Narbenlappen insofern von Wichtigkeit, als der trockenere Pollen der größeren Staubblätter den Zellen so viel Wasser bei der Bestäubung zu entziehen vermag, daß das normal sonst bald eintretende Wiederöffnen der Narbe dauernd verhindert wird. Wird der Pollen aus den größeren Staubblättern vorher befeuchtet, so verhält er sich wie der aus den kleineren, und die Narbe kann sich nach Belegen mit ihnen bald wieder öffnen. Läßt man umgekehrt den Pollen aus den kleineren Staubblättern an der Luft trocknen, so hat er die nämlichen Wirkungen wie sonst der aus den größeren. Ein Unterschied bezüglich der Befruchtungstüchtigkeit besteht aber zwischen den beiden Pollensorten nicht. (Vgl. auch die allerdings etwas zu kurze Darstellung bei Jost 1908, p. 617.)

und die Kurzgrifflichkeit kommt nicht durch ein Zurückbleiben im Wachstum des Pistills, sondern durch ein stärkeres Wachstum der Krone und der weiter oben an der Krone inserierten Stamina zustande.“⁶⁾ Wir sehen somit ähnlich, wie wir das bei *Primula* fanden, daß das Blumenkronwachstum für den Grad der Heterostylie der wichtigste Faktor sein kann. Eine experimentelle Beeinflussung des Phänotypus ist damit auch hier durchaus wahrscheinlich geworden, genau wie wir das bei *Primula* erreichten.

Was bleibt nun noch von dem Heterostylie-Problem übrig, nachdem wir die morphologischen Daten als relativ unwesentlich erkannt haben? Sehen wir doch den Grad der Heterostylie ebenso leicht modifikabel wie die Länge der Narbenpapillen, wenn auch nicht damit in korrelativer Verknüpfung im Sinne der Blütenökologen, und sehen wir doch auch, wie die Pollenkörner ein von beiden ganz unabhängiges Verhalten zeigen. Es bleibt einmal neben der Tatsache, daß überhaupt unter gleichen äußeren Faktoren genotypisch bedingte ungleich große Filamente resp. Pollenkörner und Griffel bei den verschiedenen Formen existieren (obgleich dies ökologisch überschätzt wurde), das Faktum, daß der Pollen bei Kreuzbefruchtung besser keimt als bei Autogamie, und es bleiben die bereits von Darwin erkannten Funde, daß bei eventueller Selbstbefruchtung die Nachkommen schwächer sind als bei Kreuzbefruchtung⁷⁾.

Aber beides kennen wir auch von Nictheterostylen, also „brauchte“ eigentlich eine Heterostylie nicht vorhanden zu sein. Durch die partielle Selbststerilität wäre der von der Natur „angestrebte Zweck“ (im Sinne der Teleologen gedacht) ja schon genügend gewährleistet gewesen. Der unter normalen Außenfaktoren so scharf ausgeprägte phänotypische Dimorphismus ist also wie wohl die meisten anderen Blütenanpassungen nur als „Luxusanpassung“ zu bewerten und kann darum kaum selektionistisch, auch nicht im Sinne der neueren Homomerie-Erklärung (Plate 1913, p. 169, Ziegler 1918) herangezogen sein. Wir erfahren schon von Darwin, daß bei *Lythrum* die beiderlei Pollenkornsorten einer und derselben Blüte nicht in gleicher Weise für die Selbstbefruchtung unwirksam sind. Und wir dürfen daraus schließen, daß in

6) Auch für *Oxalis floribunda* machte sich nach Bally der tristyle Charakter erst kurze Zeit vor dem Aufblühen bemerkbar, also genau wie das nach Breitenbach's (1880) und unseren Funden (Tischler 1918b) bei *Primula* und nach seinen eigenen Daten bei *Pulmonaria* zu beobachten ist.

7) In der Übersetzung von Carus findet sich (p. 133) hierbei ein sinnstörender Druckfehler; es muß bei IV „illegitime Verbindungen“ heißen: „15 Blüten mit den längsten Staubfäden der kurzgrifflichen Form befruchtet“. Dafür steht „mittelgrifflichen“. Ich erwähne das besonders, weil Kny (1880, p. 155) diesen Druckfehler in die Erklärung zu seinen Wandtafeln mit übernommen hat.

ihnen ein in verschiedenem Grade ausgebildeter Chemismus entstanden ist, der einer erfolgreichen Selbstbefruchtung entgegenwirkt. Mit anderen Worten, diese Chemismen bei *Lythrum* sind nur als Modifikationen und somit nicht in gleichem Sinne wie bei Correns' (1912) selbststerilen Cardamine-Individuen zu denken, wo sie für die Pollenkörner aller Antheren eines homozygoten Individuums gelten. Eher würde hiermit schon der monomorphe *Primula*-Pollen übereinstimmen können. Für *Lythrum* würde Jost's (1907) Hypothese bis auf weiteres zur Erklärung des Illegitimitätsproblems genügen, daß in den verschiedenen Griffelformen nur verschiedene Konzentrationen eines und desselben Stoffes vorhanden wären. Sie könnten ja z. B. in ähnlicher Weise durch die verschiedene Wasserversorgung mit beeinflußt sein wie die Versorgung des Pollens mit Reservestoffen bei *Lythrum*. Und würde in diesem Sinne ein Verständnis für letztere Gattung erreicht werden, so wäre nach Analogie zu erwarten, daß auch bei den heterostylen Individuen mit monomorphem Pollen ähnliche Quantitätsdifferenzen zwischen den Körnern der verschiedenen Formen vorhanden wären, um so mehr als bei manchen von ihnen, wie gerade bei *Primula*, der Grad der Fertilität bei Autogamie noch ein beträchtlich höherer ist als bei *Lythrum*. Sehr interessant und vielleicht mit unserem Falle vergleichbar sind die Angaben Baur's (1917, p. 301), daß gewisse Sippen von *Antirrhinum latifolium*, *A. tortuosum* u. a. im ersten Lebensjahr selbststeril, im zweiten selbstfertil sein können. Untersucht sind aber nach Baur diese Dinge noch sehr wenig.

Die Betrachtung des Heterostylie-Problems kann uns ein besonders instruktives Beispiel dafür sein, daß morphologisch konstruierte Ökologismen nur für ganz zufällige Außenbedingungen zu gelten brauchen. Für die Entstehung der Ökologismen, für welche Reinke (1918) in seinen programmatischen Forderungen neuerdings experimentelle Klarlegung verlangt, muß in jedem einzelnen Falle festgestellt werden, ob bei Veränderung der Außenbedingungen ein Erhaltenbleiben des postulierten nützlichen Zusammenwirkens der Organe besteht oder nicht. Nur sofern dies tatsächlich zu beobachten ist, und sofern der Nutzen des Ökologismus experimentell beweisbar erscheint, dürfen wir von primären Zweckmäßigkeiten reden. Solche primären Ökologismen sehe ich z. B. in dem genotypisch bedingten Auftreten gewisser physiologisch-chemischer Schutzmittel, wie sie Stahl (1888) zuerst experimentell feststellte (s. a. die neuesten daran anknüpfenden Forschungen von Benecke 1918), solche kann man auch unbedenklich annehmen, wenn das Variieren der Struktur in einer Weise konform den Außenbedingungen geht, daß wieder eine neue Zweckmäßigkeit entsteht. Auch hier verdanken wir Stahl (1883) z. B. bei der Aufhellung der Modifizierbarkeit der Struktur der Laub-

blätter in verschiedenen Sonnen- und Schattenformen mit die ersten experimentellen Daten.

Ich bin aber schon jetzt der Überzeugung, daß speziell die meisten der von den Blütenbiologen aufgefundenen Ökologismen primäre nicht darstellen. Für die kleistogamen Blüten hat es bekanntlich als erster v. Goebel (1904) gezeigt. Hier handelt es sich um reine Hemmungsbildungen, welche sich experimentell hervorrufen lassen. Und v. Goebel's Schülerin Helene Ritzerow (1908) hat uns noch manche wertvollen Einzelheiten über den Bau und die Befruchtung solcher Blüten geschildert. Von einem „gegenseitigen Anpassen“ zwischen Blume und Tier dürfte man eigentlich auch nicht sprechen⁸⁾ oder doch höchstens in dem Falle der Selektion bei der hier erst noch zu beweisenden Homomerie (Plate 1913, Ziegler 1918), wenn eine gewisse Organisationshöhe einmal erreicht war. Nur hier könnten die Insekten als „unbewußte Blumenzüchter“ betrachtet werden, während die ganze Entwicklungsrichtung der Blüte, die schon bis zu dieser Höhe eingeschlagen war, wohl sicherlich nicht vom Tier abhing. Vielmehr haben sich aller Wahrscheinlichkeit nach die Blüten unabhängig von den Bestäubern entwickelt wie es ihr Idioplasma, ihre spezifische Struktur (Klebs) und die auf sie einwirkenden klimatischen Außenfaktoren forderten. Die Insekten suchten darauf, was sie erreichen und verwerten konnten, zur Nahrung zu nehmen. Genau wie wir nicht mehr von einer Anpassung der Pflanzen an Ameisen (bei *Cecropia*, *Hydnophytum* etc.) sprechen, genau so, wie wir nicht sagen, unsere Kulturpflanzen haben sich an den Menschen angepaßt (höchstens könnte man hier gewisse Sekundärererscheinungen, wie Schwächung des Fortpflanzungsvermögens oder ähnliches in diesem Sinne deuten), so auch bei den Blüten und Insekten. Und nur so darf wohl *Primula* als Typus einer „Hymenopteren-Blume“ angesehen werden, während *Lythrum* dagegen sich noch auf einer „niederen Anpassungsstufe“ befindet und als eine Blume mit „vollständig geborgenem Nektar“ von zahlreichen Insekten aus den verschiedensten Klassen bestäubt wird (v. Kirchner 1911). Freilich ein Unterschied wäre noch der, daß bei dem Verhalten zwischen Pflanze und Ameise sowie zwischen Pflanze und Mensch den Pflanzen kein direkter Nutzen erwächst, dagegen durch die Bestäubung für sie ein solcher in der Tat vorliegt. Aberselbst hier könnte man ebenso gut von unzweckmäßiger Ausbildung der Blüte wie von zweckmäßiger sprechen, wenn durch die immer komplizierter werdende Form der Blütengestaltung eine mehr oder weniger große Kon-

8) Man vergleiche auch die interessanten erst vor Kurzem in dieser Zeitschrift veröffentlichten Ausführungen von Schanz (1918, p. 290), der in den Blütenfarben Sensibilisatoren sieht, die auf den Chemismus der Blüte entscheidende Einwirkung haben. (Anm. b. d. Korrektur.)

kurrenz von Bestäubern ausgeschlossen und dadurch der Kreis der möglichen Blütenbesucher immer mehr verringert wurde. Denn die Chancen der Befruchtung wurden so immer mehr und mehr auf eine einzige Besucherspezies gestellt und das würde den Artentod bedeuten können, wenn dieses einzige besuchende Tier aus der Gegend verschwände.

So könnte, ganz nüchtern angeschaut, wie es schon Gaston Bonnier (1878, 1884) tat, sich die Blütenökologie von einer den Lamarckismus herausfordernden Betrachtungsweise zu einer modernen Disziplin entwickeln, welche auch die für gewöhnlich nicht berücksichtigten Entfaltungspotenzen in Rechnung zieht.

Valentin Häcker (1918) hat vor kurzem in seiner „Phänogenetik“ gefordert, die einzelnen phänotypisch sich zeigenden Merkmale rückwärts auf ihre Entstehung hin zu verfolgen. Das müßte speziell für die Blütenmerkmale unter Variation der Außenfaktoren geschehen, wie wir das oben für *Primula* begannen. Außer den bekannten älteren Autoren wie v. Sachs, v. Vöchting, v. Goebel und Klebs hat namentlich Günthart (s. 1917; hier auch die historische Übersicht p. 159ff.) in letzter Zeit einige Vorarbeit in dieser Richtung geleistet. Durch solche Studien erst wird die Blütenbiologie aus ihrer zumeist einseitig betriebenen teleologischen Fragestellung heraus und einer Kausalanalyse zugeführt werden.

Hohenheim (Württemberg). Botanisches Institut der landw. Hochschule. Den 1. August 1918.

Zitierte Literatur.

1909. Bally, W., Einige Beobachtungen an heterostylen Pflanzen. Verh. schweiz. naturf. Ges. 92. Jahres-Vers. Lausanne, Bd. I, p. 192.
1913. Barlow, N. Preliminary note on heterostylism in *Oxalis* and *Lythrum*. Journal of genetics, vol. III, p. 53—65. 1 Fig.
1905. Bateson, W. und Gregory, R. P. On the inheritance of heterostylism in *Primula*. Proc. Roy. Soc. London. B. vol 76, p. 581—586.
1916. Baur, E. Physiologie der Fortpflanzung im Pflanzenreich. Kultur der Gegenwart. Teil III. 4. Abt. Bd. 3 I. Bot. Teil, p. 281—328. Fig. 92—119. Leipzig und Berlin.
1918. Benecke, W. Pflanzen und Nacktschnecken. Flora Bd. 111—112 (Festschrift für Stahl), p. 450—477.
1878. Bonnier, G. Les nectaires. Etude critique, anatomique et physiologique. Ann. sci. nat. Bot. Sér. VI t. 8, p. 1—212. pl. 1—8.
1884. — Sur les différentes formes des fleurs de la même espèce. Bull. Soc. bot. France t. 31, p. 240—244.
1880. Breitenbach, W., Über Variabilitäts-Erscheinungen an den Blüten von *Primula elatior* und eine Anwendung des „biogenetischen Grundgesetzes“. Bot. Ztg. Bd. 38. Sp. 577—580.
1902. Burck, W. Over de prikkelbare stempels van *Torenia Fournieri* en *Mimulus luteus* en over voorbehoedmiddelen tegen het kiemen van vreemd stuifmeel op den stempel. Verslag K. Akad. Wetensch. Amsterdam Wis-en naturk. Afd. D. X, p. 209—219.
1889. Correns, C. Culturversuche mit dem Pollen von *Primula acaulis*. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 7, p. 265—272.

1912. — Selbststerilität und Individualstoffe. Festschr. mediz.-naturw. Gesellsch. Münster i. W. zur 82. Vers. D. Naturforscher u. Ärzte 32 pp.
1916. Dahlgren, K. V. O. Zytologische und embryologische Studien über die Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. Akad. Abhd. Upsala. K. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 56, Nr. 4. 80 pp. 3 Taf. 137 Fig.
1862. Darwin, Ch. On the two forms or dimorphic condition in the species of *Primula* and on their remarkable sexual relations. Proc. Linn. Soc. Bot. vol. 6, p. 77—97.
1865. — On the sexual relations of the three forms of *Lythrum Salicaria*. Journal of the Linnean Soc. Bot. vol. 8, p. 169—196. 1 Fig.
1877. — Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. (Übersetz. v. Carus, J.V.) Stuttgart 304 pp. 15 Fig.
1867. Delpino, F. Sull'opera, la distribuzione dei sessi nelle piante etc. Zit. nach Correns 1889 und Darwin 1877, p. 217.
1844. Duchartre, P., Observations sur l'organogénie de la fleur et en particulier de l'ovaire chez les plantes à placenta central libre. Annal. sci. nat. Bot. III sér. t. 2. p. 279—297. pl. 7—8.
1905. Errera, L., Sur les caractères hétérostyliques secondaires des Primevères. Rec. Inst. Bot. Bruxelles. t. 6. p. 222—255.
1906. Gain, E. Sur le dimorphisme des fleurs de la première et de la deuxième floraison chez *Primula officinalis* Jacqu. C. R. Assoc. Franç. Avanc. d. sci. Not. et Mém. 35 Sess. Lyon, p. 421—423.
1907. — Sur les variations de la fleur et l'hétérostylie de *Primula grandiflora* Lam. et du *Primula officinalis* Jacqu. C. R. Assoc. Franç. Avanc. d. sci. Not. et Mém. 36 Sess. Reims, p. 472—489. 14 Fig.
1904. v. Goebel, K. Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biol. Centralbl. Bd. 24, p. 673—697, 737—753, 769—787. 14 Fig.
1917. Günthart, A. Über die Entwicklung und Entwicklungsmechanik der Cruciferenblüte und ihre Funktion unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. Beih. Botan. Centralbl. Bd. 35 Abt. I, p. 60—170. 51 Fig.
1918. Haecker, V. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Gemeinsame Aufgaben der Entwicklungsgeschichte, Vererbungs- und Rassenlehre 344 pp. 181 Fig.
1909. Harris, J. A. Variation and correlation in the flowers of *Lagerstroemia indica*. Missouri botan. Garden. vol. 20, p. 97—104.
1864. Hildebrand, F. Experimente über den Dimorphismus von *Linum perenne* und *Primula sinensis*. Bot. Ztg. Bd. 22, p. 1—5.
1867. — Die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen und das Gesetz der vermiedenen und unvorteilhaften stetigen Selbstbefruchtung. 92 pp. 62 Fig. Leipzig.
1907. Jost, L. Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Zeitg. Bd. 65, p. 77—117. Taf. 1.
1908. — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. 693 pp. 183 Fig. Jena.
1911. v. Kirchner, O. Blumen und Insekten. 436 pp. 159 Fig. 2 Taf. Leipzig und Berlin.
- 1898—1905. Knuth, P. Handbuch der Blütenbiologie. Bd I. 400 pp. 1 Taf. 81 Fig. Bd. II. 697 + 705 pp. 2. Taf. 420 Fig. Bd. III (Herausgeg. v. Appel, O. und Löw, E.) 570 + 601 pp. 1 Taf. 197 Fig.
1880. Kny, L. Heterostyler Dimorphismus der Blüten von *Primula elatior* Jacqu. Heterostyler Trimorphismus der Blüten von *Lythrum Salicaria* L. Erläuternder Text zu Wandtafeln IV. Abt. Taf. XXXIX u. XL, p. 146—162.
1916. Küster, E. Pathologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. 447 pp. 209 Fig. Jena.
1918. Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. 2. Aufl., 324 pp. 137 Fig. Jena.

1873. Müller, H. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegen-
seitigen Anpassungen beider. 478 pp. 152 Fig. Leipzig.
1881. — Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an
dieselben. 611 pp. 173 Fig. Leipzig.
1884. v. Naegeli, C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.
882 pp. 36 Fig. Leipzig.
1869. Pfeffer, W., Zur Blütenentwicklung der Primulaceen und Ampelideen.
Pringsh. Jahrb., Bd. 8. p. 194—215. Taf. 19—22.
1910. Pfundt, M. Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des
Blütenstaubes. Pringsh. Jahrb. Bd. 47, p. 1—40. 1 Fig.
1913. Plate, L. Vererbungslehre mit besonderer Berücksichtigung des Menschen,
für Studierende, Ärzte und Züchter. 519 pp. 3 Taf. 179 Fig. und Stamm-
bäume im Text. Leipzig.
1918. Reinke, J. Bemerkungen über Mannigfaltigkeit und Anpassungen. Flora.
Bd. 111—112 (Festschrift für Stahl), p. 71—84.
1908. Ritzerow, H. Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten. Flora.
Bd. 98, p. 163—212. 36 Fig.
1918. Schanz, F. Wirkungen des Lichts auf die Pflanze. Biol. Zentralbl. Bd. 38.
p. 283—296. 5 Fig.
1883. Stahl, E. Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf
die Ausbildung der Laubblätter. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 16. p. 1—39.
Taf. 10.
1888. — Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutz-
mittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 22.
126 pp.
1912. Stevens, N. E. Observations on heterostylous plants. Bot. Gaz. vol.
p. 277—308, pl. 21—23.
1910. Tischler, G. Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens I.
Archiv f. Zellforsch. Bd. 5, p. 622—670. Taf. 30—31, 4 Fig.
- 1917a. — Über die Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Embryo-
sacks von *Lythrum Salicaria*. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 35, p. 233—246.
Taf. 4.
- 1917b. — Pollenbiologische Studien. Zeitschr. f. Botan. Bd. 9, p. 417—488.
Taf. 4.
- 1918a. — Untersuchungen über den anatomischen Bau der Staub- und Frucht-
blätter bei *Lythrum Salicaria* mit Beziehung auf das „Illegitimitätsproblem“. Flora. Bd. 111—112 (Festschrift f. Stahl), p. 162—193. Taf. 3. 8 Fig.
- 1918b. — Analytische und experimentelle Studien zum Heterostylie-Problem
bei *Primula*. Festschr. z. Feier des 100jähr. Bestehens d. kgl. württ. landw.
Hochsch. Hohenheim p. 254—273. 4 Fig.
1893. v. Vöchting, H. Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und
Anlage der Blüten. Pringsh. Jahrb. Bd. 25, p. 149—208. Taf. 8—10.
1918. Ziegler, E. H. Zuchtwahlversuche an Ratten. Festschr. z. Feier des
100jähr. Bestehens d. kgl. württ. landw. Hochsch. Hohenheim p. 385—399. 14 Fig.

Die geschlechtliche Fortpflanzung der deutschen Süßwasserpolyphen.

I. Beobachtungen an natürlichen Populationen.

Von Eduard Boecker, Treptow-Berlin.

Unsere Kenntnisse von Auslösung und Verlauf der Geschlechts-
perioden der deutschen Süßwasserpolyphen sind durch die von
1906 bis 1911 aus dem Münchener Zoologischen Institut veröffent-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Tischler Georg

Artikel/Article: [Das Heterostylie-Problem. 461-479](#)