

maßgebend. Bei Käfern sind nach Reisinger²³⁾ die Ganglien des Schlundringes der Sitz des Totstell-Reflexes.

Wenn man sich darüber klar ist, daß der Tonus im zentralen Nervensystem lokalisiert ist und daß der Kontraktionszustand des Muskelsystems erst sekundär im negativen oder positiven Sinne beeinflußt wird, so ist kein Grund vorhanden, den Begriff des tonischen Lagereflexes fallen zu lassen, wie dies Mangold²⁴⁾ (l. c. S. 92) will, obschon er selbst betont, daß das Tonische nicht primär im Muskelsystem liegt und er die tierische Hypnose allgemein als eine reflektorische tonische Hemmung der Ortsbewegung und Lagekorrektur definiert. Eben weil der Zustand des Muskelsystems ein sekundäres Merkmal der Reflexakinese ist, das durch den tonischen Dauerzustand des Reflexzentrums bedingt ist, der sowohl den atonischen, tonischen und tetanischen Akinesen zugrunde liegt, ist es berechtigt, an dem Begriff des tonischen Lagereflexes als gemeinsames Charakteristikum der tierischen Hypnose festzuhalten.

Köln, im Februar 1921.

Die Resultate einiger Bestäubungen mit verschiedenaltrigem Pollen bei *Cannabis sativa*.

(Zur Kritik der Versuche von Th. Ciesielski.)

Von Fl. Lilienfeld, Berlin-Dahlem.

Die Frage der Geschlechtsbestimmung war von jeher Gegenstand allgemeinen Interesses; ebenso, ob eine Beeinflussung des Geschlechts möglich wäre. Für diese zweite Frage war es von großer Wichtigkeit festzustellen, in welchem Zeitpunkte die endgültige Geschlechtsbestimmung stattfindet, ob sie 1. schon in den Keimzellen festgelegt ist, 2. ob sie erst durch die Befruchtung und Verschmelzung zweier Gameten zustande kommt, 3. oder ob das Geschlecht erst nachträglich im Laufe des embryonalen Lebens durch äußere Entwicklungsbedingungen fixiert wird und somit auch modifiziert werden kann.

Auf diesem Hintergrunde hat sich im Laufe der Zeit eine große Reihe von verschiedenen Ansichten und Theorien¹⁾ entwickelt, deren Grundlage zum größten Teile Spekulationen, oder ein unkritisches, experimentelles Herumtasten mit Spekulationen verbunden waren. Erst die grundlegenden Arbeiten von Correns haben ein neues Licht auf das Geschlechtsproblem geworfen, indem sie zeigten, daß das definitive Geschlecht (eigentlich die geschlechtliche Tendenz, welche dafür entschei-

23) Reisinger, L., Über das Totstellen der Käfer. Entomolog. Blätter 11 (1915) (zit. n. Mangold) S. 43.

24) Mangold, E., Die tierische Hypnose. Ergebnisse d. Physiologie. 18. Jahrgang 1920.

1) Auf diese einzugehen, liegt außerhalb des Rahmens dieser Mitteilung.

dend ist, welcher Teil der in jedem Geschlecht enthaltenen männlichen und weiblichen Potenzen zur Entwicklung kommt) ähnlich wie jede andere erbliche Eigenschaft durch einen mendelnden Faktor im Genotypus bedingt ist, daß das eine Geschlecht homo-, das andere heterozygotisch ist, daß also bei dem letzteren mit der Reduktionsteilung und der damit verbundenen Verteilung der Faktoren die männliche bzw. weibliche Tendenz der Gameten festgelegt wird, während das homozygotische Geschlecht nur Keimzellen von einer Tendenz liefert; daß also die Geschlechtsbestimmung in letzter Linie davon abhängt, ob die die männliche oder die weibliche Tendenz enthaltende Gamete der Heterozygote mit einer Gamete der Homozygote zur Verschmelzung gelangt. Im Laufe seiner weiteren Untersuchungen zeigte Correns, daß die ♂ und ♀ bestimmenden Gameten infolge ihrer verschiedenen physiologischen Beschaffenheit sich bestimmten Versuchsbedingungen gegenüber verschieden verhalten können; durch passende Versuchsanordnung gelang es ihm, in mehr oder weniger weitgehendem Grade eine Art Gameten auszuschalten und auf diese Weise eine Verschiebung des mechanischen Geschlechtsverhältnisses zu erreichen. Diese Verschiebung geschah bei den „Konkurrenz“-Versuchen nach beiden Richtungen hin, wobei aber in einer Richtung (d. h. bei gänzlich fehlender Konkurrenz) ihr Grenzwert 50 % ♂ und 50 % ♀ betrug; bei den Bestäubungsversuchen mit verschiedenaltrigem Pollen wurde das Geschlechtsverhältnis nur nach der männlichen Richtung verschoben, bis schließlich fast nur mehr ♂ erhalten wurden²⁾.

Ein von diesen Versuchen prinzipiell abweichendes Resultat will Ciesielski bei *Cannabis sativa* erhalten haben. In seiner im Jahre 1911 in lateinischer Sprache erschienenen, vom Mendelismus und den auf ihn folgenden Errungenschaften der Vererbungslehre gänzlich unberührten Abhandlung „Quomodo fiat ut mox proles masculina mox feminina oriatur apud plantas animalia et homines“ Lwów (Lemberg) behauptet er, durch Bestäubungen mit verschiedenaltrigem Pollen eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses nach beiden Richtungen hin hervorgerufen zu haben mit den Extremen:

1. ausschließlich oder fast ausschließlich Männchen bei Verwendung von frischem Pollen und
2. ausschließlich Weibchen bei Verwendung von 12 Stunden lang aufgehobenem Pollen.

Im Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin habe ich im Jahre 1915 die Nachprüfung dieser Versuche unternommen. Bevor ich über die eigenen Versuche berichte, möchte ich gerne ganz kurz auf die Versuchsanordnung von Ciesielski eingehen³⁾, wobei ich mich auf diejenigen seiner Versuche beschränken werde, die er selbst als grund-

2) Vergl. den vorläufigen Bericht, den Correns jüngst in der „Hereditas“ Bd. II, S. 1 gegeben hat.

3) Einige Einzelheiten habe ich einem Vortrag Ciesielskis entnommen, den ich im Jahre 1912 in Lemberg gehört habe.

legend für seine Ansichten betrachtet, und die Gegenstand meiner Nachprüfung waren.

Nach zahlreichen, negativ verlaufenen Versuchen, das Geschlecht bei *Cannabis sativa* durch recht primitiv modifizierte Versuchsbedingungen (verschiedene Düngung, Belichtung usw.) zu beeinflussen⁴⁾, kam Ciesielski auf die Idee, die bereits öfter vertretene Ansicht (u. a. von Thury, später von Düsing), daß das Alter der Keimzellen auf die Geschlechtsbestimmung von entscheidendem Einfluß ist, bei *Cannabis* experimentell zu prüfen. Während die anderen Autoren das Alter der Eizelle als entscheidend auffaßten, war die Absicht von Ciesielski, den Einfluß des Pollenalters zum Gegenstande der Untersuchungen zu machen. Die diesbezüglichen Versuche hat er folgendermaßen angestellt.

Im Jahre 1876 wurden in drei durch Gebäude lokal isolierten Teilen seines Gutshofes bei Lemberg Hanfrüchte in größerer Zahl ausgesät. Sobald das Geschlecht zu unterscheiden war, wurden im oberen und unteren Gartenteile alle männlichen Pflanzen entfernt, — im mittleren Teile wurden sie stehen gelassen. Die weiblichen Pflanzen der oberen und der unteren Parzelle wurden mit vorsichtig abgeschnittenen männlichen Pflanzen der mittleren Parzelle durch Abschütteln des Pollens künstlich bestäubt, — die der oberen Parzelle beim Sonnenaufgang, also mit frischem Pollen⁵⁾, die der unteren beim Sonnenuntergang, also mit älterem Pollen. Die auf diese Weise gewonnenen Früchte wurden im Jahre 1877 getrennt ausgesät und ergaben, sobald sie zur Blüte kamen, nach Ciesielskis Bericht, trotz des unzuverlässigen Verfahrens beim Bestäuben, folgendes auffallende Resultat: Die durch Bestäubung bei Sonnenaufgang erhaltenen Früchte sollen 85,5% Männchen, die von den abendlichen Bestäubungen stammenden Früchte 92% Weibchen ergeben haben (absolute Zahlen der Versuchspflanzen werden nicht angegeben).

Dieses Resultat sollte genauer geprüft werden. Zu diesem Zwecke hat Ciesielski 6 weibliche Pflanzen, sobald ihr Geschlecht zu erkennen war, in Töpfe eingesetzt, die er später auf Fensterbrettern zweier südlicher Räume des Botanischen Instituts in Lemberg zu je 3 verteilt hat. 3 Pflanzen des einen Raumes wurden mit Hilfe eines Pinsels in der Frühe mit ganz frischem Pollen bestäubt, der eben aufspringenden, aber noch nicht offenen Antheren entnommen war⁶⁾, die 3 anderen wurden ebenso künstlich bestäubt, aber ungefähr 12 Stunden später mit Pollen, der von früh morgens her in Papiertüten aufbewahrt wurde. Die 3 ersteren Pflanzen ergaben 120, die 3 letzteren 96 Früchte. Dieselben

4) Im Sinne von Ciesielski — er denkt begrifflicher Weise nur an eine direkte Beeinflussung; die Möglichkeit einer solchen scheinen übrigens die bekannten Versuche von R. Hertwig zu bestätigen.

5) Die meisten während der Tagesperiode reifenden Antheren springen zu dieser Zeit auf; meine Beobachtungen gehen dahin, daß sich auch im Laufe des Tages immerhin eine nennenswerte Antherenzahl öffnet.

6) ex antheris jamjam primum dehiscitibus sed nondum apertis

wurden im nächsten Jahre getrennt ausgesät: Die 120, also aus Bestäubungen mit frischem Pollen resultierenden Früchte, sollen 112 Männchen und 8 Weibchen, die 96 Früchte, die durch Bestäubungen mit aufgehobenem Pollen entstanden sind, 89 Weibchen und kein einziges Männchen ergeben haben. Dieser Versuch wurde im Laufe von ca. 30 Jahren mehrfach wiederholt und soll immer dasselbe Resultat ergeben haben ⁷⁾.

Ein übereinstimmendes Ergebnis will Ciesielski auch bei Tieren gefunden haben und behauptet absolut eindeutige und positive Resultate, hiermit also ein allgemein gültiges „Naturgesetz“ ⁸⁾ entdeckt zu haben. Auf diese Versuche, die, soweit sie näher erörtert werden, keineswegs einleuchtend sind, kann hier nicht näher eingegangen werden.

Der Gegenstand meiner Kontrollversuche waren Bestäubungen von eingetopften *Cannabis sativa*-Pflanzen mit frischem und aufgehobenem Pollen. Das Material stammte von Haage und Schmidt in Erfurt und war als *C. s. pyramidalis compacta* bezogen worden.

Zur Methodik.

Es wurde im allgemeinen darauf geachtet, die Bedingungen der Versuche Ciesielskis nachzuahmen, sie aber im einzelnen so weit wie möglich kritisch zu gestalten.

Die Keimung fand im Gewächshaus statt; eine Anzahl Keimlinge wurde einzeln in Töpfe pikiert. Sobald ihr Geschlecht zu erkennen war, wurden mehrere kräftige weibliche Pflanzen ausgesucht, geputzt und in 7 südlichen Isolierkoben verteilt; von den männlichen Pflanzen wurden im Ganzen 4 in ein durch das ganze, hohe Institutsgebäude getrenntes Nordgewächshaus gestellt (alle anderen wurden vernichtet, sodaß eine Uebertragung von Pollen außerhalb der künstlichen Bestäubungen ausgeschlossen war). Einige zur Kontrolle in den Mistbeetkästen übrig gelassenen weiblichen Pflanzen zeigten gar keinen Ansatz, ein Uebertragen fremden Pollens von außen durch den Netzverschluß der Gewächshausfenster war also auch so gut wie ausgeschlossen.

Zwischen 4 und 5 Uhr früh wurden im Zeitraume von ungefähr 6 Wochen die den Versuchspollen liefernden, ganz reifen, aber noch nicht offenen Antheren vorsichtig abgeschnitten; es wurde ganz genau darauf geachtet, daß kein älterer Pollen von vorher ausgestäubten Antheren an den jungen Antheren haften bleiben konnte. Zu dem Zweck wurden an den Pollenlieferanten alle 2 Stunden von früh morgens an bis ca. 10 Uhr abends auch die nicht zu Bestäubungen verwendeten, reifen Antheren entfernt und vernichtet. Um das Aufspringen der abgeschnittenen und für die Bestäubungen bestimmten Antheren zu beschleunigen, wurden dieselben für 5—10 Minuten in einen Exsikkator (über Chlorkalzium) gestellt. Diejenigen Antheren, die zu Bestäubungen mit frischem Pollen dienen sollten, wurden, sobald sie offen waren, sofort verwendet, die, welche älteren Pollen liefern sollten, wurden in

7) experimentum hoc postea compluries repetivi semper cum simili eventu.

8) immutabilem ac certam legem naturae.

zugedeckten Gläschen in Zimmeratmosphäre aufbewahrt. Mit 12 Stunden altem Pollen wurde nachmittags zwischen 4 und 6 Uhr bestäubt, mit 30 bzw. 36 Stunden altem Pollen entsprechend später. Jede Versuchspflanze wurde 2--3 mal in der Woche (womöglich in allen Blüten) bestäubt.

Die Bestäubungen wurden mit Hilfe eines feinen Pinsels ausgeführt, wobei jede einzelne weibliche Blüte reichlich mit Pollen belegt wurde; ein Verstreuen von Pollen außerhalb der Blüten wurde nach Möglichkeit sorgfältig vermieden.

Geerntet wurde alle 6--8 Tage, sobald eine größere Portion Früchte reif wurde, — die einzelnen Ernten jeder Pflanze wurden getrennt ausgesät.

A. Bestäubungsergebnisse mit frischem Pollen.

Fünf weibliche Pflanzen wurden zu diesen Versuchen verwendet. Die Zahlenverhältnisse der Männchen und Weibchen, die sich als Resultat dieser Bestäubungen ergeben haben, gehen aus Tabelle I hervor:

Tabelle I.

Versuchspflanze	Zahl der ausgesäten Früchte	Zahl der untersuchten Pflanzen	absolute Zahlen		Prozente	
			♂	♀	♂	♀
Ir	499	214	69	145	32,25	67,75
Is	517	188	69	119	36,71	63,29
IIeb	287	273	109	164	39,93	60,07
II nb	353	327	117	210	35,78	64,22
III d	199	182	89	93	48,91	51,09
lose gef. Früchte	35	34	7	27		
Summe	1890	1218 ⁹⁾	460	758	37,77	62,23

Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, ist der Unterschied zwischen den Zahlenverhältnissen der einzelnen Versuchspflanzen zum Teil recht beträchtlich; die größte Abweichung zeigt die Pflanze III d. Wenn wir der Reihe nach

1. die Pflanze Ir,
2. die Pflanze II nb,

3. die Summe der 4 anderen Pflanzen (Ir, Is, IIeb, II nb) zum Vergleich mit III d heranziehen, erhalten wir folgende Zahlen für die entsprechenden Differenzen und ihre Mittelfehler:

1. $16,66 \pm 4,89$,
2. $13,13 \pm 4,56$,
3. $12,58 \pm 4,01$.

Vor allem die Zahl 1., dann aber auch die Zahl 3. sprechen dafür, daß

9) Die relativ kleine Zahl der untersuchten Pflanzen ist darauf zurückzuführen, daß die im Drahtnetzgehäuse ausgepflanzten Nummern aus unbekanntem Gründen stark geschädigt wurden.

es sich hier um keine zufällige, sondern um eine sichergestellte Verschiedenheit handelt, die auf erbliche Unterschiede zurückzuführen ist.

Es sei noch erwähnt, daß die Zahlenverhältnisse bei den Teilernten, welche bei jeder Pflanze, wie bereits oben gesagt, getrennt ausgesät wurden, ziemlich variabel waren, z. B. bei der Pflanze II eb:

Teilernten	Zahl der ausgesäten Früchte	Zahl der untersuchten Pflanzen	♂	♀
a	53	50	20	30
b	50	45	18	27
c	50	46	17	29
d	26	26	17	9
e	69	69	19	50
f	39	37	18	19

Die Ergebnisse der Bestäubungen mit frischem Pollen stehen somit im Widerspruch mit den entsprechenden, von Ciesielski angegebenen Resultate. Die Tatsache, daß im Durchschnitt die weibliche Zahl bedeutend höher wie die männliche Zahl ist (62,23:37,77%), ist für den Hanf mehrfach angegeben, sie wird für die zu diesen Versuchen verwendete Sorte typisch sein und hat vermutlich mit den Bestäubungsbedingungen nichts zu tun.

B. Bestäubungsergebnisse mit älterem Pollen.

1. Ca. 12 Stunden alter Pollen.

Auch hierzu wurden 5 weibliche Pflanzen benutzt. Die sich aus diesen Bestäubungen ergebenden Zahlenverhältnisse gibt Tabelle II wieder:

Tabelle II.

Versuchspflanze	Zahl der ausgesäten Früchte	Zahl der untersuchten Pflanzen	absolute Zahlen		Prozente	
			♂	♀	♂	♀
IV k	556	470	182	288	38,73	61,27
IV lb	358	269	102	167	37,92	62,08
V e	214	189	81	108	42,86	57,14
VI g	135	127	48	79	37,72	62,28
VI u	402	369	138	231	37,40	62,60
lose gef. Früchte	56	47	16	31		
Summe	1721	1471	567	904	38,55	61,45

Die Zahlenverhältnisse der Männchen und Weibchen bei den Bestäubungen mit ca. 12 Stunden lang aufgehobenem Pollen stimmen also mit denjenigen, die bei den Bestäubungen mit frischem Pollen erhalten wurden (37,77% ♂: 62,23% ♀) so gut wie vollkommen überein.

2. Ca. 30 Stunden alter Pollen.

Eine Versuchspflanze Lb wurde mit 30 Stunden lang aufgehobenem Pollen bestäubt. Sie ergab:

Zahl der ausgesäten Früchte	Zahl der untersuchten Pflanzen	absolute Zahlen		Prozente	
		♂	♀	♂	♀
403	370	167	203	45,14	54,86

3. Ca. 36 Stunden alter Pollen.

Die Versuchspflanze Lh wurde mit ca. 36 Stunden lang aufgehobenem Pollen bestäubt. Sie ergab im Resultat:

	Versuchs- pflanze	Zahl der aus- gesäten Früchte	Zahl der unter- suchten Pflanzen	absolute Zahlen		Prozente	
				♂	♀	♂	♀
	L h	455	410	165	245	40,25	59,75
Summe:	Lb + Lh	858	780	332	448	42,57	57,43

Zum Vergleich seien die bei Bestäubungen mit frischem Pollen erhaltenen Zahlen herangezogen:

Frischer Pollen	37,77 % ♂	62,23 % ♀
Über 12 Std. alter Pollen	42,57 % ♂	57,43 % ♀

Als Differenz ergibt sich die Zahl:

$$4,80 \pm 2,25.$$

Alter Pollen ergab also etwas mehr Männchen, die Differenz liegt aber innerhalb der Zufallsgrenzen und ist weniger sicher wie die im Rahmen des Versuches mit frischem Pollen vorkommenden Differenzen.

Die Resultate der obigen Versuche lassen sich kurz dahin zusammenfassen, daß weder bei den Bestäubungsversuchen mit frischem, noch bei solchen mit 12 Stunden altem Pollen sich auch nur im geringsten die von Ciesielski angegebenen Verhältnisse bestätigen ließen. Die kleine Verschiebung nach der größeren Männchenzahl bei über 12 Stunden altem Pollen liegt innerhalb der Fehlergrenzen und in entgegengesetzter Richtung wie die von Ciesielski postulierte.

Es ergibt sich die Frage, inwiefern eine solche Nachprüfung, wie die in meinen Versuchen durchgeführte, Anspruch auf Beweiskraft hat. Die äußere Bedingung oder vielmehr die Summe der Bedingungen, deren Einfluß auf das Geschlechtsverhältnis im Experiment geprüft werden sollte, wurde mit dem Worte „Alter“ ausgedrückt; darunter ist ein Komplex von Veränderungen zu verstehen, die zwischen zwei mehr oder weniger bestimmten Zeitpunkten im Leben eines Organismus oder eines Organs stattgefunden haben, und von denen der Experimentator wenig

oder wie im vorliegenden Falle so gut wie gar nichts weiß. Es läßt sich annehmen, daß die das „Altern“ ausmachenden Prozesse von äußeren Umständen in hohem Maße abhängig sind, in erster Linie von denselben verzögert bzw. beschleunigt werden können. Und so könnte man den Einwand machen, daß die Bedingungen bei den Versuchen Ciesielski's die Prozesse des „Alterns“ anders beeinflußt haben wie diejenigen in Dahlem — kurz gesagt, daß man hier nicht von identischen Versuchsbedingungen sprechen und die Resultate nicht ohne weiteres vergleichen kann. Es ließe sich z. B. annehmen, daß die wirksame Altersgrenze in Dahlem mit 36 Stunden noch nicht erreicht wurde, wenn man nur an eine Verzögerung denken würde. Etwas anders verhält es sich mit den Bestäubungsversuchen mit frischem Pollen; es wurde äußerst sorgfältig darauf geachtet, daß nur Pollen aus sich eben öffnenden Antheren zur Verwendung kam. Wenn wir hier einen Einwand auf derselben Grundlage basieren wollen wie vorhin, können wir höchstens annehmen, daß bei den im Gewächshaus stehenden männlichen Pflanzen das Antherenaufspringen nicht mit dem im Sinne von Ciesielski männchenbestimmenden Stadium zusammenfiel, sondern daß der Pollen, aus dem Übergewicht von Weibchen zu urteilen, schon zum Teile älter war. Dieser Einwand würde aber, wie leicht zu ersehen, mit dem vorhin bei Versuchen mit älterem Pollen gemachten in direktem Widerspruch stehen, indem dort eine Verzögerung, hier aber eine Beschleunigung der „Alterns“-Prozesse angenommen werden müßte. Auf dieser Grundlage läßt sich, soweit ich sehen kann, kein einheitlicher Einwand konstruieren, der die Widersprüche meiner und der Ciesielskischen Versuche erklärlich machen könnte, und andere denkbare Einwände wären von noch allgemeinerer Natur. Es liegt aber hierin eine Andeutung, in welcher Richtung es auf jeden Fall lohnend wäre, die Versuche weiterzuführen; dies wäre vor allem das Aufbewahren des Pollens unter optimalen „Aufbewahrverhältnissen“ bis zu seiner Lebensgrenze und das Durchführen von Bestäubungen mit in diesen Verhältnissen verschieden alt gewordenem Pollen¹⁰⁾. Nach den von Correns bei *Melandrium* erhaltenen Resultaten wäre es möglich, daß auch beim Hanf eine verschieden große Resistenz gegen die schädlichen Einflüsse des „Alterns“ die Männchenbestimmer von den Weibchenbestimmern unterscheiden könnte und zu einer mehr oder weniger weitgehenden Elimination der entsprechenden Gruppe führen würde. Wahrscheinlich zeigt sich das schon in meinen Versuchen mit älterem Pollen.

10) Schon M. Pfundt hat gefunden (Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blütenstaubes, Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 47, S. 10, 1909), daß beim Hanf der lufttrocken aufbewahrte Pollen nur 2 Tage keimfähig bleibt, über Schwefelsäure aufgehobener aber 8 Tage lang.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Lilienfeld Fl.

Artikel/Article: [Die Resultate einiger Bestäubungen mit verschiedenaltrigem Pollen bei Cannabis sativa. 296-303](#)