

# Über geschlechtbestimmende Ursachen.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel IX und X.

---

In einem Aufsatz, den ich im verflossenen Jahre in der Zeitschrift für Botanik veröffentlicht hatte<sup>1)</sup>, konnte ich darüber berichten, daß mir weibliche Stöcke von *Mercurialis annua*, die mit dem eigenen, in vereinzelt männlichen Blüten an ihnen erzeugten Pollen bestäubt worden waren, ausschließlich weibliche Nachkommen lieferten<sup>2)</sup>. Ich hatte 907 Samen von so bestäubten, isolierten weiblichen Stöcken geerntet. Aus diesen Samen erwuchsen mir 148 Pflanzen, sämtlich weiblichen Geschlechts. Der Ausfall des Versuchs war von überraschender Reinheit, und in gutem Einklang mit den Vorstellungen, die ich mir über die Ursachen der Verteilung des Geschlechtes im Pflanzenreich gebildet hatte<sup>3)</sup>. Sehr wichtig war es nun andererseits zu prüfen, wie sich etwaige Nachkommen aus vereinzelt an männlichen Stöcken von *Mercurialis annua* erzeugten weiblichen Blüten im Hinblick auf ihr Geschlecht verhalten würden. Über das gelegentliche Vorkommen solcher Blüten an männlichen Stöcken von *Mercurialis annua* ist wiederholt berichtet worden. Es galt nun nach ihnen zu suchen, womit im Spätsommer des vorigen Jahres begonnen wurde. Solche männlich-weiblichen Pflanzen erwiesen sich in der Umgegend von Bonn als höchst selten. Allmählich brachte aber doch der Techniker an unserem Institut, Hubert Sieben, eine genügende Zahl

---

1) Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen *Mercurialis annua*-Pflanzen. Der genannten Zeitschrift I. Jahrgang, 1909, S. 507.

2) A. a. O., S. 515.

3) Die über das Geschlecht entscheidenden Vorgänge. *Sphaerocarpus*. In: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenese und Reduktionsteilung. Histol. Beitr., Heft VII, 1909, S. 1.

von ihnen heim. Diese Pflanzen, mit großen Erdballen im Freien ausgehoben, wurden, in Töpfe gesetzt, isoliert weiter gezogen. Zur Bestäubung der weiblichen Blüten diente der Pollen der eigenen Pflanze. Außerdem blieb eine Anzahl solcher Pflanzen an ihrem Ursprungsort im Freien stehen und erfolgte dort die Ernte ihrer reifen Früchte. Tatsächlich war es ja in diesem Falle gleich, ob der Pollen von derselben oder von einer fremden männlichen Pflanze komme. Nur durften ihn nicht vereinzelt männliche Blüten einer weiblichen Pflanze geliefert haben. Mit einer solchen Gefahr brauchte man aber, bei der großen Seltenheit derartiger Vorkommnisse, nicht zu rechnen.

Das Resultat der Aussaaten sei gleich vorweggenommen: Aus den vereinzelt weiblichen Blüten männlicher Stöcke gingen nur männliche Pflanzen hervor.

Doch bevor ich auf die Schilderung der einzelnen Pflanzen, die zu meinen Versuchen dienten und ihrer Nachkommen eingehe, muß ich hier die Ergebnisse vorausschicken, zu denen C. Correns bei seinen Experimenten über „die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodiöcischen Pflanzen“ gelangte. Zudem werde ich an die theoretischen Gesichtspunkte zu erinnern haben, die mich beim Niederschreiben meines Aufsatzes über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen im VII. Heft meiner histologischen Beiträge leiteten, und die seitdem die Fragestellung bei meinen eigenen Versuchen bestimmten.

Von C. Correns' grundlegenden Arbeiten auf dem hier in Betracht kommenden Gebiete halte ich mich vorerst an den Aufsatz: Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiöcischen Pflanzen<sup>1)</sup>. Dieser Aufsatz berücksichtigt die Ergebnisse aller der diesbezüglichen Untersuchungen, die sein Verfasser in den vorausgegangenen Jahren angestellt und in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft aus den Jahren 1904, 1905 und 1906, sowie in den Bänden XLIV und XLV der Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik aus den Jahren 1907 und 1908, veröffentlicht hatte. C. Correns faßte diese Ergebnisse dahin zusammen: „daß sich bei den gynodiöcischen Pflanzen die verschiedenen Geschlechtsformen aus ihren Samen, vorwiegend bis ausschließlich, wieder selbst hervorbringen, so daß also die Nachkommenschaft der zwittrigen Pflanzen wieder vor-

---

1) Berichte der Deutsch. Bot. Gesellsch., 1908, S. 686.

wiegend aus Zwittern, die der weiblichen vorwiegend aus Weibchen besteht“<sup>1)</sup>. Besonders scharf konnte er das für *Satureia hortensis* nachweisen, die nur in zwei Formen, einer rein weiblichen und einer gynomonöcischen bei den Versuchen zur Verwendung kam. Weniger eindeutig fielen die Versuche mit solchen Pflanzen wie *Silene inflata* aus, wo die Entwicklung von der Zwitterform aus nicht nur die weibliche, sondern auch die männliche Richtung eingeschlagen hat. Weibliche Stöcke von *Silene inflata*, die fast nur weibliche Nachkommen geben, brachten in zwei Fällen nach der Bestäubung mit dem Pollen andromonöcischer, aber noch lange nicht rein männlicher Pflanzen, viel mehr  $\pm$  zwitterige und viel weniger weibliche Nachkommen hervor. Bei *Plantago lanceolata*, die sehr zahlreiche erbliche Bindeglieder zwischen der rein zwitterigen und der rein weiblichen Form aufweist, machte sich ein geschlechtbestimmender Einfluß des Pollens deutlich geltend und zwar um so stärker, je weniger die Pflanze, welche die Eier lieferte, ausgesprochenen Charakter hatte. Die Zusammensetzung der Nachkommenschaft zeigte sich sowohl von der die Eier, als auch von der den Pollen liefernden Pflanze abhängig. Je ausgesprochener eine Pflanze Keimzellen mit der weiblichen Tendenz bildete, um so geringer war der Einfluß der Herkunft des Pollens. Der Einfluß des Pollens machte sich nicht nur bei den zwei extremen Geschlechtsformen, sondern auch bei den Zwischenstufen geltend. Bei *Satureia hortensis*, wo der Pollen gar keinen Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommen der Weibchen ausübt, die alle weiblich werden, könne das nach C. Correns nur daran liegen, daß die weibliche Tendenz der Eier dieser Weibchen so stark ist, daß sie über die gynomonöcische Tendenz der Pollenkörner dominiert. Worauf der Einfluß des Pollens beruht, das wollte C. Correns in dem hier besprochenen Aufsatz noch nicht entscheiden. Zwei Annahmen schienen ihm aber besonders nahe zu liegen. „Es könnten einmal alle Keimzellen einer Geschlechtsform die gleiche Tendenz besitzen, aber in verschiedener Stärke.“ Es ließe sich aber auch annehmen, „es lägen ganz bestimmte Stärkeverhältnisse zwischen den verschiedenen Tendenzen vor, es dominiere z. B. die weibliche Tendenz stets über die zwitterige, es bilde aber nicht jede Form ausschließlich Keimzellen mit der ihr eigenen Tendenz, sondern auch solche mit fremder Tendenz“, so im konkreten Falle „neben

1) A. a. O., S. 686.

überwiegend solchen mit  $\pm$  zwittriger, auch welche mit weiblicher Tendenz“, oder „neben fast lauter solchen mit weiblicher Tendenz, einzelne mit  $\pm$  zwittriger“. Das was wir von der Geschlechtsbestimmung völlig getrenntgeschlechtlicher Pflanzen wissen, spräche, meint C. Correns, gegen die erste Alternative. C. Correns stützt sich für völlig getrenntgeschlechtliche Pflanzen hierbei auf die Ergebnisse, die er in seiner Arbeit „Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts“ zur Veröffentlichung brachte, wonach die Eier der Weibchen solcher Pflanzen sämtlich die weibliche Tendenz besitzen, der Pollen der Männchen zur Hälfte männlich, zur Hälfte weiblich gestimmt ist, wobei die männliche Tendenz der einen Hälfte dieser Pollenkörner über die weibliche Tendenz der Eier dominiert<sup>1)</sup>.

In meinem theoretischen Aufsatz über das Geschlecht, im VII. Heft der histologischen Beiträge, suchte ich zu begründen, daß eine richtige Würdigung des Geschlechtsproblems, nur auf phylogenetischer Grundlage sich gewinnen lasse. Es gelte vor allem, sich darüber klar zu werden, wie die Merkmale zustande kamen, die zur Bezeichnung der beiden Geschlechter bei Metaphyten und Metazoen dienen. Ein auffallender Parallelismus liege in der geschlechtlichen Entwicklung der beiden organischen Reiche vor, der daher auch zu Vergleichen in dieser Richtung von jeher angeregt habe. In beiden Reichen folgte auf die ursprüngliche geschlechtliche Differenzierung, die sich an der noch allein bestehenden haploiden Generation vollzog, die Ausbildung der diploiden Generation aus dem Befruchtungsprodukt. In beiden Reichen gelangte diese diploide Generation weiterhin zur Herrschaft. Sie ist es, deren geschlechtliche Eigenschaften die Merkmale des Geschlechts bei Metaphyten und Metazoen abgeben.

Vergegenwärtigen wir uns zunächst die geschlechtlichen Verhältnisse bei Organismen, die als selbständige Bionten nur durch die haploide Generation vertreten sind. Die Beispiele entlehne ich dem Pflanzenreiche. Angenommen wir haben es mit einer Chlorophyce zu tun, die an ihrem Thallus Antheridien und Oogonien bildet. Das befruchtete Ei liefert die Zygote, deren Kern bei der Keimung eine Reduktionsteilung ausführt, welche die durch die Befruchtung verdoppelte Zahl der Chromosomen wieder auf die einfache Zahl zurückführt. Mit dieser Reduktionsteilung ist noch keine Ge-

1) A. a. O., 1908, S. 41.

schlechtstrennung verbunden. Vielmehr sind die Teilungsprodukte der Zygote übereinstimmend hermaphrodit. In den haploiden Individuen, die aus ihnen hervorgehen und die A. F. Blakeslee<sup>1)</sup> als homothallisch bezeichnen würde, vollziehen sich erst die Geschlechts-sonderungen, denen die männlichen Antheridien und die weiblichen Oogonien ihre Entstehung verdanken. Ist aber eine gegebene Chlorophyceae getrenntgeschlechtlich oder heterothallisch, d. h. produziert sie nur Antheridien oder nur Oogonien an einem gegebenen Individuum, so vollzieht sich, wie sich bestimmt jetzt annehmen läßt, die Geschlechtstrennung bei der Reduktionsteilung, in der keimenden Zygote, die zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Nachkommen liefert.

Mit voller Sicherheit hat sich diese Trennung der Geschlechter im Anschluß an die Reduktionsteilung bei den diöcischen Moosen nachweisen lassen. Bei den Moosen geht bekanntlich aus dem befruchteten Ei nicht gleich wieder die haploide, ursprüngliche Generation hervor, sondern das diploide Sporogon, welches als besonderes Gebilde sich ausgestaltet hat, und das diploide Glied in dem Generationswechsel dieser Pflanzen repräsentiert. Die Reduktionsteilung stellt den Schlußakt in der Entwicklung der diploiden Generation dar. Sie vollzieht sich in besonderen hierfür angelegten Gonotokonten, den Sporenmutterzellen, die vier haploide Sporen liefern. Die Vierzahl der Teilungsprodukte ist mit dem Vorgang der Reduktionsteilung ursächlich verknüpft und kehrt in den Gonotokonten des Pflanzen- und Tierreichs stets wieder. Die von dem diploiden Sporogon der Moose erzeugten haploiden Sporen, geben der haploiden Generation der Moose, den eigentlichen Moospflänzchen wieder den Ursprung und so wechseln die haploiden Gametophyte und diploiden Sporophyte dauernd im Generationswechsel jedes Individuums ab. Ist die betreffende Spezies monöcisch, also hermaphrodit, so ist die Reduktionsteilung nicht mit einer Trennung der Geschlechter in den Sporen verbunden, letztere vollzieht sich erst innerhalb des Moospflänzchens bei Bildung der Geschlechtsorgane. Handelt es sich hingegen um eine diöcische, also getrenntgeschlechtliche Moosart, so wird die Geschlechtstrennung bei der Reduktionsteilung vollführt. Daß dem so ist,

---

1) Differentiation of sex in Thallus, Gametophyte und Sporophyte, Bot. Gazette, Vol. XLII, 1906, p. 161 und The biological significance and control of sex, Science N. S., Vol. XXV, 1907, p. 366.

dafür hat sich bei dem Lebermoos *Sphaerocarpus* der direkte Beweis erbringen lassen<sup>1)</sup>. Die vier Sporen, die aus jeder Sporenmutterzelle hervorgehen, keimen nämlich bei diesem Lebermoos ohne sich zu trennen, zwei männlichen und zwei weiblichen Pflänzchen den Ursprung gebend<sup>2)</sup>. Auch bei den diöcischen Moosen ist das Sporogon hermaphrodit, da sich zu seiner Bildung Spermakern und Eikern im Ei vereinigen. Daher die Moospflänzchen, die man durch Sprossung aus den Sporogonen künstlich hervorzulocken vermag, unter allen Umständen monöcisch sind, mag es sich um eine monöcische oder diöcische Spezies handeln. Diese eigenartigen Moospflänzchen sind diploid, ungeachtet sie der haploiden Generation gleichen. Daß sie, aus den Sporogonen diöcischer Arten erzogen, monöcisch werden, haben Élie und Emile Marchal<sup>3)</sup> in sinnreich durchgeführten Versuchen erwiesen. Sie erzielten auf solchem Wege monöcische Individuen von Arten, die in der Natur nur im diöcischen Zustand bekannt sind. Um ihre Geschlechtsprodukte zu bilden, schritten diese monöcischen Individuen im Innern ihres Körpers zu sexuellen Scheidungen, welche die betreffende Spezies sonst in ihren Gonotokonten ausführt. Ob nun solche Scheidungen im Soma bei Anlage der Geschlechtsprodukte, ob sie in den Gonotokonten sich vollziehen, es handelt sich augenscheinlich um dieselben Vorgänge, die als solche somit nicht wie Mendelsche Spaltungen von Merkmalpaaren, an Reduktionsteilungen in den Gonotokonten geknüpft zu sein brauchen.

Phylogenetisch waren die Geschlechtssonderungen im Soma überhaupt die ursprünglichen. Ihre Verknüpfung mit der Reduktionsteilung ist ein sekundärer Vorgang. Er stellte sich als einfachstes Mittel ein für Diöcie.

Mit Beachtung dieser Gesichtspunkte, wollen wir den Weg verfolgen, den die sexuellen Differenzierungen innerhalb jener Entwicklungsreihe einschlugen, die von den homosporen Farnen,

1) Vgl. meine Arbeit: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw., S. 4.

2) Die Kulturen, welche W. D. Hoyt bei der diöcischen *Dictyota dichotoma* aus Tetrasporen erzielte, die einem Individuum entstammten, lassen es ihm wahrscheinlich erscheinen, daß die eine Hälfte dieser Tetrasporen männlich, die andere weiblich war, daß somit an die Reduktionsteilung die bei *Dictyota dichotoma* zur Bildung der Tetrasporen führt, die Geschlechtssonderung geknüpft ist. *Alternation of generation and sexuality in Dictyota dichotoma*, Bot. Gazette, Vol. 49, 1910, p. 56.

3) Aposporie et sexualité chez les Mousses. Bull. d. l'Acad. roy. de Belgique, Classe des Sciences, No. 7, 1907, p. 765.

durch die heterosporen Filicoiden, zu den Phanerogamen führte. Zur richtigen Würdigung des ganzen Entwicklungsganges ist es erforderlich, daß wir die sexuellen Verhältnisse beider im Generationswechsel dieser Gewächse vertretenen Generationen gleichmäßig beachten.

Die Reduktionsteilung, die zur Sporenbildung bei den homosporen Farnen führt, ist mit keiner Geschlechtssonderung verbunden. Die Sporen sind hermaphrodit veranlagt und die beiden in ihnen vertretenen sexuellen Tendenzen werden nacheinander in der Ontogenie des haploiden Gametophyts aktiviert. In der Zygote kommen sie wieder zur Vereinigung, um in dem kormophyten Sporophyt, der somit hermaphrodit ist, verbunden zu bleiben, und auch nicht, wie eben schon hervorgehoben wurde, in den Gonotokonten dieses Sporophyts eine Trennung zu erfahren. Ein solcher Farn verhält sich wie ein monöcisches Moos. Daß aber bei den Moosen in dem Sporophyt beide Geschlechtstendenzen tatsächlich latent vertreten sind, das läßt sich, wie wir gesehen haben, aus den diploiden Gametophyten nachweisen, wenn man zu deren Bildung den Sporophyt künstlich anregt.

Die Diöcie, zu der bei manchen homosporen Filicoiden der Gametophyt mehr oder weniger neigt, wird nur durch äußere Einflüsse veranlaßt. Seiner Anlage nach ist dieser Gametophyt monöcisch und die sich in der Phylogenie der Filicoiden weiterhin vollziehenden Geschlechtssonderungen gehen nicht von ihm aus, sondern von dem diploiden Sporophyt. Sie stellen sich an letzterem nicht erst während der Reduktionsteilung der Gonotokonten, wie bei den diöcischen Moosen ein, sondern schon bei den Entwicklungsvorgängen, die zur Bildung der Gonotokonten führen, so daß diese bereits männlich oder weiblich sind. Sämtliche aus den in den Mikrosporangien erzeugten Gonotokonten durch Reduktionsteilung hervorgegangenen Mikrosporen geben nur männlichen Gametophyten den Ursprung, während die Reduktionsteilung der Gonotokonten der Makro-(Mega-)Sporangien entstammenden Makro-(Mega-)Sporen nur weibliche Gametophyten produzieren. Der Befruchtungsvorgang liefert naturgemäß wieder Sporophyte, die die Fähigkeit, beide Geschlechter zu erzeugen, in sich vereinigen und sie weiterhin bei der Anlage von Mikro- und Makrosporangien auch betätigen. Daß diese Betätigung sich durch besondere Gestaltungsvorgänge am Sporophyt kenntlich macht, ist eine neue Errungenschaft in dieser phylogenetischen Entwicklungsreihe, durch welche

die homosporen Filicoiden zu heterosporen werden. Diesen Schritt haben die verschiedenen Familien der Filicoiden unabhängig voneinander vollzogen, als wenn er im weiteren Fortschritt ihrer Entwicklung ihnen durch ihre zuvor erworbenen Eigenschaften aufgedrungen wäre. Die so gewonnene Heterosporie wird innerhalb der Bahn, die zu den Phanerogamen aufwärts führt, weiterhin festgehalten. Für die dort übliche Geschlechtsbezeichnung ist diese Heterosporie allein maßgebend. Das Geschlecht der haploiden Generation kommt hierfür nicht mehr in Betracht, wie denn diese haploide Generation immer vollständiger in den Körper der diploiden aufgenommen wird und ihre Selbständigkeit einbüßt. Männliches und weibliches Geschlecht bei den Phanerogamen werden fortan nur noch nach jenen äußerlich auffälligen „Geschlechtsorganen“ unterschieden, die aus dem diploiden Sporophyt hervortraten und einerseits die Mikrosporen oder Pollenkörner, andererseits die Makrosporen oder Embryosäcke erzeugen. Eine andere sexuelle Sonderung als die, welche zur Bildung der Mikro- und Makrosporen führt, gibt es im Generationswechsel der heterosporen Metaphyten nicht. Aus der Teilung der Mikrosporenmutterzellen gehen Sporen hervor, die nur männliche Geschlechtsprodukte, aus der Teilung der Makrosporenmutterzellen nur solche, die weibliche Geschlechtsprodukte erzeugen.

Würde der aus der Vereinigung der Geschlechtsprodukte hervorgegangene Sporophyt in allen Fällen hermaphrodite Tendenzen äußern und Mikro- und Makrosporen ausbilden, so läge ein weiteres sexuelles Problem, als das bisher entwickelte, für das Pflanzenreich nicht vor. Doch gibt es auch Phanerogamen, die an ihrem Sporophyt entweder nur Mikrosporen, oder nur Makrosporen erzeugen, demgemäß männlich oder weiblich sind, und aus dieser Diöcie erwachsen uns neue sexuelle Probleme. Ja, solche diöcische Phanerogamen, so gering auch ihre Zahl gegenüber den hermaphroditen ist, hat man vornehmlich zum Studium sexueller Fragen im Pflanzenreich herausgezogen, wegen der Analogie, die sie in ihrer Geschlechtsverteilung mit den Tieren darbieten und weil man hoffte, daß von ihnen aus einiges Licht auch über die Ursachen der Geschlechtsverteilung bei den Tieren sich ausbreiten könnte.

Nach Anknüpfungspunkten für die Geschlechtsverschiedenheit der diploiden Generation bei Phanerogamen wie bei Metazoen, mußte man in den Geschlechtsprodukten der haploiden Generation suchen. Daß Spermatozoen, bezw. Spermakerne, männliche, Eier

weibliche Geschlechtsprodukte sind, daran war nichts zu ändern, doch schien damit nicht ausgeschlossen, daß sie Träger von Eigenschaften seien, die über ein von dem eigenen unabhängiges Geschlecht in der diploiden Generation, die aus ihrer Vereinigung hervorgehen soll, entscheiden. Parthenogenetische Vorgänge im Tierreich lehrten ja, daß es Fälle gibt, wo aus unbefruchteten Eiern Männchen hervorgehen können, also die weibliche Natur des Eies als Geschlechtsprodukt kein Hindernis für es bildet, daß es eine männliche Entwicklungsrichtung einschlage.

Ich habe es versucht, für die Ursachen, welche über das Geschlecht im Pflanzenreich entscheiden, eine phylogenetische Grundlage zu gewinnen, und das scheint mir der Weg zu sein, auf dem auch in den verschiedenen Abteilungen des Tierreiches dieser Aufgabe näher zu treten wäre.

Die Phylogenie der Sexualität, wie sie für die Phanerogamen aus dem Verlauf der Entwicklungsreihe, die in ihnen gipfelt, sich ergibt, scheint mir zu verlangen, daß man auch für Diöcie, wo sie bei ihnen sich einstellt, an jener Geschlechtssonderung festhalte, die sich im Sporophyt bei Anlage der Mikro- und Makrosporenmutterzellen vollzogen hat. Ich möchte mich daher so lange, als sicher gestellte Tatsachen es nicht anders verlangen, auf den Standpunkt stellen, daß die Pollenkörner diöcischer Phanerogamen alle männlich, die Eier alle weiblich sind, nicht aber daß ein Teil der Pollenkörner oder Eier mit der Tendenz zum einen, ein Teil mit der Tendenz zu dem anderen Geschlecht ausgestattet sein könne. Halte ich aber an der männlichen Tendenz aller Pollenkörner, an der weiblichen aller Eier fest, so ver füge ich nur über Verschiedenheiten in der Stärke dieser Tendenz, um mir die Ursachen der phanerogamen Diöcie verständlich zu machen. Sowohl C. Correns wie Fr. Noll waren, und zwar unabhängig voneinander, zu dem experimentellen Ergebnis gelangt, daß für die Diöcie bei Phanerogamen der Pollen verantwortlich zu machen sei. Ihre Versuche mit diöcischen Angiospermen führten sie zu dem Schlusse, daß die Tendenz der Eier eine übereinstimmend weibliche sei. Doch stattete C. Correns<sup>1)</sup> die Pollenkörner mit sexuell gegensätzlichen Tendenzen aus, dabei annehmend, daß von den vier Körnern, die jede Mutterzelle erzeugt, zwei männlich und zwei weiblich veranlagt

---

1) Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts, 1907.

seien. Das war Fr. Nolls<sup>1)</sup> Ansicht nicht, der es vielmehr für wahrscheinlich erklärte, daß alle Pollenkörner männlich gestimmt seien, doch so, daß von den vier Teilungsprodukten jeder Pollenmutterzelle zwei diese Stimmung in höherem, zwei in geringerem Maße besäßen. C. Correns schöpfte die Beweise für seine Schlußfolgerungen aus seinen Kreuzungsversuchen zwischen der diöcischen *Bryonia dioica* und der monöcischen *Bryonia alba*. Die Weibchen der diöcischen *B. dioica* mit Pollen der *B. alba* bestäubt, ergaben als Nachkommen nur, bezw. so gut wie nur Weibchen. Die Diöcie der *B. dioica* dominierte über die Monöcie der *B. alba*. Daß aber zugleich nur Weibchen entstanden, ließ folgern, daß alle Eier der *Bryonia dioica* weiblich disponiert sein mußten. Wurden weibliche Blüten der monöcischen *B. alba* mit Pollen der diöcischen *B. dioica* befruchtet, so bestand die Nachkommenschaft annähernd zur Hälfte aus Männchen und Weibchen. W. Bateson<sup>3)</sup>, der die C. Correnschen Versuche mit den beiden Bryonien wiederholte und dieselben Ergebnisse wie er gewann, glaubt diese jedoch umdeuten zu müssen. Die sexuell gegensätzlichen Tendenzen sollen bei *Bryonia dioica* den Eiern, bei *B. alba* den Pollenkörnern zuzusprechen sein, eine solche Verschiedenheit zwischen zwei nahe verwandten Spezies somit möglich sein. Bei W. Bateson wird diese Vorstellung durch den Wunsch erweckt, die bei diöcischen Angiospermen gewonnenen Ergebnisse über Vererbung des Geschlechts mit dem Ausfall bestimmter tierischer Versuche in Einklang zu bringen und auch die sexuellen Sonderungen den Mendelsschen Regeln unterzuordnen, worauf ich später zurückkomme. George Harrison Shull<sup>4)</sup>, der auch auf dem letzteren Standpunkt steht, sucht seinerseits die Berechtigung der von C. Correns aus seinen *Bryonia*-Versuchen gezogenen Schlüsse dadurch abzuschwächen, daß er darauf hinweist, daß es sich hierbei um Kreuzungen zwischen zwei verschiedenen Arten handelt, wobei unter Umständen bestimmte Merkmaltrennungen unterbleiben. Fr. Noll<sup>5)</sup> stützte seine Ansicht vornehmlich auf Bestäubungsversuche mit Hanf, *Cannabis sativa*. Von einzelnen Weibchen, deren sämtliche Blüten mit gemischtem Pollen, der von

1) Vorläufiger Abschluß der Versuche über die Bestimmung des Geschlechts bei diöcischen Pflanzen. Sitzungsber. d. Niederrh. Ges. in Bonn, Naturwiss. Abt., 1907, S. 68.

2) Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes, 1907, S. 21 ff.

3) Mendels Principles of Heredity, 1909, p. 166 ff.

4) Inheritance of Sex in Lychnis. Bot. Gazette, Bd. 49, 1910, p. 111.

5) A. a. O., S. 77 ff.

verschiedenen Männchen stammte, bestäubt wurden, erntete er Nachkommen, deren Geschlecht wechselnde Zahlenverhältnisse aufwies, die keinerlei Gesetzmäßigkeit verrieten. Er schloß daraus, daß die Eier nicht verantwortlich für die Einhaltung bestimmter Zahlenverhältnisse unter den Geschlechtern seien. Hingegen stellte sich das zu erwartende Zahlenverhältnis ein, wenn die sämtlichen Pollenkörner eines Männchens zur Bestäubung beliebig vieler Weibchen verwendet und die Nachkommen auf ihr Geschlecht geprüft wurden. Wie schon erwähnt, kam Fr. Noll zu dem Ergebnis, daß die Eier der von ihm geprüften Diöcisten übereinstimmend weiblich veranlagt waren, die Pollenkörner verschieden stark männlich. Das ist die Auffassung, die ich mir aus phylogenetischen Gründen auch bilden mußte, und die sich demgemäß mit der Fr. Noll'schen deckt. Wie weit Fr. Noll berechtigt war, aus seinen Versuchen den von ihm gezogenen Schluß wirklich zu ziehen, ist eine andere Frage. Seine Kulturen hätten sehr wohl auch einen anderen Ausfall haben können, als den, der sich einstellte. Eine männliche Hanfpflanze produziert etwa 12500000 Pollenkörner<sup>1)</sup>. Da Fr. Noll ein kleines Exemplar wählte, so mag es die Hälfte gewesen sein. Der mit dünnem Marderpinsel den Narben aufgetragene Pollen mußte nach Hunderten zählen. Je ein Pollenkorn konnte aber für die einzige Samenanlage der Blüte jedesmal zur Verwendung kommen. Welchem Korn das gelang, war Sache des Zufalls, ein Zufall, der somit auch das Gesamtergebnis der Ernte bestimmen mußte, soweit diese nicht etwa aus nach sehr vielen Tausenden zählenden Individuen bestand. Das war aber in den genannten Versuchen nicht der Fall.

Von den phylogenetischen Gesichtspunkten aus, die mich bei Beurteilung der sexuellen Verhältnisse des Pflanzenreiches leiteten, konnte ich nur mit einer solchen Vorstellung wie die, welche Fr. Noll glaubte aus seinen Versuchen ableiten zu müssen, rechnen, also mit der Annahme, daß die Eier mit gleich stark weiblicher, die Pollenkörner mit verschieden starker männlicher Tendenz ausgestattet seien. Dabei konnte aber weiter erwogen werden, ob der an die Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen allem Anschein nach geknüpfte Sonderungsvorgang zwei Pollenkörner mit stärkerer, zwei mit schwächerer männlicher Tendenz ausstatte, oder ob er die männliche Potenz zwei Pollenkörnern ganz zuteile, die beiden

---

1) Vgl. meine Angabe in Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw., S. 34.

anderen aber in dieser Beziehung leer ausgehen lasse, somit neutral mache. Die erste der beiden Annahmen erscheint mir allein zulässig, einmal vom phylogenetischen Standpunkt aus, zweitens weil sie mir leichter das Auftreten männlicher Blüten an weiblichen Stöcken, etwa jenen einer *Mercurialis annua*, erklärt. Würden nämlich zur Erzeugung der *Mercurialis*-Weibchen Pollenkörner mit weiblicher Tendenz mit Eiern ebensolcher Tendenz zusammenwirken, woher sollte sich dann jenes Quantum an männlicher Tendenz in dem Weibchen ableiten, das zur Aktivierung der Anlagen für die männlichen Blüten nötig ist? Daß die sexuelle Tendenz der Geschlechtsprodukte, welche die haploide Generation erzeugt und die über das Geschlecht der diploiden Generation entscheiden, aber tatsächlich einer Abstufung fähig ist, werden wir noch weiter zu begründen suchen.

Den Eiern diöischer Angiospermen scheint in Wirklichkeit eine sexuell gleichartige Tendenz zuzukommen. Daß das Verhalten der Eier in dieser Beziehung ein anderes als das der Pollenkörner sein könne, ist unschwer zu begreifen, berücksichtigt man die Verschiedenheiten, die auch im übrigen die Entwicklung aufweist, die mit der Bildung der einen und der anderen Geschlechtsprodukte endet. Schon die Wege, die zur Bildung der Pollen- und Embryosackmutterzellen führen, divergieren; noch weit mehr aber die Vorgänge, die sich hierauf in diesen Mutterzellen abspielen. Weiter wäre zu berücksichtigen, daß lange, bevor Diöcie bei einzelnen Angiospermen den Hermaphroditismus ablöste, jene Reduktion der Anlagen in den Embryosackmutterzellen sich vollzogen hatte, durch welche die Zahl der Eier auf ein einziges Ei beschränkt wurde. Eine Verteilung ungleich starker weiblicher Tendenzen auf die Eier konnte, bei dann erst sich einstellender Diöcie, kaum noch mit irgend einem Nutzeffekt folgen. Die in einer Mutterzelle entstehenden vier Pollenkörner pflegen aber sämtlich die funktionsfähige Ausbildung zu erlangen und können in Wirkung treten. Von diesem sonst allgemein gültigen Verhalten bieten nur die diöischen Cyperaceen eine eigentümliche Ausnahme. Bei den Cyperaceen kommt von den vier Anlagen einer Pollenmutterzelle nur eine einzige zur Reife; die anderen drei werden frühzeitig verdrängt<sup>1)</sup>.

1) Vgl. hierzu N. Wille in Christiania Vidensk. Selsk. Forhandl. 1882, Nr. 16 und ausführlich 1886, Nr. 5, S. 41; meinen Aufsatz: Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen usw., 1884, S. 11; H. O. Juel in den Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, 1900, S. 649; meinen Aufsatz in den Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1901, S. 451.

Da sich die monöcischen Cyperaceen schon so verhalten, dürfte ihren wenigen diöcischen Arten die Einrichtung fertig übermittelt worden sein. Wir müssen nun wohl annehmen, daß bei diesen Diöcisten sich auch eine Scheidung in der Stärke der männlichen Tendenz innerhalb der Pollenmutterzellen im Anschluß an die Reduktionsteilung vollzieht. Ob nun aus den vier zunächst vorhandenen Anlagen in jedem Einzelfall ein stärker oder schwächer disponiertes Pollenkorn funktionsfähig hervorgeht, mag vom Zufall abhängen. Es dürfte unter diesen Umständen nicht ohne Interesse sein, an Orten, wo viel Individuen von *Carex dioica* oder *C. Davalliana* wachsen, festzustellen, wie sich die Verhältniszahl der Geschlechter bei diesen Pflanzen darstellt.

Im Anschluß an das Verhalten der Pollenkörner bei den Cyperaceen wäre darauf hinzuweisen, daß neuerdings auch im Tierreich bei viviparen Aphiden Fälle bekannt wurden, wo ein Teil der aus einer Spermatogonie erzeugten Samenzellen degeneriert. Das schildert W. B. von Baehr<sup>1)</sup> für *Aphis saliceti* und N. M. Stevens<sup>2)</sup> auch noch für andere Blattläuse. Aus den Spermatogonien gehen je zwei Tochterzellen hervor, von denen die eine aber kleiner ist und degeneriert, während die andere, größere, sich teilt, um zwei Samenzellen zu liefern. Bei der Biene, der Hornisse und den Ameisen wird nach Friedrich Meves und Jules Duesberg<sup>3)</sup> die erste Kernteilung in der Spermatogenese zwar eingeleitet aber nicht durchgeführt und nur eine kleine kernlose Cytoplasmaknospe von dem Körper der Spermatogonie abgeschnürt. Der zweite Teilungsschritt beruht bei der Hornisse und den Ameisen auf Kernteilung und Bildung von zwei gleich großen kernhaltigen Zellen, bei der Biene von einer kernhaltigen Knospe, die der Schwesterzelle bedeutend an Größe nachsteht und schließlich abstirbt, so daß bei der Hornisse und den Ameisen zwei Samenzellen, bei der Biene sogar nur eine Samenzelle aus der Spermatogonie hervorgehen. Das sind also Fälle, wo auch im Tierreich nicht wie sonst die vier

1) Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von *Aphis saliceti*. Arch. f. Zellforsch., Bd. III, 1909, S. 294.

2) Anmerkung auf S. 5 des Sonderabzugs aus dem Sitzungsber. d. physik.-med. Gesellsch. in Würzburg, 17. Dez. 1908 mit Th. Boveris Vortrag über Beziehung des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung.

3) Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 70, 1907, S. 422 ff. und die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse. Ebenda Bd. 71, 1908, S. 571.

Teilungsprodukte des männlichen Gonotokonten in Funktion treten. Sie scheinen es auch in anderen Fällen nicht zu tun, wo über Dimorphismus von Spermatozoen berichtet wird, worauf ich noch später zurückkomme.

Einem Einwand, der gegen die Annahme erhoben werden kann, daß den Eiern der Angiospermen übereinstimmend weibliche Tendenz zukommt, sei hier gleich begegnet. Wenn aus den Eiern einer hermaphroditen Angiosperme, etwa einer *Eualchimilla*, sich apogam eine neue Pflanze entwickelt, so ist sie nicht weiblich, sondern hermaphrodit. Das beweist aber sicherlich nicht, daß auch normale Eier hermaphrodit sind, vielmehr nur den bei solchen apogamen Pflanzen, bei welchen die Entwicklungsvorgänge in den Samenanlagen in die vegetative Sphäre zurückschlagen, damit auch die sexuelle Sonderung wieder rückgängig gemacht wird. Das apogame mit der diploiden Chromosomenzahl ausgestattete Ei unterscheidet sich eben auch darin von einem normalen Ei, daß es nicht weiblich disponiert ist, sondern die hermaphroditen Tendenzen des Sporophyts, der es erzeugte, in sich vereinigt. Aus den Eiern einer diöcischen, angiospermen, apogamen Pflanze, etwa der Urticacee *Elatostema sessile*, gehen demgemäß, dem weiblichen Geschlecht des Individuums entsprechend, das sie trägt, nur Weibchen hervor<sup>1)</sup>. So auch pflanzt sich die diöcische apogame *Antennaria alpina*<sup>2)</sup> auf gleichem Wege aus ihren diploiden Eiern nur weiblich fort. Und im Anschluß daran sei daran erinnert, daß nicht minder aus den haploiden Eiern der *Chara crinita*, also durch typische Parthogenese<sup>3)</sup>, in welcher die Eier rein ihre sexuelle Tendenz offenbaren müssen, nur weibliche Nachkommen hervorgehen.

Die Versuche über Geschlechtsvererbung bei diöcischen Angiospermen, ganz besonders die, welche wir C. Correns verdanken, legen es nahe, den Pollenkörnern dieser Pflanzen den bestimmenden Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommen zuzuschreiben. Weiter wird man geneigt sein, die Sonderungen, welche über die sexuelle

1) Jakob Modilewsky, Zur Samenbildung einiger Urticifloren, Flora, Bd. 98, 1908, S. 439; vgl. auch E. Strasburger, Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVII, 1910, S. 266 ff.

2) H. O. Juel, Vergl. Unters. über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. 33, Nr. 5, 1900, S. 19, 35.

3) E. Strasburger, Einiges über Characeen und Amitose. Wiesner-Festschrift, 1908, S. 39.

Stimmung der Pollenkörner entscheiden, in Verbindung zu bringen mit dem Vorgang, der die Spaltung der Merkmalpaare in den Pollenmutterzellen vollzieht, d. h. mit der Reduktionsteilung. Für diese letztere Annahme sind jetzt direkte Anknüpfungspunkte gewonnen, in dem direkten Nachweis, daß bei diöcischen Moosen tatsächlich die sexuelle Sonderung mit der Reduktionsteilung verknüpft ist<sup>1)</sup>. Daß Ähnliches aber auch für diöcische Angiospermen gelte, dafür scheinen solche Fälle zu sprechen, in welchen eine gegebene Art in annähernd gleich viel männlichen und weiblichen Individuen auftritt. Aus solchen Halbierungen, wie sie die Reduktionsteilung mit sich bringt, müßten sich ja derartige Verhältnisse ergeben. Der direkte Nachweis, daß dem wirklich so sei, ist aber noch zu erbringen.

Der nämliche Gedanke nun, der mich vor drei Jahren veranlaßte, nach einem diöcischen Moos zu suchen, dessen Sporen, ihrem Ursprung gemäß, in Tetraden verbunden bleiben und so keimen, bei welchem man daher direkt das Geschlecht der Nachkommen einer Tetrade feststellen kann, ließ mich auch Umschau nach einer diöcischen Angiosperme halten, die zu einem ähnlichen Versuch geeignet wäre. Nur eine einzige Pflanze schien mir Aussicht auf Erfolg zu bieten, nämlich *Helodea*<sup>2)</sup> *canadensis*. Nicht nur ist sie streng diöcisch, und nur an ganz bestimmten Standorten Nordamerikas zwittrig, sondern es kommt ihren Pollentetraden eine verhältnismäßig so bedeutende Größe zu, daß die Hoffnung berechtigt schien, man würde sie einzeln für die Bestäubung verwenden können. Die Trennung der Männchen von den Weibchen konnte bei einer Wasserpflanze zudem keine Schwierigkeit bereiten und damit hier zugleich erreicht werden, daß jede Gefahr einer zufälligen Bestäubung ausgeschlossen sei<sup>3)</sup>.

Da kam es denn aber darauf an, in den Besitz lebender männlicher Individuen von *Helodea canadensis* zu gelangen, wo

1) E. Strasburger, Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw. Histol. Beitr., Heft VII, 1909, S. 6.

2) Fast immer unrichtiger Weise *Elodea* geschrieben. Vgl. Paul Ascherson und Paul Graebner, Synopsis der mitteleuropäischen Flora, Bd. I, 1896—98, S. 400.

3) Andere Arten der Gattung *Helodea* könnten wohl auch in Betracht kommen, aber noch schwieriger zu beschaffen sein. Vielleicht wäre auch die Gattung *Halophila* geeignet. Diöcische Cyperaceen sind nicht zu brauchen, da nur ein Pollenkorn der Tetrade zur Ausbildung gelangt. Die Juncaceen hätten die gewünschten vier zur Tetrade verbundenen Pollenkörner aufzuweisen, doch müßte man nach den diöcischen Gattungen in den Anden suchen.

doch die Pflanze nur in weiblichen Exemplaren in Europa vertreten ist. Denn es existiert über männliche Pflanzen in Europa nur eine Angabe von D. Douglas aus dem Jahre 1880, der solche in Schottland gefunden haben will<sup>1)</sup>. Von den weiblichen Pflanzen heißt es<sup>2)</sup>, daß sie zuerst 1836 in einem Teiche zu Warringstown in Irland beobachtet worden seien. Sicher ist, daß sie 1842 sich bereits in Schottland befanden. Ihre Einwanderung auf den europäischen Kontinent begannen sie über Belgien und Holland im Jahre 1860. Sie vermehrten sich in Europa bisher, sofern man von jener Angabe über männliche Pflanzen in Schottland absehen will, nur auf vegetativem Wege.

Ich wandte mich nach Chicago an Charles Joseph Chamberlain mit der Bitte um Zusendung männlicher *Helodea*-Pflanzen. Ich wiederholte weiterhin diese Bitte an Robert B. Wylie in Jova City, der sich eingehend mit *Helodea canadensis* beschäftigt hatte und seine Untersuchungen über diese Pflanze in der *Botanical Gazette* von 1904 veröffentlichte<sup>3)</sup>. Charles Joseph Chamberlain beauftragte auch seinen Schüler Jacob Schramm, mir die in Betracht kommenden Pflanzen zu schicken. Die Sendungen begannen im Sommer 1907 und wurden fortgesetzt, doch ohne das gewünschte Ergebnis. Trotz verschiedenartigster Verpackung kamen die Pflanzen stets tot in Bonn an. Ich richtete nun an Charles Joseph Chamberlain die Bitte, mich mit reifen Samen der Pflanze zu versorgen. Diese wurden von ihm in Wolf Lake, 14 km von Chicago in den ersten Septembertagen 1909 gesammelt und legten den Weg nach Bonn zwischen Sproßstücken frei, auch innerhalb der Früchte, in einem mit Wasser zum Teil angefüllten Glas, außerdem zwischen feuchten Sägespänen zurück. Charles Joseph Chamberlain schrieb gleichzeitig, es sei nicht leicht gewesen, die Samen aufzufinden und zu sammeln. Ob *Helodea* die Hoffnungen, die ich auf sie setzte, erfüllen würde, fügte er hinzu, sei nicht sicher, da meist nur ein oder zwei Samen in einer Frucht vorhanden seien, selten vier. — Der Zufall fügte es, daß gleichzeitig mit dem Samen, auch eine Sendung männlicher Pflanzen in

1) *Science Gossip*, Vol. XVI, p. 227; vgl. F. E. Weiß in *Memoirs and Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society*, Vol. 53, Part. II, 1909, No. 11, p. 6.

2) R. Caspary, *Die Hydrillen*, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 1, 1858, S. 436 ff. und P. Ascherson und P. Graebner, a. a. O., S. 402.

3) *The Morphology of *Elodea canadensis**, Vol. XXXVII, p. 1.

Bonn anlangte, an denen einige Gipfeltriebe nicht ganz tot zu sein schienen. Diese wurden in ein Aquarium gesetzt, zugleich die Aussaat der Samen vorgenommen. Zu meiner Freude wuchsen die Gipfeltriebe weiter; von etwa 30 Samen keimten sechs. Beide Kulturen überstanden den Winter, entwickelten sich überaus kräftig im Laufe dieses Frühjahrs, verzweigten sich sehr stark, und lieferten Anfang Juni die ersten Blüten. Die Kultur aus den gesteckten Gipfelsprossen ergab, wie zu erwarten stand, rein männliche Pflanzen. Aus den Samen gingen sowohl männliche wie weibliche Individuen auf. So war denn nach fast dreijährigen Bemühungen dieser erste Erfolg erreicht. Meinen amerikanischen Kollegen, vor allem Charles Joseph Chamberlain, bin ich für ihre Hilfe zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

Die Kulturen setzte ich in Aquarien, die in einem Glashauss aufgestellt waren, und in gemauerten Behältern im Freien fort. Ein solcher Behälter im Freien enthielt auch die weibliche *Helodea canadensis* in Exemplaren, die von jenen Einwanderern abstammten, die vor 70 Jahren nach Europa gelangten, und seitdem ungeschlechtlich sich fortgepflanzt haben.

Die weiblichen Blüten, besonders an den seit altersher hier existierenden Exemplaren, ließen zunächst etwas auf sich warten, dann stellten sie sich aber massenhaft ein. Mitte Juni waren die Versuche im vollen Gang, im Freien wie in den Aquarien. Viele Hunderte von Blüten wurden bestäubt von mir und von dem Techniker am botanischen Institut, Hubert Sieben. Die Bestäubung wurde ganz ausnahmslos mit nur einer Tetrade ausgeführt, eine Operation, die sich als durchaus nicht schwierig herausstellte. Die Tetraden werden von vier Pollenkörnern gebildet, die im Durchschnitt 0,14 mm lang und 0,1 mm breit sind. Die vier Körner sind in der Tetrade aufrecht stehend zu denken. Die ganze Tetrade mißt übers Kreuz etwa 0,2 mm, in der Diagonale etwa 0,227 mm. Man sieht also die Tetraden ganz gut mit dem bloßen Auge und es gelingt leicht, sie mit Hilfe eines Roßhaars, das in einem Nadelhalter befestigt ist, von der Wasseroberfläche, auf der sie schwimmen, abzufischen, und auf die Narben einer weiblichen Blüte zu übertragen. Gelegentlich habe ich auch die Spitze einer feinen Pinzette zu dieser Manipulation benutzt. Da Robert B. Wylie<sup>1)</sup> angibt, daß meist nur ein Pollenkorn der Tetrade keime,

---

1) A. a. O., S. 14.

wohl auch zwei Pollenkörner Schläuche treiben, niemals aber alle vier, so bemühten wir uns, die Tetrade so auf der weiblichen Blüte anzubringen, daß die Keimung aller vier Pollenkörner durch ihre Lage begünstigt werde. Wir setzten sie genau in die Mitte zwischen die drei Narben ein, aufrecht, damit alle vier Körner mit den Narbenpapillen in Berührung kommen. Jede Blüte wurde mebrmals mit der Lupe kontrolliert, um ganz auszuschließen, daß sie etwa durch irgend ein Versehen mehr als ein Pollenkorn erhalten habe.

Daß die Blüten bei solcher Bestäubung ansetzen können, ließ sich alsbald feststellen. Die Anschwellung der Fruchtknoten war schon nach 14 Tagen deutlich zu erkennen.

An sonnigen Tagen pflegten die meisten männlichen Blüten zwischen 9 und 10 Uhr morgens an die Oberfläche des Wassers zu gelangen. Robert B. Wylie hat den Vorgang eingehend geschildert<sup>1)</sup>. In der reifen Blütenknospe sammelt sich Gas an und drängt die Kelchblätter auseinander. Dann öffnen sich auch schon die Antheren. Durch die Gasblase wird die Blütenknospe spezifisch leichter als das Wasser und reißt schließlich von ihrer Ansatzstelle ab. Die Knospe steigt dann rasch zur Wasseroberfläche empor und öffnet sich explosionsartig, sobald sie diese erreicht. Die Kelchblätter klappen nach abwärts um und auf ihnen schwimmt nun die aufwärts stehende Blüte. Die Tetraden werden beim Öffnen der Blüte in ihrem Umkreis verstreut. Als kleine weiße Körnchen umgeben sie die Blüte. Zwischen den Stacheln der Exine haftet Luft und verhindert die Benetzung der Tetrade. Durch den geringsten Luftzug wird die Blüte in Bewegung gesetzt, sie segelt in der Windrichtung fort, und ihr folgt die Schar ihrer Tetraden. Die langgestielte weibliche Blüte taucht aus dem Wasser hervor; die abwärts gekrümmten Narben breiten sich über dem Wasserspiegel aus. Unter normalen Verhältnissen kommen die schwimmenden Tetraden unschwer mit den Narbenpapillen in Berührung.

Um die Frage, die ich mir stellte, zu beantworten, müßte mir eine größere Zahl von Früchten je vier Samen liefern. Es gälte weiter aus solchen Samen vier Keimpflanzen zu erziehen und sie zum Blühen zu bringen. Früchte mit drei Samen hätten auch noch Wert, da sie der theoretischen Voraussetzung nach zwei Pflanzen des einen und eine Pflanze des anderen Geschlechts zu liefern hätten, nie aber drei Pflanzen desselben Geschlechts. Ich

---

1) A. a. O., S. 11 ff.

habe festgestellt, daß die amerikanischen Weibchen bis sechs Samenanlagen in den Fruchtknoten ihrer Blüten bergen, sie könnten somit die verlangten vier Samen, nach Befruchtung durch alle vier Pollenkörner einer Tetrade liefern. Ihrem Aussehen nach unterscheiden sich die vier Pollenkörner einer Tetrade nicht voneinander und auch das mikroskopische Bild ihrer Querschnitte läßt sie als gleichwertig erscheinen. Also könnten sie wohl alle vier in Tätigkeit treten. Ist es doch Ch. Naudin <sup>1)</sup> seinerzeit gelungen, bei *Mirabilis Jalapa* und *longifolia*, Befruchtung mit drei und zwei Pollenkörnern, ja selbst mit einem Pollenkorn zu bewirken. Er wählte stets, wie er angibt, die schönsten Pollenkörner für die Versuche aus. Da die genannten *Mirabilis*-Arten durch die Größe ihrer Pollenkörner ausgezeichnet sind, so ließen sich diese Versuche mit ihnen unschwer ausführen. Allein trotz Auswahl bester Körner war es doch nur der geringste Teil der bestäubten Fruchtknoten, welcher ansetzte und keimfähige Samen lieferte. Lag das daran, daß die Pollenkörner, ungeachtet ihres so guten Aussehens, nicht übereinstimmend zu funktionieren vermochten, oder waren andere Hindernisse im Spiel? C. Correns <sup>2)</sup> kam bei der Wiederholung der Ch. Naudinschen Versuche an denselben *Mirabilis*-Arten zu dem Ergebnis, daß nur ein Teil ihrer Pollenkörner brauchbar sei. Bei *Mirabilis Jalapa* kommen, nach C. Correns, auf ein taugliches Pollenkorn vier, bei *M. longifolia* etwa drei untaugliche Pollenkörner. Ich will hoffen, daß dem bei *Helodea canadensis* anders sei.

Für die alten europäischen Weibchen der *Helodea canadensis*, die bei uns in Kultur stehen, liegen leider die Zahlenverhältnisse für die Samenanlagen weniger günstig, denn ich fand ihrer meist nur zwei bis drei in dem Fruchtknoten vor. Ihre Funktionsfähigkeit hatten diese Blüten nicht eingeübt, ungeachtet den sie tragenden Pflanzen die Befruchtung seit 70 Jahren vorenthalten worden war, doch zeigte sich diese Fähigkeit wesentlich geschwächt.

Über den Ausfall meiner Versuche hoffe ich übers Jahr berichten zu können. Werden sie überhaupt ein entscheidendes Ergebnis liefern, und wenn solches der Fall, dieses eine Bestätigung

1) Fécondation par un et deux grains de Pollen. Nouvelles recherches sur l'Hybridité dans les végétaux. Nouvelles archives du Muséum d'histoire naturelle, Paris, Bd. I, 1865, p. 35.

2) Über den Einfluß, welchen die Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner auf die Nachkommenschaft hat. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1900, S. 422.

meiner theoretischen Voraussetzungen, oder werden sie eine Überraschung bringen? Bemerkt sei im voraus, daß, selbst wenn der Ausfall ein solcher sein sollte, daß man aus ihm auf zwei männliche und zwei weibliche Samen in einer durch Einwirkung der vollen Tetrade erzeugten Frucht zu schließen hätte, damit nicht ausgemacht sein würde, ob die Pollenkörner der Tetrade sich nur in der Stärke der männlichen Tendenz unterschieden, oder ob je zwei von ihnen männlich, je zwei weiblich gestimmt waren. Ich müßte, auf Grund meiner Ansichten und Erfahrungen, dann für die erste Alternative eintreten. Unter allen Umständen hätten wir aber aus dem Nachweis von zwei männlichen und zwei weiblichen Samen in jeder Frucht zu schließen, daß es tatsächlich die Pollenkörner allein waren, die über das Geschlecht bestimmten.

Die Zahl der Früchte, die wir ernten werden, dürfte gegen die Zahl der vorgenommenen Bestäubungen sehr bedeutend zurückstehen, bei der großen Zahl vorgenommener Bestäubungen immerhin ansehnlich sein. Einige noch unreife Früchte, die ich opferte, um die Zahl der Samen zu zählen, die sie enthielten, haben mich nicht besonders erfreut, da keine von ihnen mehr als zwei Samen enthielt. Die größten Fruchtanlagen mußte ich natürlich schonen. Immerhin darf ich meine Hoffnung auf den Ausfall dieses Versuchs nicht zu hoch stimmen. Das bestimmt mich auch, jetzt schon über ihn zu berichten. Vielleicht rege ich damit zu ähnlichen Versuchen bei anderen Pflanzen an und gelingt es schließlich doch, die Schwierigkeiten, die einem Erfolg hier entgegenwirken, zu überwinden.

Einiges Interesse dürfte bereits an sich schon die Tatsache bieten, daß nunmehr auch männliche Pflanzen von *Helodea canadensis* sich in einem botanischen Garten Europas in Kultur befinden und daß die alten weiblichen Pflanzen, die seit 70 Jahren in Europa weilen, trotz so lange fortgesetzter Fortpflanzung auf ausschließlich vegetativem Wege, ihre Fähigkeit, befruchtet zu werden, nicht ganz eingebüßt haben.

Während ich mich um männliche Pflanzen von *Helodea* bemühte, nahm ich 1909 auch meine alten Bestäubungsversuche mit *Melandryum* wieder auf. Ich schränkte mich diesmal auf *Melandryum rubrum* ein und befolgte bei den Versuchen ein besonderes Verfahren. Von dem Gesichtspunkte ausgehend, daß in einem noch ungeöffneten Antherenfache die Pollenkörner sich in derjenigen

Lage befinden, die ihnen durch ihren Ursprung gegeben wurde, beschloß ich nämlich, die Bestäubung mit Querschnitten aus solchen noch geschlossenen Fächern auszuführen. Ich konnte dann annehmen, daß auf die Narbe fast genau ebensoviel Pollenkörner der einen wie der anderen Stimmungsart gelangen müßten, falls in jeder Pollenmutterzelle eine Halbierung der sexuellen Tendenz vorgenommen wird. Noch geschlossene, doch völlig reife Antheren aus im Öffnen begriffenen Blütenknospen, wurden unter dem Simplex mit einem scharfen Skalpell in ihre beiden Hälften gesondert. Dasselbe Skalpell diente hierauf dazu, um die Antherenhälften in dünne Querscheiben zu zerlegen. Jede Querscheibe gelangte gleich nach ihrer Herstellung auf eine Blütennarbe. Vor Ausführung eines neuen Schnittes wurde das Skalpell sorgfältig gereinigt. Die zum Versuche benutzten weiblichen Pflanzen befanden sich in Töpfen. Zu ihrer Isolierung diente ein geschlossenes Gewächshaus.

Die einzelnen Antherenscheiben setzte ich zwischen die Narben einer frisch geöffneten weiblichen Blüte ein. Hierauf streifte ich, zwischen Daumen und Zeigefinger die Blumenröhre fassend, die Petala in die Höhe, so daß die Narben gegeneinander gedrängt wurden und eng den Antherenquerschnitt umschlossen. Dann führte ich eine drehende Bewegung der Blumenblätter und damit auch der Narben aus, um die Pollenkörner gleichmäßig über die Narbenflächen zu verteilen. Jede der bestäubten Blüten erhielt eine entsprechende Bezeichnung. Diese Blüten setzten ausnahmslos an. Hingegen nicht eine einzige der unbestäubt gebliebenen. In letzteren schwoll hin und wieder wohl der Fruchtknoten etwas an, doch nur parthenokarpisch, um weiterhin abzufallen. Jede Frucht wurde isoliert geerntet, ihre Samen gezählt und in einer mit besonderer Nummer versehenen Kapsel aufbewahrt. Mitte Juli erfolgte die Aussaat der Samen in getrennten Schalen. Die Keimpflänzchen wurden hierauf in Kästen pikiert, wo sie Rosetten bildeten und in solchem Zustand überwinterten. Im Frühjahr 1910 erfolgte die Versetzung ins Freiland, und von Ende Mai bis Anfang Juli die Zählung der Individuen, entsprechend ihrem Geschlecht.

Wiederholt vorgenommene Bestimmungen hatten mich gelehrt, daß die Zahl der Pollenkörner in einer Antherenhälfte von *Melandryum rubrum* zwischen 1200 und 1400 schwankt, und daß in den Querschnitten, mit denen ich die Bestäubung vornahm, 150 bis 200 Pollenkörner sich befanden. Die Fruchtknoten führen gegen 300 Samenanlagen, so daß jedes der den Narben aufgetragenen Pollen-

körner bei Annahme denkbar günstigster Umstände, seine Funktion erfüllen konnte.

Die Zahl der geernteten Früchte war zu groß, als daß sie alle Verwendung hätten finden können. Die besonders schwach entwickelten, zu wenig oder teilweise verschrumpften Samen führenden, wurden ausgeschaltet. Die Samen von 24 Früchten gelangten zur Aussaat. Wir beseitigten dann noch 9 Nummern, die im Verhältnis zu der Zahl der Samen die wenigsten Keimpflanzen geliefert hatten. Es verblieben schließlich 15 Nummern, an welchen die Geschlechtsbestimmung vorgenommen wurde. Den Bericht über diese 15 Nummern stattet die anschließende Tabelle ab.

Laufende Nummer	Zahl der ausgesäeten Samen	Zahl der Keimpflanzen	Zahl der geernteten Pflanzen	Männlich	Weiblich
XIII	140	106	97	49	48
XV	112	94	91	22	69
XXVIII	85	68	60	13	47
XLII	98	76	63	24	39
XLV	56	56	55	18	37
XLIX	78	61	58	20	38
LV	109	88	84	29	55
LXV	129	87	73	33	40
LXX	87	64	64	28	36
LXXV	89	55	53	13	40
LXXXV	71	54	49	19	30
XCVII	61	59	55	21	34
C	109	74	67	26	41
CII	133	101	91	38	53
CXXI	118	81	75	23	52
	1475	1124	1035	376	659

Eine besonders stattliche Frucht, die zum Vergleich dem Freiland entnommen wurde und spontaner Bestäubung entstammte, lieferte aus ihren 241<sup>1)</sup>, dem Anschein nach übereinstimmend gut entwickelten Samen, 184 Pflanzen, davon 77 männlich und 107 weiblich.

Das Ergebnis dieser Versuchsreihe, von der theoretisch ebensoviel Männchen als Weibchen erwartet wurden, ist also 100 Männchen

1) Diese Zahl kann als verhältnismäßig hoch gelten. Der Inhalt von 6 anderen kräftigen Früchten, der zum Vergleich gewählt wurde, betrug 218, 224, 169, 141, 245 und 193 Samen.

auf 175 Weibchen. Wie man sich nun auch die Verluste an Pollen, der seine Funktion annähernd nur zur Hälfte erfüllte, an ungekeimten Samen, an zugrunde gegangenen Keimlingen, zurechtleger mag, es bleibt die Tatsache bestehen, daß der Ausschlag so gut wie immer zugunsten des weiblichen Geschlechts erfolgte. Wenn die Aussichten ursprünglich gleich gewesen wären, so hätte bei der sorgsamem Art, wie wir den Versuch durchführten, der Ausfall zwischen den beiden Geschlechtern, einmal zum Vorteile des einen, dann wieder des anderen, schwanken müssen. Daß die Bevorzugung des weiblichen Geschlechts stets nur durch Zufälle bewirkt worden wäre, könnte man doch nur mit Widerstreben annehmen, da sich dieselbe Erscheinung zu oft und zu übereinstimmend in den Versuchen wiederholte. Zudem hatte mir<sup>1)</sup> schon vor 10 Jahren die Zählung von 10662 spontanen Individuen von *Melandryum album* in der Bonner Umgegend auf 100 Männchen 128,16 Weibchen, also ebenfalls einen wesentlichen Überschuß an Weibchen ergeben, wenn auch nicht so bedeutend, wie in dem jetzigen Versuch. Einen, dem der Bonner Gegend annähernd entsprechenden Überschuß an Weibchen konnte auch George Harrison Shull in seinen Kulturen von „*Lychnis dioica*“ auf der „Station for experimental evolution“ in Cold Spring Harbor, Long Island feststellen: 4831 Männchen zu 6366 Weibchen, d. h. auf 100 Männchen 124 Weibchen. Also dürfte es eine vom Zufall unabhängige Ursache sein, welche diesen stets wiederkehrenden Überschuß an Weibchen bei den beiden diöcischen Melandrien (*Lychnis dioica*) veranlaßt. Zu erinnern wäre daran, daß seinerzeit von Fr. Heyer<sup>3)</sup> im großen Maßstab ausgeführte Zählungen auch für den Hanf ein merkliches Vorherrschen der Weibchen über die Männchen erwiesen hatten. Mehr denn 40000 Hanfpflanzen wurden auf ihr Geschlecht geprüft und das ergab 100 Männchen zu 114,93 Weibchen. Fr. Haberlandt<sup>4)</sup> waren in Österreich beim Hanf auf 100 Männchen 120,4 Weibchen begegnet und C. Fisch<sup>5)</sup> stellte

1) Versuche mit diöcischen Pflanzen mit Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Bot. Centralbl., Bd. XX, 1900, S. 728.

2) Inheritance of Sex in *Lychnis*. Bot. Gazette, Vol. 49, 1910, p. 122.

3) Untersuchungen über das Verhältnis des Geschlechts bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen usw. Ber. aus dem physiol. Labor. und der Versuchsanst. d. landw. Inst. der Univ. Halle, herausgeg. von Julius Kühn, Bd. I, 1884, Heft V, S. 141.

4) Wiener landwirt. Ztg., 1869, Nr. 3 und Fühlings landwirt. Ztg., 1877, S. 881.

5) Über die Zahlenverhältnisse der Geschlechter beim Hanf. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1887, S. 136.

sogar für eine Thüringer Hanfsorte bei einer Zählung von 66 000 Exemplaren auf 100 Männchen 154,24 Weibchen fest. Um mir diesen letzten extremen Überschuß an Weibchen erklären zu können, erörterte ich bei einer früheren Veranlassung<sup>1)</sup> die Möglichkeit, daß er durch Auftreten männlicher bezw. hermaphroditer Blüten an einzelnen Weibchen bedingt worden sei. Der Pollen solcher Blüten hätte, zur Wirkung gelangend, ähnlich wie dies bei *Mercurialis annua* der Fall ist, nur lauter Weibchen den Ursprung gegeben und so deren Zahl ungebührlich vermehren können. Für *Melandryum rubrum* kann die Mitwirkung an Weibchen erzeugter männlicher oder hermaphroditer Blüten als Steigerungsmittel der Weibchenzahl, wie wir weiter sehen werden, nicht in Betracht kommen. Ist aber bei *Melandryum rubrum* ein so starker Ausschlag nach der weiblichen Richtung, wie der von uns festgestellte, ohne Mitwirkung von an Weibchen erzeugten Pollen möglich, so fragt es sich, ob man diese Hilfe zur Erklärung des Verhaltens der Thüringer Hanfsorte heranzuziehen braucht, ob es sich nicht vielmehr auch bei letzterer um eine festgelegte, mit ihrer Diöcie irgendwie zusammenhängende Einrichtung handelt. Was speziell noch meine diöcischen Melandrien anbetrifft, die mir früher auf 100 Männchen 128 Weibchen, diesmal aber auf ebensoviel Männchen 175 Weibchen ergaben, so wäre zu betonen, daß es sich bei meinen früheren Zählungen um *Melandryum album*, diesmal um *Melandryum rubrum*<sup>2)</sup> handelte. Für den Begriff „*Lychnis dioica*“, mit dem andere experimentierten, kommen beide Arten in Betracht.

Daß bei sonstigen diöcischen Angiospermen, auch andern Hanfsorten als den schon angeführten, das Geschlecht in noch anderem Zahlenverhältnis vererbt wird, steht bereits fest. Aus Fr. Heyers<sup>3)</sup> Zählungen bei *Mercurialis annua*, die sich über 21 000 Individuen erstreckten, folgt sogar, daß es angiosperme Diöcisten gibt, die mehr Männchen als Weibchen erzeugen, so die genannte *Mercurialis* 106 Männchen auf 100 Weibchen<sup>4)</sup>. Fast könnte man denken, daß es sich bei den mir vorliegenden Melandrien der Bonner Gegend, die einen bedeutenden Überschuß von Weibchen ergaben, und so

1) Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw., S. 40.

2) *Melandryum rubrum* Garcke = *M. silvestre* Roehling.

3) Untersuchungen über das Verhalten des Geschlechts bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen usw., a. a. O., S. 18. 19.

4) Die Zählung bezog sich genau auf 21 000 Exemplare und lieferte 10 799 Männchen und 10 201 Weibchen, somit 105,86 Männchen auf 100 Weibchen.

auch bei jenen, die G. H. Shull in Cold Spring Harbor, Long Island zählte, um an Weibchen besonders reiche Rassen handelte, und das umsomehr, als zwei alte Mitteilungen von Ch. Giron de Buzareingues, in den Annales des Sciences naturelles, aus den Jahren 1831 und 1833<sup>1)</sup> existieren, in welchen er das eine Mal über eine höhere Zahl von Männchen, das andere Mal über annähernd gleiche Zahlen von Männchen und Weibchen bei „*Lychnis dioica*“ berichtet<sup>2)</sup>. Ch. Giron de Buzareingues glaubte gefunden zu haben, daß die Weibchen diöcischer Angiospermen aus den an ihrem Gipfel, ja, auch aus den im oberen Teile ihrer Früchte erzeugten Samen, mehr Weibchen als Männchen produzieren. Ebenso sollten die Nachkommen kräftigerer Stöcke von *Lychnis dioica* Weibchen in größerer Zahl aufweisen<sup>3)</sup>. Die Beobachtungszahlen, mit denen Ch. Giron de Buzareingues rechnete, waren nicht hoch genug, um derartige Schlüsse zu rechtfertigen. Wie bedeutend solche Zahlen sein müssen, damit alles Zufällige aus dem Ergebnis, das sich auf sie stützt, beseitigt sei, haben Fr. Heyers<sup>4)</sup> Erfahrungen dann sattsam gelehrt. Das, was uns interessieren dürfte, ist aber, daß Ch. Giron de Buzareingues aus seinen Aussaaten das eine Mal 255 Männchen auf 257 Weibchen, das andre Mal 374 Männchen auf 265 Weibchen<sup>5)</sup>, ein drittes Mal 1072 Männchen auf 1088 Weibchen erntete<sup>6)</sup>. So günstige Verhältnisse für Weibchen lagen weder in meinen und G. Shulls im großen ausgeführten Zählungen vor, noch in den Kulturen, die ich aus den Samen von Einzelfrüchten in diesem Jahr erzielte. Fr. Hoyer<sup>7)</sup> hatte übrigens auch bei Halle aus seiner ersten Aussaat von „*Lychnis dioica*“ 304 Männchen und 326 Weibchen erhalten, also die beiden Geschlechter in einem Verhältnis, das jenem, über welches Ch. Giron de Buzareingues berichtet<sup>8)</sup>, ziemlich nahe kommt; doch eine zweite Aussaat

1) Expériences sur la génération des plantes. Annales des sciences naturelles, t. XXIV, 1831, p. (138) und t. XXX, 1833, p. (398).

2) 1831, p. (145), 1833, p. (409).

3) In denselben Arbeiten (1831, p. [142]; 1833, p. [406] u. [408]) wird auch für den Hanf und *Lychnis dioica* Parthenogenesis behauptet, für den Hanf außerdem in einem anderen Aufsatz aus dem Jahr 1831, Mémoire sur le rapport des Sexes dans le règne végétal. Ann. des sc. nat., t. XXIV, 1831, p. (172).

4) A. a. O., S. 17.

5) Angaben aus dem Jahre 1831.

6) Angabe aus dem Jahre 1833.

7) A. a. O., S. 142.

8) Besonders der ersten seiner Angaben aus dem Jahre 1831.

lieferte Fr. Heyer 757 Männchen und 1020 Weibchen, also 100 Männchen zu 134,7 Weibchen, entsprechend meinen Zählungen an *Melandryum album* aus den Jahren 1880 bis 1900, und den Feststellungen an „*Lychnis dioica*“ von G. H. Shull. Das Ergebnis der ersten Fr. Heyerschen Zählung hatte augenscheinlich der Zufall beeinflußt<sup>1)</sup>.

Eine Tatsache ergibt sich mit voller Sicherheit aus meinem Versuch, nämlich die, daß in allen Höhen eines Antherenfaches von *Melandryum rubrum* Pollenkörner vertreten sind, die nach ihrer Vereinigung mit den Eiern sowohl männliche als auch weibliche Nachkommen liefern können. Jeder der für die Bestäubung benutzten Antherenquerschnitte umschloß Pollenkörner in einer ihrem Ursprung entsprechenden Lage, trotzdem wurden männliche und weibliche Nachkommen nicht in gleicher Zahl erzeugt, die Weibchen herrschten bedeutend vor.

Das weiß ich mir nicht anders zu erklären, als indem ich annehme, daß bei der in Betracht kommenden Spezies, beziehungsweise ihrer für meine Versuche benutzten Rasse, die männlichen Tendenz der Pollenkörner, als Ganzes genommen, eine Schwächung erfahren hat. Die männliche Potenz der Pollenkörner unterliegt der weiblichen Potenz der Eier in mehr als der Hälfte aller Fälle. Man müßte sich etwa vorstellen, daß es Pollenmutterzellen gibt, deren sämtlichen vier Pollenkörner, bei Ausübung ihrer Funktion, gegen die weibliche Potenz der Eier nicht aufzukommen vermögen. Für die tatsächliche Möglichkeit von Abstufung in der Stärke der sexuellen Potenzen werde ich aber weiterhin Belege zu bringen suchen.

Die solcherweise für das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei *Melandryum rubrum* gewonnenen Ergebnisse veranlaßten mich zur Wiederaufnahme der Beobachtungen, die dahin zielten, nach mikroskopisch wahrnehmbaren Ursachen für die Geschlechtstrennung bei Diöcisten zu suchen. In meiner Arbeit über den Zeitpunkt der

---

1) Angaben über Geschlechtszahlen im Tierreich aus letzter Zeit findet man bei M. Nußbaum: Zur Feststellung der Geschlechtszahlen bei den Rachenbremsen, Niederrh. Ges., Naturw. Abt., 1909, II. Hälfte, A., S. 29. Hingewiesen sei besonders auch auf die Veröffentlichungen von Walter Haepe in den Proceedings of the Cambridge Philosophical Society, Vol. XIV, t. II, 1907, p. 121 u. 201; den Philos. Transactions of the Roy. Soc., Ser. B, Vol. 200, p. 271 und den Proceedings of the Roy. Soc., Ser. B, Vol. 81, 1909, p. 32.

Bestimmung des Geschlechts<sup>1)</sup> deutete ich an, daß meine Bemühungen, solche Anknüpfungspunkte ausfindig zu machen, bis dahin erfolglos geblieben waren. Leider hat sich diese Lage auch bei der weiteren Untersuchung nicht geändert. Über die Faktoren, die das Geschlecht bestimmen, weiß ich somit auch in diesem Augenblick nichts Positives, sich aus der unmittelbaren Wahrnehmung direkt Ergebendes anzuführen. Andererseits liegt mir aber doch eine Summe von Beobachtungen vor, die zum mindesten das, was während der sexuellen Sonderungen in pflanzlichen Gonotokonten nicht stattfindet, beleuchten, und denen daher eine bestimmte Bedeutung bei Beurteilung des ganzen Problems zukommt.

In meiner zuvor zitierten Arbeit gab ich an, daß mir weder die Sporenmutterzellen von *Sphaerocarpus* und *Marchantia*, noch die Pollenmutterzellen von *Melandryum rubrum*, *Bryonia dioica*, *Cannabis sativa*, *Mercurialis annua*, *Spinacia oleracea*, einer *Dioscorea*-Art und *Ginkgo biloba* Erscheinungen während ihrer Teilung dargeboten hätten, an die ich eine Geschlechtssonderung, beziehungsweise die Sonderung verschieden starker sexueller Tendenzen, hätte anknüpfen können. Im Aprilheft der *Annals of Botany* von 1909 folgte bald darauf eine kurze Notiz von M. G. Sykes<sup>2)</sup>, die bei *Hydrocharis morsus ranae*, *Bryonia dioica*, *Lychnis dioica*, *Mercurialis perennis*, *Sagittaria montevidensis* und *Cucurbita Pepo* die Kerne der männlichen und der weiblichen Pflanzen dem Anschein nach übereinstimmend fand, sowohl in Hinblick auf die Zahl als auch den Charakter ihrer Chromosomen.

Ich berichte hier zunächst über *Melandryum rubrum*, und knüpfe mit anderen diöcischen Pflanzen weiter an. Die Fixierung für diese Untersuchungen wurde so sorgfältig wie nur möglich vorgenommen und die verschiedensten Färbungsarten durchprobiert, um etwaigen Sonderungen auch auf solchem Wege auf die Spur zu kommen. Die Figuren 1 bis 5 (Taf. IX) führen die Reduktionsteilung in der Pollenmutterzelle vor. Sowohl in der Seitenansicht, wie in der Polansicht der Kernplatte fällt eine Erscheinung auf, die Jene, denen die von den Insekten her bekannten Bilder vorschweben, auf den Gedanken bringen könnten, sie hätten das längst gesuchte geschlechtsbestimmende „Heterochromosom“ auch bei einer diöcischen Pflanze gefunden. Tatsächlich führt die Reduktionskernplatte von

1) *Histol. Beitr.*, Heft VII, 1909, S. 20.

2) *Note on the Nuclei of some unisexual Plants*, a. a. O., Vol. XXIII, p. 341.

*Melandryum rubrum* (Fig. 1, 2) einen Geminus, der sich durch fast doppelte Größe vor den 11 anderen Gemini<sup>1)</sup> auszeichnet. Allen Reagentien gegenüber verhält sich dieser eine größere Geminus genau so wie die 11 anderen kleineren Gemini. Es ist nicht zu bezweifeln, daß er von einem Chromosomenpaar wie die anderen Gemini, nur von einem längeren, gebildet wird. Das lehren auch die Prophasen der Reduktionsteilung, die nichts von einer sonstigen Verschiedenheit bei ihm verraten. Auch findet die Trennung der beiden Chromosomen, die den größeren Geminus bilden, mit beginnender Anaphase, genau so statt wie das Auseinanderweichen der kleineren (Fig. 3, 4). In einem Worte, wir haben dasselbe Bild vor Augen, wie bei anderen Pflanzen, deren Reduktionskernplatte von ungleich großen Gemini gebildet wird, so daß als Besonderheit für *Melandryum rubrum* nur verbleibt, daß es ein Geminus ist, der in seiner Größe von den anderen abweicht. Man findet je ein größeres Chromosom in späteren Anaphasen, auch in der Nähe der Spindelpole wieder, sowohl in der Seitenansicht (Fig. 5) als auch in der Polansicht (Fig. 6) der Anlagen. Die Erscheinung kehrt wieder in den homöotypischen Kernplatten des zweiten Teilschrittes (Fig. 7).

Vergeblich mühte ich mich ab, zu finden, ob bei den eben geschilderten Teilungsvorgängen in den Pollenmutterzellen von *Melandryum rubrum* sich etwas vollziehe, woraus man auf eine ungleiche Verteilung irgend welcher sichtbar zu machenden Substanzen, auf die Teilungsprodukte schließen könnte. Dieser Nachweis gelang mir nicht. Weder in dem Stadium Fig. 8 (Taf. IX), das die vier Enkelkerne — von denen drei sichtbar sind — tetraedrisch angeordnet in der Pollenmutterzelle, kurz vor Anlage der trennenden Scheidewände zeigt, noch in der jungen Tetrade (Fig. 9). Ich habe eine überaus große Zahl derartiger oben erzeugter Tetraden darauf durchmustert, ob sie konstante Verschiedenheiten in ihrer Färbung durch die Reagentien, der Menge ihres Cytoplasma, ihrer Kerngröße, oder der Größe ihrer Nukleolen zeigen, fand aber nichts dergleichen.

Ein wahrnehmbarer Unterschied in dem Verhalten der Teilungsprodukte trat mir erst nach vollzogener Teilung des Pollenkorns in die generative und die vegetative Zelle entgegen (Fig. 10). Der Kern der vegetativen Zelle ist stets umfangreicher und mit einem

1) Durch ein bedauerliches Versehen steht statt 12 die Zahl 8 in meiner früheren Mitteilung a. a. O., S. 34. Bei M. G. Sykes, a. a. O., S. 341 ist die Zahl 12 richtig angegeben.

weit größeren Kernkörperchen versehen. Veranlaßt ist diese Verschiedenheit nicht durch den Teilungsvorgang des primären Pollenkerns, der in durchaus typischer Weise erfolgt und völlig gleiche Produkte liefert, sondern durch das Reifen der beiden Tochterkerne unter verschiedenen Bedingungen. Das geht aus meinen kürzlich wieder von jener Pollenteilung gegebenen Schilderungen hervor<sup>1)</sup>. Der primäre Kern rückt in peripherische Lage im Pollenkorn, um sich zu teilen, und seinem generativen Tochterkern wird als Cytoplasma im wesentlichen nur die Hälfte des Phragmoplasten zugeteilt. Dadurch erfährt das Wachstum dieses Kerns und die Größe seines Kernkörperchens eine entsprechende Einschränkung. Das generative Kernkörperchen anders als das vegetative zu färben gelang trotzdem nicht. Da die Größe des generativen Kernkörperchens einige Schwankungen zeigte, so habe ich auf dieses Verhalten mein Augenmerk gerichtet und zahlreiche Bilder davon aufgenommen. Zwei extreme Fälle mögen hier in den Fig. 11 und 12 vorgeführt werden. Ich konnte mich fragen, ob die sexuelle Tendenz der dem generativen Kern entstammenden beiden Spermakerne nicht in Beziehung stehe zu der Menge der ihnen zugeteilten Nukleolarsubstanz. Das läßt sich aber nicht annehmen, da der Vergleich alsbald lehrte, daß ähnliche Schwankungen der Nukleolargröße auch den generativen Kernen hermaphroditer Angiospermen zukommt. Die geringere Größe des Nukleolus im generativen Kerne des Pollenkorns ist, wie gleich hinzugefügt sei, eine allgemeine Erscheinung bei Angiospermen, über die, neben anderen Beobachtungen, zwei Arbeiten aus hiesigem Institut demnächst berichten werden. Um über den Inhalt fertiger, zum Aufspringen bereiter Antheren, ebensolcher wie sie in Querschnitten zu den Bestäubungsversuchen gedient hatten, mich zu orientieren, untersuchte ich sie im fixierten Zustande an tingierten Mikrotomschnitten. Es galt mir festzustellen, ob die ausgereiften Pollenkörner von *Melandryum rubrum* einander völlig gleichen, oder ob sie erkennbare Unterschiede zeigen. Die ursprüngliche Anordnung der Pollenkörner, wie sie aus ihrer Entstehung sich ergibt, mußte in den Mikrotomschnitten unverändert vorliegen. Vielfach konnte aus den Gruppierungen der Körner sogar der Schluß ihrer gemeinsamen Entstehung aus einer Mutterzelle gezogen werden. In jeder Antherenhälfte war ein schwankender Prozentsatz geschrumpfter, sicher unbrauchbarer Pollenkörner ver-

1) Chromosomenzahlen usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 523 ff.

treten. Doch auch die normalen Pollenkörner zeigten gewisse Unterschiede in ihrer Größe. Im allgemeinen stimmten die vier zusammengehörigen Pollenkörner in dieser Beziehung überein (Fig. 13, Taf. IX); es konnten aber auch zwei von ihnen etwas größer, zwei etwas kleiner sein (Fig. 14, 15). Seltener kam es vor, daß nur ein Korn der Tetrade in seinem Volumen von den anderen abwich, oder wo die Größenunterschiede für alle vier Körner auffielen. Das Überwiegen der Gesamtzahl größerer Körner war oft ein solches, daß es sehr wohl mit der Vorherrschaft der Weibchen bei dieser Spezies sich in Verbindung bringen lassen. Daß größere Pollenkörner im Vorteil gegen kleinere sein könnten, war denkbar. Ihr Schlauch mochte kräftiger wachsen und rascher die Eier erreichen. Die mit schwächerer männlicher Tendenz ausgestatteten Pollenkörner wären danach unter den größeren zu suchen. Das anzunehmen erschien sehr verlockend; hätte sich doch damit endlich ein greifbares Moment für die vorausgesetzte sexuelle Verschiedenwertigkeit der Pollenkörner ergeben. Leider wurde meine Hoffnung auf diesen Erfolg bald abgeschwächt. Es geschah das, als ich die hermaphrodite *Lychnis flos jovis* zum Vergleich heranzog und nun feststellen mußte, daß auch sie ähnliche Größenschwankungen ihrer Pollenkörner wie *Melandryum rubrum* aufweist. Ähnliches zeigte mir auch die hermaphrodite *Silene fibriata*. Die Pollenkörner von *Melandryum rubrum* lassen zudem, wenn man von ihren geringen Größendifferenzen absieht, nichts in ihrem Inhalt erkennen, woraus man auf dessen Verschiedenheit schließen könnte. Man erblickt dort stets denselben, als unregelmäßig konturiertes Gebilde sich kennzeichnenden vegetativen Kern, dieselben zwei kleinen, aus der Teilung der generativen Zelle hervorgegangenen Spermazellen (Fig. 16, Taf. IX). Das Endergebnis aller meiner Bemühungen, bei der Pollenbildung von *Melandryum rubrum* sichtbare Anknüpfungspunkte für Sondervorgänge zu gewinnen, an welche sexuelle Verschiedenheiten sich würden anknüpfen lassen, fielen somit negativ aus. Daß der Vorgang sich ohne weiteres aus der Trennung der vom Vater und von der Mutter stammenden Chromosomen bei der Reduktionsteilung ableiten lassen sollte, ist ausgeschlossen, da entsprechende sexuelle Scheidungen sich auch bei somatischen Teilungen, die auf Längsspaltung aller Chromosomen beruhen, vollziehen, und das auch in haploiden Generationen, wo die Chromosomen nur in einfacher Zahl zur Verfügung stehen. Ob irgend ein Stoff ungleich auf die Teilungsprodukte, ob diese nun aus einer Re-

duktionsteilung oder einer somatischen Teilung hervorgehen, bei solchen sexuellen Scheidungen repartiert wird, könnte nur ganz theoretisch erwogen werden. Unbestreitbare Tatsache ist hingegen, daß bei einem so scharf sexuell gesonderten Diöcisten wie *Melandryum rubrum*, kein solches von anderen Chromosomen in seinem Verhalten abweichendes „Heterochromosom“ im Spiele ist, wie man es bei Arthropoden gefunden, und in Beziehung zu den sexuellen Scheidungen gebracht hat. Heterochromosomen sind mir auch bei anderen diöcischen Pflanzen nicht begegnet, im Pflanzenreich überhaupt nicht bekannt. Die besonders von Zoologen zitierte Angabe für *Salomonina biflora*, einer Polygalee, bei der Ira D. Cardiff<sup>1)</sup> ein pflanzliches Heterochromosom beobachtet zu haben meinte, sollte man nicht weiter anführen, da es sich sicherlich in diesem Falle um eine andere Erscheinung, zudem bei einer hermaphroditen Pflanze, handelte. Ira D. Cardiff hat es übrigens selber nicht versucht, das Gebilde, das sie als unpaares ungeteiltes Chromosom nach dem einen Pol der Reduktionsspindel wandern ließ, in Beziehung zu der Geschlechtsbestimmung zu bringen<sup>2)</sup>.

Den negativen Befunden bei Pflanzen gegenüber behalten die bei Arthropoden sichergestellten Tatsachen bei alledem eine große Bedeutung. Es wird Aufgabe der Zukunft sein, diese einander scheinbar widersprechenden Beobachtungen unter höheren einheitlichen Gesichtspunkten zu vereinigen. Th. Boveri<sup>3)</sup> versucht das anzuregen, indem er von der Annahme ausgeht, daß es der „Chromatinbestand“ ist, der über das Geschlecht der nächsten Generation entscheidet. Ein Mehr von Chromatin soll die Entstehung von Weibchen veranlassen. Th. Boveri knüpft an die C. Correnschen *Bryonia*-Versuche an und meint, daß die gemachte Annahme auch dort gelten könnte, und daß die beiderlei Pollenkörner, die über das männliche bzw. weibliche Geschlecht der Nachkommen entscheiden sollen, sich in ihrem Chromatinbestand unterscheiden. Meine Untersuchungen haben für eine solche Verschiedenheit im Chromatingehalt der Pollenkörner diöcischer Angiospermen keinerlei Anknüpfungspunkte zu beschaffen vermocht.

1) A Study of Synapsis and Reduction. Contributions from the Dept. of Bot. of Columbia Univ., No. 228. Bull. of the Torrey Bot. Club, Vol. XXXIII, 1906, p. 288.

2) Vgl. auch meine frühere Bemerkung zu dieser Angabe in Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw., 1909, S. 23.

3) Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechts-Bestimmung. Sitzungsber. der Physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg, Jahrg. 1908/09, Dez. 1908, Sonderabz. S. 4, 9.

Die an den Pollenmutterzellen von *Melandryum rubrum* gewonnenen Ergebnisse mußten naturgemäß in den Embryosackmutterzellen kontrolliert werden. Die unsichere Orientierung der Samenanlagen innerhalb der Fruchtknotenhöhle bringt es mit sich, daß eine unverhältnismäßig große Zahl solcher Samenanlagen durchmustert werden muß, um die begehrten Entwicklungszustände zu liefern. Andererseits ist die große Zahl der Samenanlagen, die jeder Querschnitt durch den Fruchtknoten vereinigt, ein Gewinn. Die Fig. 21, Taf. IX führt uns die Reduktionsspindel in einer Embryosackmutterzelle von *Melandryum rubrum* in so glücklicher Lage vor, daß das Bild direkt mit jenen der Fig. 1 u. 3, Taf. IX identifiziert werden kann. In fortgeschrittener Anaphase dieses Teilungsschrittes finden wir je eines der größeren Chromosomen in den Tochterkernanlagen wieder (Fig. 22). So auch in den beiden bereits abgegrenzten jungen Tochterkernen (Fig. 23). Von den beiden aus der Teilung der Embryosackmutterzelle hervorgegangenen Tochterzellen teilt sich nur die untere. Der Kern der oberen Zelle bringt es nur bis zur Diakinese (Fig. 24), dann beginnt seine und seiner Zelle Desorganisation. In der unteren Zelle wird hingegen die homöotypische Kernteilung ausgeführt (Fig. 24) und ihr folgt die Zellteilung. Das längsgespaltene größere Chromosom ist in der Fig. 24 zu sehen. Es liegt an der rechten Seite der Spindel.

Die unterste der drei Zellen, die aus der Embryosackmutterzelle hervorgehen, wird zur Embryosackanlage. Die beiden anderen sterben ab, werden verdrängt und resorbiert (Fig. 25 a). Ein paar Mal begegnete es mir, zwei Embryosackanlagen nebeneinander in demselben Nucellus zu sehen. Über ihnen befanden sich die verdrängten Schwesterzellen, so daß sie augenscheinlich ihren Ursprung zwei Embryosackmutterzellen verdankten. Wenn die Pollenentwicklung und nicht die Embryosackentwicklung uns vorläge, so würde als nächster Teilungsschritt jetzt jener folgen, der die generative von der vegetativen Zelle im jungen Pollenkorn scheidet und die Verschiedenheit der Größe der Nukleolen in dem generativen und dem vegetativen Kern einleitet. Es fragte sich nun, ob eine ähnliche Differenz sich zwischen den beiden Kernen einstellt, die aus dem ersten Teilungsschritt des Kerns der Embryosackanlage hervorgehen und in deren beiden Enden, freilich ohne durch eine Scheidewand getrennt zu werden, Stellung nehmen. Das ist nun nicht der Fall, wie unsere Fig. 26, Taf. IX lehrt. Die beiden Tochterkerne der Embryosackanlage verhalten sich nicht nur bei

ihrer Entstehung, sondern auch weiterhin, völlig gleich, und führen auch gleich große Kernkörperchen. Diese sind wesentlich größer als der Nukleolus des generativen Kerns (Fig. 11 Taf. IX) im jungen Pollenkorn. Zu bemerken ist, daß die Größe der Nukleolen in der Embryosackanlage zugenommen hat, entsprechend ihrer bevorzugten Ernährung. Das zeigt der Vergleich der Nukleolen in den beiden Kernen der Fig. 26 (Taf. IX) mit dem Nukleolus in dem Kern der Fig. 25b. Von dem zweikernigen Stadium an, hält sich die Größe der Nukleolen annähernd auf gleicher Höhe bis zur Abgrenzung des Eiapparats (Fig. 27, Taf. IX). Während des Reifens des Eiapparats nimmt der Nukleolus des Eikerns, wie dieser selbst, etwas an Größe zu, während die Nukleolen und Kerne der beiden Synergiden etwas kleiner werden (Fig. 28 a und b, Taf. X). Am Scheitel der Synergiden differenzieren sich gleichzeitig die „Fadenapparate“ (Fig. 28 a). Der sekundäre Embryosackkern wie sein Nukleolus zeichnen sich, entsprechend ihrem Ursprung aus zwei verschmolzenen Polkernen, durch besonderen Umfang aus.

Es war nicht meine Absicht, ungeachtet der zahlreichen Phasen, die mir in den Reduktionskernen der Pollen- und Embryosackmutterzellen hier wieder entgegentraten, Untersuchungen über Reduktionsteilung von neuem aufzunehmen. Nur soviel möchte ich bemerken, daß die Bilder, die ich zu sehen bekam, keine Veranlassung zur Modifizierung meiner Deutung des Vorgangs abgaben. Ein Stadium aus der Prophase im Reduktionskern der Embryosackmutterzelle, habe ich in Fig. 17, Taf. IX abgebildet, weil es die doppelte Zusammensetzung der Schlingen, während ihrer auf die Synapsis folgenden Streckung, an vielen Stellen deutlich zeigte. Dann führe ich in Fig. 18 einen Zustand vor, der die Doppelchromosomen gesondert zeigt und der sehr an eine Figur gleichen Stadiums erinnert, die K. Miyake für *Galtonia* dargestellt hat<sup>1)</sup>. Endlich in der Fig. 19, eine noch spätere Phase, die ebenfalls sich wie *Galtonia* verhält, und die getrennten Chromosomen zum Teil in gewundenen Schnüren auf einander folgend, zum Teil einander frei gegenübergestellt, zeigt. Diese völlige Befreiung der Chromosomen aus dem paarigen Verbände, in welchem sie dicht aneinandergefügt die jüngeren Stadien der Prophasen durchmachten, eine Erscheinung, die uns zunächst bei den Monokotylen *Tradescantia*

1) Die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, Taf. III, Fig. 18.

und *Galtonia* entgegengetreten war, dürfte sich als weit verbreitet unter den Dikotylen erweisen. Ich selbst konnte sie bereits bei einer ganzen Anzahl dieser Pflanzen wahrnehmen. Theo J. Stomps<sup>1)</sup> konstatierte sie neuerdings bei *Spinacia oleracea* und schilderte sie dort eingehend. Das Wesen dieser Erscheinung liegt somit darin, daß die homologen Chromosomen des Reduktionskerns, nachdem sie miteinander gepaart, die Stadien der Streckung durchgemacht haben, sich bei ihrer nunmehr folgenden Verkürzung ganz voneinander trennen und nur noch durch Lininfäden an den Enden verbunden bleiben, sich vielfach zu längeren Schnüren aneinander reihend. Um als Paare in die Reduktionsspindel einzutreten, legen sich die homologen Chromosomen dann wieder mehr oder weniger vollkommen aneinander. Da das diesem Vorgang vorausgehende Stadium die Chromosomen aufeinander folgend, ja bei manchen Objekten eine unter Umständen einzige Schnur bildend zeigt, in der man die diploide Zahl der Chromosomen abzählen kann, hierauf sich diese Chromosomen zu den Gemini der Reduktionsplatte zusammenlegen, so wird man wohl noch oft den Schwerpunkt des Reduktionsvorgangs in diese Erscheinung verlegen. Ich selbst habe auf dem schwierigen Wege, der in mühevollen Schritten bei der Erforschung der Reduktionsteilung zurückgelegt werden mußte, diese Deutung dann aber aufgegeben, als ich vollständigeren Einblick in die dieser Erscheinung vorausgehenden Stadien gewann<sup>3)</sup>.

Bei der Teilung des Kerns des jungen Pollenkorns von *Melandryum rubrum* in den generativen und den vegetativen Tochterkern, ist ebensowenig von einer Verschiedenheit der beiden Anlagen zu bemerken, wie bei der Teilung des Kerns der Embryosackanlage, wenn dieser in die beiden Tochterkerne zerlegt wird, von denen der obere den generativen Eiapparat, der untere die vegetativen Antipoden liefern. In den Pollenkörnern macht sich ein Unterschied zwischen dem generativen und vegetativen Kern erst nach ihrem Einschluß in ihre beiden Zellkörper geltend und ist auf die Verschiedenheit der Bedingungen zurückzuführen, die in diesen Zellkörpern herrschen. Ein solcher Unterschied fällt für die beiden

---

1) Kerndeeling en Synapsis bij *Spinacia oleracea*. Acad. Proefschr., Amsterdam 1910.

2) Über Reduktionsteilung. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Physik.-mathem. Klasse, Bd. XVIII, 1904, S. 587.

3) Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, S. 35. Vgl. auch die zuvor zitierte Arbeit von Theo J. Stomps.

Tochterkerne weg, die aus dem ersten Teilungsschritt in der Embryosackanlage hervorgehen, entsprechend dem Umstand, daß sie in einem gemeinsamen Zelleib bleiben. Der kleine Nukleolus der dem generativen Kern, in der entsprechend kleinen generativen Zelle des Pollenkorns zufällt, verharrt auch weiter in seinen bescheidenen Dimensionen. Da dieses Verhalten allgemein für Angiospermen gilt, so erklärt sich hieraus, daß die Nukleolen, welche die Spermakerne an den Keimkern und den Endospermkern liefern, so bedeutend an Größe dem Nukleolus des Eikerns und des sekundären Embryosackkerns nachstehen. Diese Erscheinung war mir schon bei meinen ersten Beobachtungen des Befruchtungsvorgangs bei den Angiospermen aufgefallen, sie findet hiermit ihre ursächliche Aufklärung. Da ich auch im Ei, während der Befruchtung, nachprüfen wollte, ob nicht etwa die Größenverhältnisse der von den Spermakernen stammenden Nukleolen konstante Unterschiede zeigen, die man in Verbindung mit der Geschlechtsbestimmung bringen könnte, führte ich eine sehr große Zahl von Zeichnungen aus, die sich auf diesen Zustand beziehen. Einige von ihnen wähle ich zur Veröffentlichung aus (Fig. 29—33, Taf. X). Sie zeigen alle Stadien der Verschmelzung von Spermakern und Eikern, zugleich daß, ebenso wie im generativen Kern des Pollenkorns, die Größe der Nukleolen des Spermakerns schwankend ist, doch die Extreme durch Übergänge verbunden sind. In dem Keimkern Fig. 32, der in die Prophasen der Teilung bereits eingetreten war, sind die beiden Nukleolen in Verschmelzung begriffen. Einen auch bei andern Angiospermen schon beobachteten Fall, führt die zweizellige Keimanlage Fig. 33 vor, in welcher die beiden Kerne je zwei Nukleolen verschiedener Größe zeigen. Es liegt nahe anzunehmen, daß es die Nukleolen väterlichen und mütterlichen Ursprungs sind, die es nicht zur Verschmelzung im Keimkern brachten, oder deren Substanz in den Tochterkernen wieder eine Trennung erfuhr. Möglicherweise ist in solchen Fällen auch die gegenseitige Einordnung der vom Vater und von der Mutter stammenden Chromosomen zu homologen Paaren in dem Verschmelzungsprodukt noch unvollkommen. Ich kann mir vorstellen, daß unter solchen Umständen die Anziehung, welche die homologen Chromosomen aufeinander ausüben, nicht ganz gesättigt ist, und daß dieser Umstand in gewissen Ausnahmefällen dahin führen könnte, daß in den beiden Tochterkernen, die aus der Teilung des Keimkernes hervorgingen, sich die Neigung geltend macht, miteinander zu verschmelzen. Das wäre ein Weg,

auf dem eine unvermittelte Verdoppelung des Chromosomensatzes einer Pflanze sich begreiflich machen ließe, eine solche Leistung wie sie *Oenothera gigas* so schön in den Hugo de Vriesschen Kulturen ausgeführt hat. Verschiedene Gründe sprachen bereits dafür, daß man diese Chromosomenverdopplung in das befruchtete Ei verlege<sup>1)</sup>. Es ließe sich aber auch weiter denken, daß, wenn erst eine erste Verdoppelung der ursprünglichen Chromosomenzahl bei einer Pflanze erfolgt ist, die rasche Einordnung der Chromosomen in den Keimkern, entsprechend ihren Affinitäten, noch erschwert wird und damit Aussichten für neue Verdoppelungen des Chromosomensatzes schafft. Bei Wiederholung solcher Vorgänge dürfte aber wohl in den meisten Fällen die Grenze bald erreicht worden sein, bis zu der die Kerne eine Vermehrung ihrer Chromosomen noch vertragen. Ein Nachdruck wäre endlich darauf zu legen, daß es, den hier vertretenen Anschauungen nach, die Befruchtung ist, welche die Bedingungen für solche Verdoppelungen des Chromosomensatzes schafft, und daß somit sich begreifen läßt, daß solche Verdoppelungen sich bei *Oenothera gigas* und sicherlich in vielen anderen Fällen einstellen konnten<sup>2)</sup>, während der Kern eines unbefruchteten, auf Befruchtung eingerichteten Eies es nicht fertig bringt, seine Chromosomenzahl zu verdoppeln, um sich die vom Keime verlangte diploide Chromosomenzahl zu beschaffen.

Es war weder bei den Teilungsvorgängen in den Pollenmutterzellen, noch den Embryosackmutterzellen von *Melandryum rubrum* etwas von einer Verschiedenheit der Teilungsprodukte zu erkennen, immerhin galt es dieses Ergebnis auch in den somatischen Kernen männlicher und weiblicher Pflanzen zu kontrollieren. Die Erfahrung lehrte mich, daß man zur schnellsten und klarsten Erkenntnis solcher Verhältnisse an Wurzelquerschnitten gelangt. Diese galt es also zu untersuchen. Das sonst von uns beliebte Verfahren, den Keimpflanzen solches Untersuchungsmaterial zu entnehmen, konnte hier keine Anwendung finden. Die Wurzeln mußten von älteren Pflanzen abstammen, die ihr Geschlecht durch entsprechende Blütenbildung anzeigten. Um viel Kernteilungen zu erlangen, setzten wir Stecklinge aus kräftigen Blattrossetten beider Geschlechter in Blumentöpfe ein und ließen sie sich bewurzeln. War das geschehen, so

1) R. R. Gates, The Stature and Chromosomes of *Oenothera gigas*. Archiv für Zellforsch., Bd. III, 1909, S. 544 und Ed. Strasburger, Chromosomenzahl, Flora, Bd. 100, 1910, S. 410.

2) Vgl. meinen Aufsatz: Chromosomenzahl, an verschiedenen Stellen.

führten wir die Pflanzen in ein Gewächshaus ein, und heizten es bis auf etwa 25° C. Anderthalb Stunden später fixierten wir die Wurzelspitzen.

Die Querschnitte durch diese Wurzeln führten zahlreiche Kernplatten in Polansicht vor, es fehlte zudem nicht ganz an Seitenansichten der Teilungsbilder. Eine größere Anzahl von Schnitten mußte aber stets wieder durchmustert werden, wenn es galt, die Polansicht einer Kernplatte zu finden, die eine glatte Zählung der Chromosomen zuließ. Bei gedrängterer Lage der Chromosomen in kleineren Zellen zeigte sich stets eine Anzahl von ihnen mit den Enden verbunden und es ließ sich nicht immer entscheiden, wie viel Chromosomen in einem solchen Komplex vertreten seien. Nur in größeren Zellen waren die Chromosomen frei, zudem annähernd horizontal ausgebreitet und damit ihre Anordnung und Länge klar. Wo sie sich, wie zumal in kleineren Zellen, nach den Polen gerichtet zeigten, erschwerte das den Einblick. Als Ergebnis der Untersuchung stand alsbald fest, daß die Wurzeln der Männchen (Fig. 37, 39, Taf. X) und Weibchen (Fig. 35, 36) übereinstimmend 24 Chromosomen in 12 Paaren führen. In den Wurzeln der Männchen wie der Weibchen zeichnet sich ein Chromosomenpaar, dasselbe, das uns als Geminus in den Reduktionsteilungen entgegentrat, durch bedeutendere Länge aus (Fig. 37, 38, 35, 36). Ein Unterschied ist zwischen Männchen und Weibchen auch in dieser Beziehung nicht vorhanden. Auch ist weiter festzustellen, daß die beiden Chromosomen, welche das größere Paar bilden, einander gleichen (Fig. 37 u. 35). Es ist klar, daß, wenn alle Chromosomen nach den Polen zu emporgerichtet sind, die Sicherheit darüber, welches Paar das größere sei, schwindet. In der Kernplatte Fig. 39 schien sich beim Wechseln der Einstellung diese Größendifferenz für das Paar zu ergeben, das links oben im Bilde liegt. Merkwürdigerweise ließ eine stark zusammengedrückte Kernplatte (Fig. 36) mit polwärts gerichteten Chromosomen, die einer kleinen Zelle angehörte, nicht nur einen glatten Einblick in Zahl und Anordnung der Chromosomen zu, sondern sie zeigte auch die beiden größeren Chromosomen flach ausgebreitet. In Fig. 37 liegt das größere Chromosomenpaar rechts inmitten des Randes, in Fig. 35 unten. In den Seitenansichten der Kernspindeln ist das größere Chromosomenpaar oft auch herauszufinden, so in Fig. 38. Selbstverständlich werden in der Polansicht die beiden längeren Chromosomen um so kürzer erscheinen, je schräger sie liegen. Auch wird

es vorkommen, daß man das eine Chromosom des Paares als flaches, das andere als gerades Stäbchen erblickt, wenn letzteres die hakenförmige Umkrümmung dem Beobachter zu- oder von ihm abwendet. Bei Anblick solcher Paare könnte man unter Umständen an einen Unterschied in der Gestalt der beiden längeren Chromosomen denken und darauf sexuelle Gegensätze zwischen ihnen aufbauen. Bei Häufung der Beobachtungen, wie sie eben an solchen Wurzelquerschnitten möglich ist, gelangt man aber zu dem völlig sicheren Ergebnis, daß beide längeren Chromosomen übereinstimmend hakenförmig gekrümmt sind, welche Erscheinung wohl zu ihrer größeren Länge in Beziehung steht. Die übrigen Chromosomen pflegen, wenn überhaupt, nur bogenförmige Biegung zu zeigen. Ob sie völlig einander gleichen oder auch unter ihnen konstante, wenn auch unbedeutende Größenunterschiede bestehen, will ich dahingestellt lassen. Eine Entscheidung in diesem Punkte ist schwierig, weil, wie Fig. 34 zeigt, die Kerne der ungleich großen Zellen der Wurzel nicht unbedeutende Größenunterschiede zeigen, die sich dann auch in bestimmtem Maße an den Chromosomen in den Teilungsstadien äußern. Der Chromatinreichtum ungleich großer Kerne ist augenscheinlich nicht völlig gleich, wenn es auch das Volumen der Kernvakuole ist, welches die Größendifferenz vorwiegend bedingt. Das Kerngerüst ist im fixierten Zustande ganz an die Kernwandung gezogen und das Kernkörperchen scheint inmitten der Kernvakuole zu schweben. Seine nicht unbedeutende Größe richtet sich nach dem Kernvolumen. Die gesonderten Chromosomen erscheinen innerhalb bestimmter Grenzen dicker oder dünner, je nachdem sie aus einem größeren oder kleineren Kern hervorgingen. Sie nehmen dementsprechend mehr oder weniger tingierbare Substanz in sich auf, die im wesentlichen aber nur ihre Dicke beeinflusst. Ihre gegenseitigen Längenverhältnisse bleiben dabei bestehen. Da jeder Kern einer solchen Wurzelspitze dieselbe Zahl diploider Erbeinheiten enthalten muß, so ist es nicht die je nach der Kerngröße wechselnde Menge der sich tingierenden Substanzen, welche diese Erbeinheiten repräsentieren kann. Zu gleicher Meinungsäußerung regte mich vor kurzem der Anblick der verschiedenen Menge färbbarer Substanz an, welche der Befruchtungsvorgang im Ei einer *Urtica dioica* zusammenführt<sup>1)</sup>. Wie mich an

---

1) Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XLVII, 1910, S. 259.

zahlreichen, mit Hilfe des Zeichenprisma ausgeführten Skizzen, die ich von Wurzelspitzen des *Melandryum rubrum* entwarf, ausgeführte Messungen lehrten, sind Größenunterschiede von Kernen und Kernkörperchen in diesen Wurzeln, je nachdem sie von Männchen oder Weibchen herrühren, nicht vorhanden. Gleich kräftige Wurzeln, beiden Geschlechtern entnommen, verhalten sich völlig übereinstimmend in dieser Richtung.

Würde das eine Paar größerer Chromosomen, welche *Melandryum rubrum* aufweist, irgend welche Beziehungen zur Sexualität besitzen, so müßte ähnliches auch bei anderen angiospermen Diöcisten wiederkehren. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Hingegen können uns auch bei ihnen mehr oder weniger wahrnehmbare Unterschiede in den Chromosengrößen entgegnetreten.

Bei der von Theo J. Stomps untersuchten *Spinacia oleracea* sind von den sechs Chromosomenpaaren, welche die diploiden Kerne einer Wurzel führen, drei Paare länger und drei kürzer. Auch in den Kernplatten der Reduktionsspindeln der Pollenmutterzellen, sind Größenunterschiede der Gemini zu erkennen<sup>2)</sup>. Weder bei der Reduktionsteilung, noch bei dem homöotypischen Teilungsschritt in den Pollenmutterzellen von *Spinacia oleracea*, läßt sich aber, wie ich auch aus eigener Anschauung hinzufügen kann, etwas von einer ungleichen Verteilung der Chromosomensubstanz, oder irgend eines anderen Stoffes, auf die Teilungsprodukte erkennen.

Aus dem eingehenden Studium der Pollenmutterzellen von *Cannabis sativa* ergab sich, daß auch ihre 10 Gemini völlig übereinstimmende Trennungen vollziehen, um die Tochterkerne mit je 10 Chromosomen zu versehen (Fig. 40 bis 46, Taf. X). Merkliche Unterschiede in ihrer Gestalt wiesen die 10 Gemini nicht auf, geringe Massenunterschiede mögen aber vorhanden sein, welche aber nicht bestimmt kontrollierbar sind. Daß jeder Geminus mit zwei völlig übereinstimmenden Chromosomen die beiden Tochterkerne versorgt, ist den Figuren 41, 43, 44 und 45 leicht abzusehen. Die Fig. 46 stellt zwei Ansichten einer Pollenmutterzelle in vorgerückter Anaphase dar. Die Achse der Teilungsfigur stand annähernd senkrecht. In a ist die obere Tochterkernanlage in Polansicht, in b die untere Tochterkernanlage von ihrer Innenseite aus zu sehen, die letztere in etwas schräger Lage. Für einen Unterschied zwischen

1) A. a. O., S. 74.

2) A. a. O., Tafel III.

diesen beiden Anlagen fehlten Anknüpfungspunkte. Ebensovienig ließ sich von einer ungleichen Verteilung sonstiger Substanzen auf die beiden Hälften der Pollenmutterzelle etwas erkennen. Solches gelang mir auch nicht in dem Stadium der Fig. 47, welche die Kerne nach dem zweiten Teilungsschritt in dem noch einzelligen Cytoplasma tetraedrisch angeordnet zeigt. Wurzelspitzen männlicher und weiblicher Individuen von *Cannabis sativa* wurden jungen Topfpflanzen entnommen, nachdem sie im Viktoriahaus unseres Gartens etwa zwei Stunden verweilt hatten. Die Fig. 48 ist dem Wurzelquerschnitt einer männlichen Pflanze, die Fig. 49 dem einer weiblichen Pflanze entnommen. In beiden Fällen zeigt die Kernplatte 10 Paare Chromosomen. Gewisse Größenunterschiede der Paare fallen auf, doch habe ich sie nicht weiter auf ihre Konstanz studiert. Daß in irgend einem der Paare die beiden Chromosomen hätten verschieden sein sollen, müßte ich in Abrede stellen, ebenso daß etwa das eine Geschlecht ein Chromosom führt, das dem anderen fehlt.

Das erste der neuen Präparate von Pollenmutterzellen der *Mercurialis annua*, das ich studierte, brachte mir eine Überraschung. Dieses Präparat führte nämlich außer anderen Teilungsstadien auch den in Fig. 52, Taf. X dargestellten Zustand, der die vorgerückteren Anaphasen der Reduktionsteilung darbot. Die Fixierung war besonders schön ohne alle Schrumpfung gelungen und die Lage des Bildes so günstig, daß schon der erste Blick lehrte, daß die reduzierte Zahl der Chromosomen von *Mercurialis dioica* 8 beträgt und nicht 7, wie ich das zuvor angegeben habe<sup>1)</sup>. Demgemäß ist auch die diploide Zahl zu korrigieren, die nicht 14, sondern 16 ausmacht. So klein auch die Gemini der Pollenmutterzellen der *Mercurialis annua* sind (Fig. 50 bis 52) so läßt sich doch sicher erkennen, daß ihnen konstante Größenunterschiede zukommen. Das fällt schon in Seitenansichten der Reduktionsspindeln auf (Fig. 50), besonders aber deutlich zeigte dies die schon zuvor zitierte Anaphase der Fig. 52. Ich will mich auf die Angabe beschränken, daß vier Gemini, und dem entsprechend dann auch vier Chromosomen, größer und vier kleiner sind. Eine sehr eingehende, speziell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchung würde jedenfalls lehren, daß hier noch weitergehende konstante Größenunterschiede wiederkehren. Die Teilungs-

1) Das weitere Schicksal meiner isolierten, weiblichen *Mercurialis annua*-Pflanzen. Zeitschr. f. Bot., I. Jahrg., 1909, S. 518.

produkte der Pollenmutterzellen gleichen auch hier einander, d. h. sie gleichen einander so weit, als die direkte Wahrnehmung guter, verschieden gefärbter Präparate Unterscheidungen zuläßt. — Entsprechend behandelte Wurzelspitzen von Männchen und Weibchen zeigen in Querschnitten, die richtig orientierte Kernplatten enthalten, 8 Chromosomenpaare. Man muß freilich nach solchen Kernplatten, die alle Chromosomen getrennt zeigen und diese Feststellung gestatten, meist längere Zeit suchen. Im Verhältnis zu den Chromosomen der Pollenmutterzellen sind jene der Wurzelspitzen gestreckter. Ihre Größenunterschiede fallen auf, werden aber zum Teil verwischt, durch ihre verschiedene Orientierung. Alle jene Chromosomen, die nicht ganz horizontal, d. h. in der optischen Ebene liegen, sieht man ja in der Verkürzung. Immerhin führt die Betrachtung der Schnitte bald zum sicheren Ziel. Die Fig. 54 und 55, Taf. X geben die Polansichten zweier Kernplatten aus einer weiblichen, die Fig. 56 einer Kernplatte aus einer männlichen Wurzel wieder. Die von den homologen Chromosomen gebildeten Paare treten meist deutlich hervor, doch können auch Verschiebungen vorkommen, nicht selten auch zwei zusammengehörende Chromosomen aufeinander folgen.

Die ganz bestimmte Frage, mit der ich diesem früher schon von mir untersuchten Objekt diesmal gegenüberstand, bewirkte auch die Beachtung von Einzelheiten, über die ich zuvor hinwegsaß. Die Wichtigkeit solcher Einzelheiten tritt mit der Tiefe des Einblicks, den wir in dieses Gebiet der Forschung gewinnen, immer schärfer hervor. Der Augenblick wird jedenfalls bald kommen, wo auch jene, welche auf experimentellem Wege den Gesetzen der Erbllichkeit nachforschen, sie werden beachten müssen. Die verschiedene, erblich festgehaltene Größe der Chromosomen, die uns an immer zahlreicheren Objekten des Pflanzenreichs entgegentritt, wird in Bastarden einmal noch wertvolle Anknüpfungspunkte für die Beurteilung der Funktionen der einzelnen Chromosomen abgeben.

Wir bewahren im hiesigen Institut besonders instruktive Präparate auf, die sich hier jeder ansehen kann. An vielen von ihnen kann man sich nicht nur von einer Anordnung der Chromosomen diploider Kerne in Paaren, sondern auch davon, daß, wo ungleich große Chromosomen vorliegen, die Paare von gleich großen gebildet werden, auf den ersten Blick überzeugen.

Ich will *Mercurialis annua* nicht verlassen, ohne auf das Bild hinzuweisen, welches ich von einem ihrer jungen Pollenkörner ent-

worfen habe, das seine Trennung in die generative und die vegetative Zelle vor kurzem vollzogen hatte (Fig. 53, Taf. X). Der bedeutende Größenunterschied, welchen die Nukleolen des generativen und des vegetativen Kerns zeigen, fällt hier, entsprechend dem, was ich bei *Melandryum rubrum* darüber mitgeteilt habe, wieder sehr in die Augen.

Ich untersuchte auch weiter noch *Bryonia dioica*. Ob die 10 Gemini in den Reduktionskernplatten ihrer Pollenmutterzellen gleich groß sind, will ich nicht entscheiden. Größenunterschiede, falls vorhanden, sind jedenfalls nicht auffällig. Die Teilungsprodukte gleichen einander morphologisch. Die Fig. 57 (Taf. X) führt eine Tetrade von *Bryonia dioica* gleich nach ihrer Bildung vor. Ich suchte sie nach Möglichkeit genau im Bilde wiederzugeben.

Der Vollständigkeit wegen berichte ich hier im Anschluß an diese meine Angaben über eine Untersuchung von Chester Arthur Darling<sup>1)</sup>, die sich ebenfalls die Aufgabe stellte, nach etwaigen Verschiedenheiten der Teilungsprodukte von Pollenmutterzellen diöcischer Pflanzen zu suchen. Gewählt wurde hierfür der diöcische Ahorn, *Acer Negundo*. Der Verfasser gibt an, daß in den Pollenmutterzellen dieser Ahornart ein schwaches Liningerüst vorhanden sei, in welches Substanz einwandert, die in Gestalt von Knospen aus dem Nukleolus hervorsproßt. Das Kerngerüst nimmt an Tinktionsfähigkeit zu und gibt acht Chromosomen den Ursprung. Andererseits beginnen, vom Synapsisstadium an, dicke kurze Körper nacheinander aus dem Nukleolus zu treten und fügen fünf bivalente Chromosomen den acht anderen hinzu. Alle die 13 Chromosomen werden zu gleichen Hälften auf die Tochterkerne verteilt. Ist die Wandung um diese Tochterkerne gebildet, so sieht man in ihnen „eine große Chromatinmasse und mehrere kleinere von etwas wechselndem Umfang. Viele Beobachtungen scheinen anzuzeigen, daß die kleineren Chromatinmassen in eine größere Chromatinmasse übergehen, in einem der Tochterkerne, während sie in dem anderen Tochterkern sich zu zwei Chromatinmassen von ungleichem Umfang vereinigen“. „Das scheint ein sehr allgemeines Phänomen zu sein.“ „In sehr wenigen Fällen jedoch waren zwei Körper in jedem Tochterkern zu sehen.“ Als allgemeine Regel stellt sich weiterhin

---

1) Sex in dioecious Plants. Contributions from the Department of Botany of Columbia University, No. 239. Bull. of the Torrey Botanical Club, Vol. 36, 1909, p. 177.

eine Verschmelzung der beiden Körper auch in dem anderen Tochterkern ein, so daß beide Kerne alsdann einander gleichen. Auch bei dem zweiten Teilungsschritt fallen jedem der vier Enkelkerne 13 Chromosomen zu. Nachdem diese Kerne eine Wandung erhalten haben, weisen sie mehrere Chromatinmassen in ihrem Innern auf, „und während die Verschmelzung dieser Massen fort-dauert, zeigt es sich, daß zwei Kerne, die von einem der Tochterkerne entstammen, je eine Chromatinmasse mehr enthalten als die beiden anderen“. Schließlich gewinnen aber auch die Chromatinmassen der vier Enkelkerne ein übereinstimmendes Aussehen. — Der vom Verfasser geschilderte nukleolare Ursprung von fünf Chromosomen in den Pollenmutterzellen von *Acer Negundo* soll der Entstehung von Idiochromosomen bei Insekten entsprechen. „So weit als die Beobachtungen reichen“, heißt es in dem Aufsatz, „scheint dieser Fall von *Acer Negundo* im allgemeinen jenen Insekten zu entsprechen, die Wilson in seiner Klasse I vereinigt, wo die beiden Sorten von Spermatozoen, Idiochromosomen in derselben Größe enthalten“.

Aus der Veröffentlichung von Chester Arthur Darling ist zu schließen, daß die Pollenmutterzellen von *Acer Negundo* 13 Gemini in ihrer Reduktionskernplatte führen und daß ihre Teilungsprodukte gleichmäßig den beiden Tochterkernen zufallen. Letzteres findet auch bei der homöotypischen Teilung statt, so daß die Enkelkerne übereinstimmend mit je 13 Chromosomen ausgestattet werden. Also auch *Acer Negundo* verhält sich ebenso wie die andern von mir untersuchten diözischen Angiospermen. Daß von den 13 Gemini der Pollenmutterzellen des *Acer Negundo*, 5 dem Nukleolus entstammen sollten, widerspricht zu sehr allen sonstigen Erfahrungen an verwandten Pflanzen, um zulässig zu erscheinen. Damit würden aber auch die Anknüpfungspunkte wegfallen, die Ch. A. Darling in einem solchen Ursprung für die Heterochromosom-Natur von 5 Gemini zu finden meint. Beweise dafür, daß diese 5 Gemini sich in ihrem Verhalten von den 8 andern Gemini irgendwie unterscheiden sollten, fehlen bei Ch. A. Darling. Es bleibt die Angabe, daß die Tochterkerne und Enkelkerne in den Pollenmutterzellen von *Acer Negundo* sich eine Zeitlang in der Zahl der „Chromatinkörper“ unterscheiden sollen, die sie in den Telophasen aufweisen. Doch heißt es weiter, daß diese „Chromatinkörper“ in allen Kernen schließlich zu je einem einzigen „Chromatinkörper“ und zwar, wie aus der Schilderung und den Abbildungen von Ch. A. Darling sich ergibt, einem Körper

von übereinstimmender Größe verschmelzen. Die Unterschiede die sich so vorübergehend geltend machen, und die bei Ch. A. Darling den Gedanken anregten, „daß es nicht unmöglich sei, daß zwei Serien von Chromosomen vorliegen, die anhaltend verschiedenen Charakter besitzen, und daher verschieden gehandhabt bei der Rekonstruktion der Kerne werden“, beruhen in Wirklichkeit nur darauf, daß die Nukleolarsubstanz sich in diesen wie in andern Kernen, entweder sofort zu einem einzigen Nukleolus zu sammeln vermag, oder daß sie dies zunächst an mehreren Stellen tut, um sich weiterhin erst in einem Nukleolus zu vereinigen. Das sind Unterschiede von ganz sekundärer Bedeutung, die man ebensogut in Pollenmutterzellen diöcischer als auch hermaphroditer Angiospermen beobachten kann. Unter den Lythreen, die Johanna Maas im hiesigen Institut zurzeit untersucht, zeigen beispielsweise *Cuphea procumbens* und *Lythrum salicaria*, beide hermaphrodit, oft ganz ähnliche Unterschiede in der Zahl der in den Tochter- und Enkelkernen der Pollenmutterzellen auftretenden Nukleoli, wie sie Ch. A. Darling bei *Acer Negundo* zu sehen bekam. In den Pollenmutterzellen des diöcischen *Melandryum rubrum* und mehr noch der *Bryonia dioica*, kommen ähnliche Erscheinungen auch zur Beobachtung; während die ebenfalls diöcischen *Spinacia oleracea*, *Cannabis sativa* und *Mercurialis annua* fast durchweg an der Bildung von nur einem Nukleolus in Tochter- und Enkelkernen von Anfang an festhalten. Dasselbe ist der Fall bei *Najas major*, die Clemens Müller zurzeit hier untersucht, und die nach Monokotylen-Art ihre Pollenkörner durch sukzedane Zweiteilung erzeugt. In allen Fällen, auch dem Fall, über den Ch. A. Darling berichtet, sind es im übrigen übereinstimmende Mengen von Nukleolarsubstanz, die den vier Teilungsprodukten der Pollenmutterzellen zufallen. Qualitative Unterschiede vermochte ich in diesen gleich großen Nukleolen auch nicht festzustellen. Daher es an Anknüpfungspunkten dafür, daß es ihre Substanz sein könne, die in Beziehung zu der Sonderung der geschlechtlichen Tendenzen stehe, zunächst fehlt.

Ich kehre nunmehr zu meinen männlichen Stöcken von *Mercurialis annua*, die vereinzelte weibliche Blüten erzeugt hatten, zurück. Bevor ich sie schildere, schicke ich einige Angaben über die äußere Gliederung normaler männlicher Stöcke dieser Art voraus. Sie bilden in den Achseln ihre rgegenständigen Blätter gestreckte Scheinähren, die in den Achseln unscheinbarer Hochblätter Blütenknäuel tragen.

Am Grunde jedes Blütenstandes entspringen hierauf schraubelartig verkettete Laubzweige, deren Zahl und Stärke sich nach der Kräftigkeit des Individuums richtet. Bei schwächeren Individuen tritt nur ein solcher Laubzweig auf, oder es fehlt auch dieser. Die Laubzweige können rechts oder links von der Infloreszenz stehen. Meist wird an der Hauptachse die Seite, an der das geschieht, gleichsinnig eingehalten. Bei kräftigen Individuen kommt noch ein schwacher Laubspöß, aus einer serialen Beiknospe in der Achsel zwischen dem Laubzweig und der Tragachse hinzu.

Ich lasse nun die Beschreibung meiner männlichen Pflanzen folgen, an denen die weiblichen Blüten aufgefunden wurden. Jedem Individuum ist eine Nummer vorgesetzt und dieselbe Nummer erhielt die Kultur, die es lieferte. Die Reihenfolge bestimmte der Zufall des Auffindens.

I, ein ziemlich kräftiges Männchen, legte als seriale Beiknospe über dem untersten Laubzweige eine zweiblütige, weibliche Infloreszenz an, die zwei Früchte lieferte.

II war ein verhältnismäßig kleines Männchen. Es trug in den Achseln des untersten Blattpaars je zwei männliche Scheinähren und über diesen als serialen Beispross je eine langgestielte weibliche Blüte. Diese beiden Blüten wurden mit dem Pollen der Nachbarinfloreszenzen bestäubt und zeitigten Früchte.

III, kräftiges Männchen, lieferte an der einen Seite des zweituntersten Blattpaars, als serialen Beisproß, einen männlichen Blütenstand der mit einer terminalen weiblichen Blüte abschloß. Diese Blüte war mit einem Fruchtknoten versehen, der nicht zwei sondern drei Fächer führte und zur Frucht dann reifte.

IV verhielt sich wie III, nur daß die weibliche Blüte dem drittuntersten Blattpaar angehörte und ihr Fruchtknoten zweifächerig war.

V ebenso, der Fruchtknoten aber, wie in III, dreifächerig. Zur Zeit der Beobachtung das eine Fach dieses Fruchtknotens angeschwollen, zwei Fächer geschrumpft. Diesem Beisproß gegenüber, auf der anderen Seite der Hauptachse ein Beisproß gleicher Stärke, doch männlich.

VI zeigte, unter entsprechenden Verhältnissen, einen männlichen Beisproß in der Achsel eines Blattes des untersten Blattpaars mit terminaler dreifächeriger Frucht.

VII hatte ungewohnten Habitus. Ein Laubzweig aus der einen Achsel des untersten Blattpaars, dicht über dem Boden, war

schmächtig bis zu 50 cm Höhe emporgewachsen. In halber Höhe trug er an einem Beisproß von üblicher Lage eine Frucht mit nur einem fertilen Fache. An seinen Gipfeln schloß der ganze Zweig mit einer endständigen zweifächerigen Frucht ab.

VIII, kräftige, normal aussehende männliche Pflanze mit zweifächeriger Fruchtanlage an dem einen Beisproß des viertuntersten Blattpaares. Diese Fruchtanlage war mit mehreren männlichen Blüten zu einem Knäuel vereint.

IX, sehr kräftige männliche Pflanze mit je einer weiblichen Blüte in drei verschiedenen Höhen an den gewohnten Beisprossen. Allen drei Blüten schienen dreifächerige Fruchtknoten zuzukommen, die aber in zwei Fällen nur je zwei Fruchtfächer, im dritten Falle nur ein Fruchtfach weiter gefördert hatten.

X war abgemäht worden. Aus der Achsel seines zweiten Blattpaares, des obersten, das stehen blieb, entwickelte es kräftige Laubzweige. Dem schloß sich auf der einen Seite wieder ein Beisproß an, mit terminaler Frucht, die ein fertiles Fach lieferte. Zwischen diesem Beisproß und dem vor ihm stehenden Laubzweig trat dann noch ein Beisproß, als männliche Scheinähre, hervor.

XI hatte, nachdem es ebenfalls abgemäht worden war, ähnlich wie X ausgetrieben. In den oberen Teilen der Pflanze fanden sich an den Beisprossen von zwei Ästen je zwei hermaphrodite Blüten in annähernd endständiger Lage vor. Die Zahl der Staubblätter stand in diesen Blüten gegen rein männliche stark nach, dessenungeachtet glichen diese Blüten darin den rein männlichen, daß sie alsbald abgestoßen wurden, ohne Frucht anzusetzen.

XII war eine männliche Pflanze von abnormem Aussehen. Ihrem kahlen Stengel entsprangen erst in 45 cm Höhe Äste, welche die Hauptachse zur Seite drängten. Alle Äste waren reichlich verzweigt, die Blätter an ihnen auffällig klein. Die Hauptachse endete in zwei dreifächerigen Fruchtanlagen, die aber abgestoßen wurden. In ähnlicher Weise schlossen auch fünf Seitenzweige mit weiblichen Blüten ab, denen übereinstimmend dreifächerige Fruchtknoten zukamen. An einem dieser Zweige stieg die Zahl der mit Fruchtknoten ausgestatteten Blüten bis auf 4, an einem anderen sogar bis auf 5. Ein Teil der letztgenannten Blüten hatte auch einige Staubgefäße entwickelt, wo dann ihre Fruchtknoten sich mangelhaft ausgebildet zeigten.

XIII war die einzige der von mir beobachteten Pflanzen, die an ihren männlichen Scheinähren außer männlichen auch weibliche

Blüten trug. Auch dieser Stock war über dem zweiten Knoten der Hauptachse abgemäht worden, worauf reiche Astbildung aus den zurückgebliebenen Knoten folgte. Unter diesen Ästen trug ein Ast in einer Blattachsel seines drittuntersten Blattpaars, an der ihr normaler Weise zukommenden Stelle, eine männliche Scheinähre, die mit einem Knäuel männlicher Blüten begonnen hatte, und weiter hinauf zwei aus männlichen und weiblichen Blüten gemischte Knäuel trug. In der Achsel des gegenüberliegenden Blattes war eine ähnliche männliche Scheinähre zu sehen, die mit einem Knäuel, der nur aus weiblichen Blüten bestand, abschloß. Ein kräftiger Laubzweig derselben Pflanze endete mit einer, einen zweifächerigen Fruchtknoten führenden weiblichen Blüte. Zudem hatte diese Pflanze weibliche Blüten an solchen Beisprossen aufzuweisen, wie wir sie schon mehrfach schilderten. Ich zählte 25 weibliche Blüten an diesem Stock, schätzte die Zahl seiner männlichen Blüten auf etwa 1000.

XIV, ein nur mittelgroßes, doch kräftiges Männchen, entwickelte eine weibliche Blüte in der Achsel des einen der beiden Blätter des drittuntersten Blattpaars. Die Blüte nahm für sich allein jene Stelle zwischen Laubzweig und Hauptachse ein, an der sich der Beisproß entwickelt. Sie war fast sitzend, mit einem dreifächerigen Fruchtknoten ausgestattet, dessen drittes Fach aber zurückblieb.

XV, kräftige männliche Pflanze, wurde absichtlich am 10. Oktober stark zurückgeschnitten. An einem der Laubzweige, die hierauf den Blattachseln entsprangen, bildete sich eine männliche Scheinähre, die an ihrem oberen Ende zwei weibliche Blüten mit dreifächerigen Fruchtknoten trug. Ein anderer Laubzweig erzeugte an einer stark verkürzten Scheinähre einen Knäuel männlicher Blüten, zwischen denen sich eine weibliche Blüte mit dreifächerigem Fruchtknoten befand.

XVI muß als die merkwürdigste unter den abweichenden *Mercurialis annua*-Pflanzen gelten, die mir begegnet sind. Es war aber in diesem Fall nicht ein Männchen um das es sich handelte, sondern ein Weibchen. Ihr auffällig dicker holziger Stengel verzweigte sich erst in 22 cm Höhe. Weiter hinauf zeigte er reiche Astbildung, wobei seine verhältnismäßig langen Äste sich im Bogen abwärts neigten, um sich an ihren Enden wieder emporzurichten. So erinnerte der Habitus dieses Pflänzchens an die Trauerform mancher unserer Bäume. Es hatte seine Entwicklung mit rein weiblichen Blüten begonnen. Nachdem es aber ein bestimmtes

Alter erreichte, begannen einzelne seiner Blüten, dann immer zahlreicher werdende unter ihnen, männlich zu durchwachsen. Das Mittelsäulchen ihres Fruchtknotens setzte sich in eine dünne Achse fort, der eine größere Anzahl von Staubblättern entsprangen. Die Antheren dieser Staubblätter enthielten wohlausgebildeten Pollen. Mit dem Altern der Pflanze trat das männliche Geschlecht an ihr immer reichlicher vor. Zwar hörte sie nicht ganz auf, rein weibliche Blüten zu erzeugen, doch immer häufiger wurden jene, deren Fruchtknoten ein Büschel von Staubblättern krönte. Zudem stellten sich eigenartige Mischungen zwischen den beiden Geschlechtern ein, welche nur mikroskopisch aufzuklären waren. Sie bestanden darin, daß in den Fruchtknotenfächern und zwar in beiden von ihnen, oder in nur einem Fach, statt einer einzigen Samenanlage, zwei oder mehrere Anlagen der Placenta entsproßen. Sie mochten noch alle als Samenanlagen ausgebildet sein, wenn auch nur unvollkommen, oder Mittelbildungen zwischen Samenanlagen und Antheren darstellen und schließlich es im letzteren Falle bis zur Pollenbildung in ihrem Innern bringen. An der alternden Pflanze traten immer zahlreicher werdende Fruchtknoten, nur noch mit Antheren an Stelle von Samenanlagen in ihrem Innern auf. Die Fruchtblätter schlossen dann nur noch unvollkommen am Scheitel zusammen, fuhren aber fort, dort Narbenpapillen zu erzeugen. Es kamen auch Fruchtknotenfächer zur Beobachtung, wo über einer Samenanlage, ein Placentarauswuchs sich stark verzweigt hatte und seine kurzen hin und her gekrümmten Zweige in Antheren abschloß, die zum Teil aus der oberen Öffnung der klaffenden Fruchtblätter hinausragten. In solchen Fruchtknoten, deren Mittelsäulchen sich gestreckt hatten, um frei außerhalb der Fruchtfächer Staubblätter anzulegen, waren die Samenanlagen häufig ganz verbildet. Während die Pflanze im Laufe des Winters, wo sie in einem Kalthaus stand, und im nächsten Frühjahr langsam zurückging, prägten sich ihre männlichen Neigungen immer mehr aus, zudem stellten sich Vergrünungserscheinungen in den durchwachsenden Blüten ein. Die Antheren nahmen die Gestalt kleiner pfeilförmiger Blättchen an, auf denen die Staubfächer saßen. Oder die eine Hälfte der Antheren bildete einen Blattabschnitt, die andere allein war fertil. Die weibliche Blüte konnte sich auch ganz in ihre Blattgebilde auflösen. Auf ihre drei Perigonblätter folgten dann, in Zwei- oder Dreizahl, die Fruchtblätter, völlig getrennt, wenn in Dreizahl mit den Perigonblättern alternierend, mehr oder weniger gewölbt, wenn mit den

Rändern nah zusammenschließend, ausnahmsweise aus einem Rande noch eine Samenanlage in die innere Höhlung entsendend. Über diesen Fruchtblättern trug das gestreckte freie Mittelsäulchen die Staubblätter, die unter Umständen schon in kürzer oder länger gestielte pfeilförmige Blättchen ganz verwandelt sein konnten. Diese Staubblätter alternierten mehr oder weniger vollkommen mit den Fruchtblättern. Die fertilen Staubblätter der weiblich-männlichen Blüten breiteten denselben honigartigen Duft aus, wie er für die männlichen *Mercurialis annua*-Pflanzen charakteristisch ist. Also auch dieses sekundäre männliche Geschlechtsmerkmal kam dem veränderten Weibchen zu. Es gelang ihm auch die Ausbildung männlicher Blüten, aus denen die Fruchtblätter ganz beseitigt waren, Blüten, die entweder ganz fertile oder mehr oder weniger vergrünte Staubblätter besaßen. An der jüngeren Pflanze bekam ich einige Male zwei einander aufsitzende Fruchtknoten zu sehen. An den alternden Pflanzen wuchs gelegentlich an einem in seiner Größe zurückgebliebenen, am Scheitel schlecht verschlossenen Fruchtknoten eine Samenanlage nackend zwischen den Narben hervor. — Ich beschränke mich hier auf diese kurze Schilderung des eigenartigen Pflänzchens, von dem ich Alkoholmaterial für eine etwaige spätere, von Abbildung begleitete Beschreibung aufbewahre. — Bemerkte sei noch, daß ich an der alternden Pflanze gelegentlich einige Milben sah, keine Anhaltspunkte aber dafür gewinnen konnte, daß das merkwürdige Verhalten dieser Pflanze irgendwie unter dem Einfluß von Parasiten stehe.

Das waren die Pflanzen, die es uns zusammenzubringen gelang und die ich hier geschildert habe, um ihr geschlechtliches Verhalten in Hinblick auf ihre Nachkommenschaft festzuhalten. Etwaige sonstige Angaben aus der Literatur über sexuelle Abweichungen bei *Mercurialis annua* hier zusammenzustellen, hätte keinen Zweck<sup>1)</sup>. Nur möchte ich auf ein Bild in dem II. Bande der Mutations-theorie hinweisen, durch welches Hugo de Vries den Zweig einer männlichen Pflanze von *Mercurialis annua* veranschaulicht, die an ihren Scheinähren vereinzelt Früchte trägt<sup>2)</sup>. Uns ist ein solches Verhalten nur einmal<sup>3)</sup>, bei der mit XIII bezeichneten Pflanze,

1) Hierfür kann ich auf O. Penzigs Pflanzen-Teratologie hinweisen, Bd. II, S. 286, und etwa noch auf H. Hoffmanns Aufsatz „Zur Geschlechtsbestimmung“ in der Bot. Ztg. von 1871, S. 100.

2) S. 638, Fig. 144.

3) Nur einmal spontan, ein zweites Mal an der künstlich zurückgeschnittenen Pflanze Nr. XV.

begegnet, es ist somit unter den *Mercurialis annua*-Rassen der Bonner Gegend rar. Hingegen mußte es auffallen, daß es besonders die Beisprosse unserer männlichen Pflanzen sind, an denen es dem weiblichen Geschlecht gelingt, sich zu manifestieren. Da solche Sprosse erst nachträglich den anderen hinzugefügt werden, so sind es bei uns ältere männliche Pflanzen, an denen man mehr Aussicht hat, Blüten des entgegengesetzten Geschlechts anzutreffen. Insofern war es ein unseren Zwecken dienstlicher Zufall, der es fügte, daß wir erst am Ende des Sommers nach solchen Pflanzen suchten. Unter den männlichen Individuen von *Mercurialis annua*, an welchen wir weibliche Blüten antrafen, befanden sich zwei, Nr. X und XI, die neue Triebe erzeugt hatten, nachdem sie zuvor abgemäht worden waren. Die unter XV angeführte Pflanze entwickelte einige weibliche Blüten, nachdem wir sie absichtlich stark zurückgeschnitten hatten. In diesen Fällen könnte die Auslösung des entgegengesetzten Geschlechtes in Beziehung zu diesen Eingriffen gebracht werden, doch ist nicht bewiesen, daß sie nicht auch von selbst erfolgt wäre. Denn unter etwa 200 männlichen Pflanzen, die wir absichtlich zurückschnitten, bildete nur eine die geschilderten weiblichen Blüten aus. Zahlreiche männliche wie auch weibliche Exemplare der *Mercurialis annua*, die Heyer<sup>1)</sup> zurückschnitt, behielten rein ihr Geschlecht bei, und so war es auch bei den Versuchen, die seinerzeit Autenrieth<sup>2)</sup> mit *Mercurialis* anstellte. Hingegen wollen Autenrieth und Mauz<sup>3)</sup> durch Zurückschneiden der Zweige, beziehungsweise Entfernen der Blüten männlicher Hanfpflanzen, an diesen mehr oder weniger hermaphrodite Blüten erzielt haben. Ich selbst<sup>4)</sup> wiederholte die Versuche vor Jahren beim Hanf mit durchaus negativem Resultate, so daß nicht ausgeschlossen erscheint, daß Autenrieth und Mauz mit einer an sich schon zur Monöcie neigenden Hanfrasse operierten. Durch dauerndes Entfernen der Blütenknospen männlicher und weiblicher Stöcke von *Melandryum album* vermochte ich damals auch nicht das Geschlecht zu beeinflussen<sup>5)</sup>.

1) Untersuchungen über das Verhalten des Geschlechtes bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen usw. Bericht usw. des landw. Instit. der Univ. Halle, herausg. von Julius Kühn, Bd. I, 1884, Heft V, S. 42.

2) De discrimine sexuali jam in seminibus plantarum dioicarum apparente. Tübingen, Diss. 1821.

3) Vgl. Flora 1822, Bd. II, vierte Beilage, S. 51.

4) Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl., Bd. XX, 1900, S. 773.

5) A. a. O.

Die Zahl der Samen, die ich von jenen männlichen Pflanzen, die mit I bis XV bezeichnet waren, erntete, konnte natürlich nicht bedeutend sein. So kamen denn Mitte März dieses Jahres in Töpfen zur Aussaat, von I: 3 Samen, von II: 3, von III: 5, von IV: 3, von VI: 7, von VII: 3, von VIII: 4, von IX: 2, von X: 6, von XII: 5, von XIII: 5, von XIV: 2, von XV: 3. Zudem hatte der Instituts-Techniker Hubert Sieben noch 20 Samen von verschiedenen männlichen Stöcken geerntet, die an ihrem Standort belassen worden waren. In V erwies sich das eine angeschwollene Fruchtfach der einzigen weiblichen Blüte als taub. In der Schilderung von XI wurde schon erwähnt, daß es die wenigen Blüten, die hermaphrodit an ihm waren, abstieß.

Nur ein Teil der geernteten Samen erwies sich als gut ausgebildet, und keimte. Am 30. April verfügten wir über 36 Pflänzchen und zwar von I über 2, von II über 2, von III über 3, von IV über 0, von VI über 4, von VII über 4, von VIII über 0, von IX über 0, von X über 4, von XII über 3, von XIII über 2, von XIV über 2, von XV über 0. Von den am ursprünglichen Standort gesammelten Samen gingen 13 auf.

Aus 74 Samen hatten wir immerhin 36 Pflanzen, also fast genau die Hälfte erzogen, ein Ergebnis, das unter den angegebenen Umständen als recht günstig bezeichnet werden konnte.

Da sämtliche Pflänzchen männlich waren, so mußte der Erfolg des Versuches als völlig eindeutig und überraschend positiv gelten, er bestätigte in vollem Maße die Erwartungen, die an ihn geknüpft waren.

Die männlichen Pflänzchen von *Mercurialis annua* begannen, wie auch sonst, mit der Blütenbildung bereits auf den jüngsten Entwicklungsstadien, so daß ihr Geschlecht sechs Wochen nach der Aussaat schon überall festzustellen war. Um diese Zeit trugen sie ausschließlich rein männliche Blütenstände. Sie sollten aber in die Möglichkeit versetzt werden, eventuell nachträglich noch weibliche bzw. hermaphrodite Blüten zu bilden. Da nun die Auslösung des entgegengesetzten Geschlechts an männlichen Individuen dieser Pflanzenart, bzw. der uns hier vorliegenden Rasse, wenn überhaupt, sich erst spät, an kräftigen Stöcken, solchen, die zur Bildung von Beisprossen schreiten, einzustellen pflegt, so wurden die betreffenden Stöcke, zur Förderung ihrer Entwicklung, in gute Gartenerde frei verpflanzt. Sie gediehen dort gut, doch nicht so üppig, wie ich es gewünscht hätte. Unkräuter wollen eben nicht gepflegt werden.

Die Bildung von Beisprossen blieb ziemlich eingeschränkt. Es gelang nicht, bis in den Herbst hinein, weibliche Blüten an diesen männlichen Pflanzen zu beobachten.

Das mit XVI bezeichnete weibliche Individuum, an welchem mit dem Alter sich männliche Tendenzen immer stärker geltend machten, hatte, auf den eigenen Pollen angewiesen, ziemlich viel Früchte angesetzt, in diesen aber nur wenig keimfähige Samen ausgebildet. Denn von 55 Samen gingen nur 5 auf. Der Habitus der jungen Pflänzchen wich von dem der übrigen Keimlinge unserer Aussaat ab. Sie waren kräftiger und großblättriger. Nachdem sie etwa 8 cm Höhe erreicht hatten, begannen sie zu blühen. Ich erwartete ihrem Habitus nach, daß sie Weibchen liefern würden. In Wirklichkeit erwiesen sich aber nur drei Individuen als weiblich, zwei waren männlich. Das änderte sich auch weiter nicht, nachdem die jungen Pflanzen ins Freiland gelangten, und dort alterten. Die Männchen blieben rein männlich und an den Weibchen stellten sich keine männlichen Durchwachsungen der weiblichen Blüten ein. Wäre es uns gelungen, eine größere Anzahl Nachkommen von dieser Pflanze zu erlangen, so hätten sich auch wohl Hermaphroditen von so eigner Zusammensetzung, wie es die Mutter war, unter ihnen eingefunden. Man konnte sie von Samen aus jener Zeit erwarten, wo in der Mutter die beiden Geschlechter sich das Gleichgewicht hielten. Die wenigen Samen, welche keimten, mögen aber, soweit sie Weibchen lieferten, der ersten Entwicklungszeit der Mutter, soweit sie Männchen erzeugten, einem der letzten Abschnitte ihres Lebens entstammen.

Ebenso wie wir im vorigen Jahre gefunden hatten, daß der Pollen von vereinzelt an weiblichen *Mercurialis annua*-Pflanzen erzeugten männlichen Blüten in seiner männlichen Potenz geschwächt ist, zeigte sich dies im laufenden Jahr für die weibliche Potenz der Eier, die in vereinzelt weiblichen Blüten an männlichen Pflanzen entstanden waren.

Zieht man aber aus diesen Versuchen den, wie mir scheint, berechtigten Schluß, daß die Potenz des durch die männlichen und die weiblichen Geschlechtsprodukte verkörperten Geschlechtes einer Abstufung fähig ist, so wird man auch weniger Bedenken haben, eine solche Abstufung als eine Einrichtung anzusehen, die sich bei den diöcischen Phanerogamen stabilisierte und auf der ihre Diöcie nunmehr beruht. Daß jene geschlechtliche Machtscheidung bei den phanerogamen Diöcisten auf das männliche Geschlecht be-

schränkt blieb, hat seine guten, schon früher erörterten Gründe. Sie ist, wie jene sexuelle Scheidung, die wir in den Sporenmutterzellen der diöcischen Moose feststellen konnten, an die Reduktionsteilung gebunden, phylogenetisch aber von jenem Vorgang bei den Moosen abweichend. Denn der geschlechtlichen Scheidung in den Sporenmutterzellen der diöcischen Moose geht keine geschlechtliche Sonderung im Sporophyt voraus, die Sporenmutterzellen sind dementsprechend hermaphrodit und in ihnen vollzieht sich erst die Trennung von männlich und weiblich; bei den Phanerogamen bildete aber den Ausgangspunkt für die Diöcie eine zuvor schon vollzogene Trennung von männlich und weiblich im Sporophyt, so daß innerhalb der in ihrem Geschlecht bereits bestimmten Sporenmutterzellen weitere Trennungen sexueller Art, sich nur noch innerhalb desselben Geschlechts abspielen und nur seine Potenz betreffen konnten. Indem wir die bei den diöcischen Phanerogamen bei der Reduktionsteilung sich vollziehende Sonderung der männlichen Potenzen nach ihrem Verhältnis zu der weiblichen Potenz der Eier abschätzen, können wir von oprimierenden und oprimierten, also unterdrückenden und unterdrückten Pollenkörnern diöcischer Phanerogamen sprechen. Eigentlich müßten hier überall nicht die Pollenkörner, sondern die Spermakerne den Eiern gegenübergestellt werden, es somit oprimierende und oprimierte Spermakerne heißen, doch füge ich mich, indem ich die Bezeichnung „Pollen“ für diesen Begriff anwende, dem annähernd allgemein üblichen Brauch. Daß ich andererseits oprimierend und oprimiert und nicht dominierend und dominiert als Ausdruck für die relative Stärke der männlichen Potenz der Pollenkörner brauchte, geschah, um eine Verwechslung mit Mendelschen Begriffen auszuschließen.

Sind auch, wie die bisherigen Versuche mit diöcischen Angiospermen lehren oder es doch sehr wahrscheinlich machen, die Eier mit gleich starker weiblicher Potenz ausgestattet, so zwar, daß diese weibliche Potenz der männlichen Potenz oprimierender Pollenkörner unterliegt, die der oprimierten beherrscht, so hat uns andererseits das Verhalten der weiblichen Blüten an männlichen *Mercurialis annua*-Pflanzen wieder gelehrt, daß auch die weibliche Kraft der Eier einer Gradation fähig ist. Denn während diese Kraft an Weibchen stärker als die Kraft der einen Hälfte des an Männchen produzierten Pollens ist, unterliegt sie der männlichen Kraft sämtlicher Pollenkörner in Eiern, die an einem männlichen Stock erzeugt wurden. Umgekehrt sehen wir die Weiblichkeit der Eier die

Männlichkeit des gesamten Pollens unterdrücken, wenn dieser in vereinzelt männlichen Blüten an weiblichen Stöcken entstanden war; alle Nachkommen zeigten in unseren Versuchen sich dann weiblich.

Die Tatsache, daß aus den Eiern eines *Mercurialis annua*-Weibchens, das mit eigenem Pollen befruchtet wurde, nur Weibchen hervorgehen, kann man versucht sein, aus dem Ursprung der Weibchen diöcischer Angiospermen unmittelbar abzuleiten. Ist nämlich das Weibchen solcher Pflanzen das Ergebnis der Vereinigung eines mit weiblicher Tendenz ausgestatteten Eies mit einem Pollenkern, dem die schwächere männliche Tendenz zukommt, so ist eben die männliche Potenz nur in ihrer geschwächten Äußerung im Körper des Weibchens vertreten. Sie ist geschwächt auch in den männlichen Blüten, zu deren Bildung sie immerhin ausreichte. Alle Pollenkörner solcher Blüten unterliegen daher der weiblichen Potenz der Eier. Diesem Gedanken gab ich früher schon Ausdruck<sup>1)</sup>. Er reicht aber tatsächlich nicht aus, um in solcher Fassung auch das Verhalten der an männlichen Stöcken von *Mercurialis annua* erzeugten weiblichen Blüten zu erklären. Denn wir nahmen an, daß alle Eier der angiospermen Diöcisten gleich starke weibliche Tendenz besitzen, und daß männliche Nachkommen das Produkt aus solchen Eiern und aus Pollenkörnern mit unterdrückender männlicher Potenz sind. Somit müßte aber im Körper des Männchens die weibliche Tendenz ebenso stark wie im Weibchen sein, wenn auch durch die stärkere den Pollenkörnern entstammende männliche Potenz an ihrer Äußerung gehindert. Gelingt es aber der weiblichen Potenz sich am Männchen in der Bildung weiblicher Blüten zu äußern, so wäre von deren Eiern, bei solchem Gedanken-gang, eine gleich starke Potenz wie an Weibchen zu erwarten. Dann dürfte aber nicht die Gesamtheit dieser Eier dem männlichen Einfluß des Pollens unterliegen, so wie wir tatsächlich es fanden, sondern nur die Hälfte.

Ich will das mit Hilfe einer willkürlich gewählten Zahl deutlich machen, welche die Höhe der geschlechtlichen Potenzen, die hier in Betracht kommen, zum Ausdruck bringen soll. Ich nehme eine Zahl wie 6, die sich dazu eignet. Wir hätten bei angiospermen Hermaphroditen nach vollzogener Reduktionsteilung für Eier und Pollenkörner somit die Potenz 6.

1) Zeitschrift für Botanik, I. Jahrg. 1909, S. 518.

Eier		Pollenkörner	
6	6	6	6
6	6	6	6

Für drei von den Eiern habe ich die 6 kleiner genommen, um anzudeuten, daß ein Ei nur aus der Reduktionstetrade hervorgeht. Für angiosperme Diöcisten ließe sich das Verhältnis so vorführen:

Eier		Pollenkörner	
6	6	9	9
6	6	3	3

Die Befruchtung bei hermaphroditen Angiospermen würde stets  $6 + 6$  ergeben. Die Befruchtung bei diöcischen Angiospermen  $6 + 9 = M.$  und  $6 + 3 = W.$  Im Männchen müßte die männliche Potenz bei Anlage der männlichen Geschlechtsprodukte schlechterdings wieder auf  $\frac{9}{3} \frac{9}{3}$  zurückgehen, da es ja sonst eine dauernde Steigerung der männlichen Potenz in den Nachkommen gäbe, durch welche die Existenz von Weibchen ausgeschlossen wäre. Daher in einem Männchen, das vereinzelt weibliche Blüten mit Eiern produzierte, letzteren auch nur Pollen mit  $\frac{9}{3} \frac{9}{3}$  Potenzen gegenüberstände, so daß bei der Potenz 6 der Eier, die Hälfte der Nachkommen aus ihnen, auch unter diesen Umständen, weiblich sein müßte.

Wir können hier somit nicht ohne die Vorstellung auskommen, daß die weibliche Potenz der Eier bis unter 3 gesunken sei. Man könnte denken, daß die Eier auf dem ungünstigen Boden des männlichen Substrats an weiblicher Potenz einbüßen, wie etwa Bakterien an Virulenz auf ungeeignetem Nährboden. Auf dem weiblichen Diöcisten verlören die Pollenkörner dementsprechend an männlicher Potenz.

Mit einer erblich fixierten Schwächung der männlichen Potenz glaubten wir zuvor bei der ganzen Rasse von *Melandryum rubrum* rechnen zu müssen, um uns den dauernden Ausfall von Männchen gegenüber den Weibchen in unseren Kulturen zu erklären. Für diesen Gedanken bringen uns die bei *Mercurialis annua* geschilderten Vorkommnisse tatsächliche Stützen.

Wie wir es den selbst gewonnenen Ergebnissen schon vorausgeschickt hatten, sah sich C. Correns durch seine Versuche mit gynodiöcischen Pflanzen bereits veranlaßt, es als wahrscheinlich hinzustellen, daß ganz bestimmte Verhältnisse der Stärke zwischen

den im Wettbewerb stehenden geschlechtlichen Tendenzen bestehen könnten. Doch sind es nicht die nämlichen Gesichtspunkte wie die hier vertretenen, welche C. Correns in seinen Schlußfolgerungen bestimmten; denn er fährt weiter<sup>1)</sup>, so wie ich schon einmal zitiert habe, fort: „man könnte annehmen, es dominiere z. B. die weibliche Tendenz stets über die zwittrige, es bilde aber nicht jede Geschlechtsform ausschließlich Keimzellen mit der eigenen Tendenz, sondern auch solche mit fremder Tendenz, z. B. neben überwiegend solchen mit  $\pm$  zwittriger auch solche mit weiblicher Tendenz, oder neben fast lauter solchen mit weiblicher Tendenz einzelne mit  $\pm$  zwittriger. Solche Formen entsprächen dann den „ever sporting varieties“ de Vries. Dann würde sich der Einfluß des Pollens auch erklären“<sup>2)</sup>.

Ich möchte es nun meinerseits versuchen, die Geschlechtsvererbung bei gynomonöcischen Angiospermen in Beziehung zu meinen an *Mercurialis annua* gesammelten Erfahrungen und zu den Schlüssen, die ich an sie knüpfte, zu bringen. Ich kann, auf die geschwächte männliche Potenz des an weiblichen *Mercurialis annua*-Stöcken erzeugten Pollens mich stützend, annehmen, daß auch der Pollen der an einem gynomonöcischen Stock von *Satureia hortensis* entsteht, männlich geschwächt ist. Denn jener gynomonöcische *Satureia*-Stock zeigt dadurch, daß er außer hermaphroditen auch weibliche Blüten produziert, an, daß die Weiblichkeit in ihm vorherrscht. Werden daher die Blüten der rein weiblichen *Satureia*-Stöcke mit ihm bestäubt, so unterliegt er ihrer weiblichen Potenz. Es reicht hingegen seine männliche Potenz noch aus, um sich neben der weiblichen der an dem gynomonöcischen Stock erzeugten Eier Geltung zu verschaffen, so daß aus der Befruchtung dieser Eier durch ihn gynomonöcische Individuen hervorgehen. Nur zum Teil soll es hingegen dem Pollen gynomonöcischer Stöcke von *Thymus vulgaris* gelingen, seine Männlichkeit gegenüber der Weiblichkeit der Eier derselben Stöcke, die ihn erzeugten, zu behaupten, denn diese lieferten mit ihm befruchtet, in den Versuchen von C. Raunkjaer<sup>3)</sup>, nur 35% Gynomonöcisten, hingegen 65% Weibchen. Bei der von C. Correns untersuchten *Silene inflata*

1) A. a. O., Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1908, S. 699.

2) Ich habe diese Stelle zwischen Gänsefüßchen zitiert, da ich sie dem Sinn nach genau wiedergebe, doch ließ ich einige Worte aus ihr fort.

3) Sur la transmission par hérédité dans les espèces hétéromorphes. Bull. d. l'Acad. Roy. des sc. et des lettres de Danemark, 1906, Nr. 1, S. 36.

hat die Entwicklung von der Zwitterform aus zwei Richtungen eingeschlagen, den (Weg), der zur männlichen und den, der zur weiblichen Pflanze führt<sup>1)</sup>. An den andromonöcischen Individuen dieser Species, die außer hermaphroditen männliche Blüten erzeugen, ist der Pollen auf einer seiner männlichen Potenz günstigen Unterlage erwachsen. So kommt es, daß ein Weibchen dieser *Silene* „mit dem Pollen zweier andromonöcischer Pflanzen bestäubt, eine Nachkommenschaft“ erzeugen konnte, „wie sie sich selbst überlassene, oder mit dem Pollen zwitteriger, oder gynomonöcischer Pflanzen bestäubte Weibchen nie geben“, nämlich viel mehr  $\pm$  zwitterige und viel weniger weibliche Nachkommen (nur 35%)<sup>2)</sup>. Bei *Plantago lanceolata*, die sehr zahlreiche erbliche Bindeglieder zwischen der rein zwitterigen und der rein weiblichen Form aufweist, kam C. Correns zu dem Ergebnis, daß der Einfluß des Pollens um so stärker auf das Geschlecht der Nachkommen ist, „je weniger die Pflanze einen ausgesprochenen Charakter hat, die die Eizellen liefert“<sup>3)</sup>. Das läßt sich von unserem Standpunkt aus auch wohl begreifen. Ob an zwitterigen Pflanzen, die den Weg zur Diöcie eingeschlagen haben, an rein männlich gewordenen Blüten andromonöcischer Individuen, bereits bei der Teilung der Pollenmutterzellen Scheidungen in der männlichen Potenz sich vollziehen, wäre eine offene Frage.

In G. H. Shulls *Melandryum*-Kulturen — er nennt seine Pflanze *Lychnis dioica* L. — traten einige hermaphrodite Individuen auf<sup>4)</sup>. G. H. Shull meinte nun die Frage der Geschlechtsvererbung fördern zu können, indem er die hermaphroditen Individuen untereinander und auch mit einem normalen Männchen kreuzte. Er glaubte darin im Vorteil gegen C. Correns zu sein, der seine Schlüsse auf Kreuzungen zwischen zwei verschiedenen Species stützte. Die vier hermaphroditen Versuchspflanzen, über welche G. H. Shull verfügte, konnten alle als Männchen gelten, an welchen der Fruchtknoten in verschiedenem Grade der Vollkommenheit ausgebildet worden war. Das Individuum, welches G. H. Shull mit A bezeichnete, ergab, mit eigenem Pollen bestäubt, eine Nachkommenschaft von 33 Weibchen und 25 Hermaphroditen. Vier mit dem

1) Die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodiöcischen Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1906, S. 473.

2) Ebenda, S. 473 und a. a. O., Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1908, S. 690.

3) In dem Aufsatz von 1908, S. 693.

4) Inheritance of Sex in *Lychnis*. Bot. Gazette, Vol. 49, 1910, S. 112.

Pollen von A bestäubte normale Weibchen lieferten 236 Weibchen, 161 Hermaphroditen und 2 Männchen. Mit dem Pollen eines normalen Männchens bestäubt, produzierte A 21 Weibchen, 2 Hermaphroditen und 11 Männchen. Von einer dem A entsprechenden Pflanze B, die mit dem eigenen Pollen bestäubt wurde, erntete G. H. Shull 110 Weibchen und 95 Hermaphroditen. Aus drei normalen Weibchen, die den Pollen von B erhielten, gingen 162 Weibchen und 144 Hermaphroditen hervor. Die zwei anderen Versuchspflanzen C und D ließen sich nicht befruchten. Aus der Bestäubung normaler Weibchen mit den Pollen von C wurden 39 Weibchen und 55 Männchen, von D 26 Weibchen und 18 Männchen erzielt. G. H. Shull schließt aus diesem Ergebnis seiner Versuche, daß die Männchen der Diöcisten heterozygotisch seien. Das zeige eben auch *Lychnis dioica* an, deren Männchen, wenn sie hermaphrodit werden, diese ihre Heterozygotie deutlich verraten. Die Weibchen hingegen müßten als homozygotisch gelten. Die Annahme: Männchen heterozygotisch, Weibchen homozygotisch, beherrscht jetzt allgemein die Vorstellung Jener, welche die Erklärung der Vererbung des Geschlechts durch Mendelsche Regeln anstreben. Mit letzteren sucht dann G. H. Shull weiter die bei seinen hermaphroditen *Lychnis*-Pflanzen gewonnenen Ergebnisse in Einklang zu bringen, worin ich ihm nicht folge, da durch seine Beweisführung mein Standpunkt in dieser Frage nicht beeinflußt wird. Das Auffällige in den G. H. Shull'schen Ergebnissen, das einer besonderen Erklärung bedarf, ist nur, daß der Pollen der beiden Hermaphroditen A und B, wenn er zur Bestäubung normaler Weibchen benutzt wurde, in demselben Verhältnis hermaphrodite Nachkommen produzierte, als sonst Männchen erzeugt worden wären. Indem ich auf meinem, wie ich denke wohlbegründeten, Standpunkt verharre, nehme ich an, daß die Schwächung der Männlichkeit in den beiden Hermaphroditen A und B Ursache der Erscheinung war. Diese Schwächung der Männlichkeit zeigte sich an beiden genannten Pflanzen ja dadurch an, daß sie zur Bildung fertiler Fruchtknoten schreiten konnten. Auch die stärker männlich disponierte Hälfte ihres Pollens vermochte daher nicht in den Nachkommen die Weiblichkeit der Eier zu unterdrücken. Sie hielt ihr nur das Gleichgewicht, kam neben ihr zur Geltung und zeugte so Hermaphroditen. Die schwächer männliche Hälfte des Pollens mußte naturgemäß der Weiblichkeit der Eier unterliegen, was zur Ausbildung von Weibchen führte. In den Pseudohermaphroditen

C und D, die es nur bis zur Anlage steriler Fruchtknoten brachten, war die Schwächung der Männlichkeit zu gering, um sich in dem Geschlecht der Nachkommen kundzugeben. Ihr Pollen verhielt sich so, wie der normaler Männchen.

Seine sämtlichen hermaphroditen *Melandryum*-Individuen leitet G. H. Shull von Männchen ab. Es seien Männchen, die ein Gynäceum anlegten und dadurch hermaphrodit wurden. Gegen diese Ableitung ist nichts einzuwenden. Mir selbst ist neuerdings eine männliche Pflanze von *Melandryum rubrum* begegnet, deren Blüten zum Teil Fruchtknoten enthielten. Diese Fruchtknoten waren schlank, sie schlossen keine Samenanlagen ein, hingegen endeten sie in wohl ausgebildeten Narben, die zur Blütenröhre hinausragten. Hermaphrodite Blüten sind bei den beiden *Melandryum*-Arten eine sehr große Seltenheit<sup>1)</sup>. Ich begegnete ihnen bisher nicht, ungeachtet dessen, daß mir so viele Tausende dieser Pflanzen durch die Hände gingen. Ich<sup>2)</sup> möchte also zunächst bei meiner Annahme bleiben, daß es sich bei Angaben über Hermaphroditismus bei Melandrien hauptsächlich um weibliche Stöcke handelte, die von *Ustilago violacea* befallen waren. G. H. Shull möchte das nicht gelten lassen<sup>3)</sup>, er vertritt überhaupt die Ansicht, daß auch die infizierten *Melandryum*-Pflanzen, die mir vorlagen und die in ihren Blüten zwischen den mit Pilzsporen erfüllten Staubblättern einen etwas zurückgebliebenen Fruchtknoten zeigten, Männchen gewesen wären, bei welchen die Infektion die Bildung eines unvollkommenen Fruchtknotens ausgelöst hätte<sup>4)</sup>. Es ist in der Tat G. H. Shull viel leichter, sich die Anlage eines Fruchtknotens zwischen den Staubblättern an einem „heterozygotischen“ Männchen zurechtzulegen, als von Staubblättern bei einem „homozygotischen“ Weibchen. Mit *Ustilago violacea* infizierte Pflanzen hat G. H. Shull nicht gesehen, es sind somit nur theoretische Gründe, die ihn veranlassen, es auszusprechen, daß ich einen Beobachtungsfehler begangen hätte. Diese Behauptung nimmt G. H. Shull sogar in die Zusammenstellung der Ergebnisse seiner Untersuchung auf<sup>5)</sup>.

1) Die älteste Angabe über „androgyn“ Individuen von „*Lychnis dioica*“, doch ohne jede anderweitige Schilderung, finde ich bei Ch. Giron de Buzareingues, Suite des Expériences sur la génération des plantes. Ann. des sc. nat., t. XXV, 1831, p. (145).

2) Versuche mit diöcischen Pflanzen usw. Biol. Centralbl., 1900, S. 692.

3) A. a. O., S. 112, 119, 124.

4) Eine ähnliche Vorstellung kommt bereits zur Geltung in der referierenden Angabe in O. Penzigs Pflanzen-Teratologie, Bd. I, 1890, S. 300.

5) A. a. O., S. 124.

Und doch wäre ich auch in diesem Augenblicke in der Lage, jeden, der es wünscht, davon zu überzeugen, daß Weibchen, die bei uns mit *Ustilago violacea* angesteckt sind, Staubblätter in einer den männlichen Blüten entsprechenden Zahl und von einem durchaus normalen Bau ausbilden, nur daß eben dann die Brandsporen die Stelle der Pollenkörner einnehmen. Der Fruchtknoten so infizierter Blüten bleibt aber in seiner Entwicklung zurück, entsprechend den Bildern, die ich seinerzeit entworfen habe<sup>1)</sup>. In dem System unseres botanischen Gartens bilden *Melandryum album* und *M. rubrum* alljährlich mit dem Pilz angesteckte Sprosse. An den männlichen Stöcken sind die Staubblätter befallen, eine Fruchtknotenanlage in den Blüten aber nicht vorhanden. An den weiblichen Stöcken liegen die Verhältnisse so vor, wie ich sie zuvor geschildert habe. Sollte aber jemand Zweifel darüber hegen, ob die erwähnten Stöcke wirklich von verschiedenem Geschlecht sind, und ob es sich nicht etwa nur um Männchen mit durch den Pilz angeregter oder nicht angeregter Fruchtknotenbildung handelt, so würden diese Stöcke selbst dafür sorgen, ihn über ihr Geschlecht aufzuklären, indem gelegentlich der eine oder andere ihrer Zweige sich der Infektion durch den Pilz entzieht und dann normale Blüten trägt. Es liegen augenblicklich zwei Weibchen hier zur Beobachtung vor, die sich so verhalten; beides Weibchen von *Melandryum album*. Das eine Weibchen steht im Gewächshaus in einem Topf, sein unterster Zweig ist gesund geblieben. Einer der untersten Zweige einer Pflanze im System hat sich auch gegen die Ansteckung zu wehren gewußt oder vermochte vielleicht den Pilz weiterhin zu überwinden. Die Blüten dieser nicht befallenen Zweige sind typisch weiblich, der befallenen mit den infizierten Staubblättern und einem in seiner Entwicklung zurückgebliebenen Fruchtknoten versehen. Also steht es fest, daß der Pilz an einer weiblichen *Melandryum*-Pflanze die Bildung normal gebauter männlicher Geschlechtsorgane auszulösen vermag, somit des männlichen Geschlechts, das demgemäß mit seinen gesamten Merkmalen in den weiblichen Individuen vertreten ist und nur durch dessen weibliche Tendenz an seiner Äußerung verhindert wird. Der Fall von *Melandryum* bleibt also in seiner ganzen theoretischen Tragweite fortbestehen. Da andererseits auch in einer männlichen *Melandryum*-Pflanze alle Merkmale der weiblichen vertreten sein müssen, so wäre es an sich nicht ausgeschlossen, daß ein bestimmter Reiz sie anregen könnte, sich in Entwicklungsvorgängen zu äußern.

1) A. a. O., S. 658.

Es wäre sogar nicht ohne Analogie, sofern wir das Tierreich mit in Vergleich ziehen, daß die Zerstörung der männlichen Geschlechtsprodukte, wie sie der Pilz bei den Melandrien vollführt, die Bildung der weiblichen Geschlechtsorgane anregte. Tatsächlich ist das aber bei den infizierten männlichen Melandrien nicht der Fall. Die Pflanzen neigen überhaupt nicht, wie das auch die zuvor besprochenen Versuche mit dem Zurückschneiden diöischer Pflanzen zeigten, zu einer solchen Kompensation. Wenn *Ustilago violacea* die Bildung von Staubblättern in den weiblichen *Melandryum*-Blüten auslöst, so steht ihr Auftreten auch nicht in Korrelation zu dem hierauf erst folgenden Zurückbleiben der Fruchtknotenausbildung, sondern zu einer spezifischen Wirkung der Parasiten, die dahin führt, daß die Antheren erzeugt werden, die er zu seiner Ernährung und zur Erzeugung seiner Brandsporen braucht. Die Entziehung der Nahrung dürfte es vor allem sein, die dem Fruchtknoten der Blüte dann nicht mehr gestattet völlig auszureifen.

Auffallend ist die Parallele, die in der Phylogenie der Sexualität zwischen Tieren und Pflanzen besteht. Nur hat sich Diöcie, im Gegensatz zu den Pflanzen, fast allgemein bei den Tieren eingestellt, was bei der freien Beweglichkeit der Tiere, die sich gegenseitig aufsuchen können, ohne weiteres begreiflich ist. Lehrreich erscheint es mir in dieser Richtung, daß Ordnungen von Tieren, welche die freie Ortsbewegung aufgegeben haben, zum Hermaphroditismus zurückkehren. So sind die festgewachsenen Cirripeden oder Rankenfüßler unter den Crustaceen mit wenigen Ausnahmen hermaphrodit und zeichnen sich dadurch vor den meisten Crustaceen und auch den meisten übrigen Arthropoden aus. — Bei den Metazoen wie bei den Metaphyten ist es die diploide Generation, nach deren sexuellen Merkmalen die Geschlechter bezeichnet werden. Bei den Metazoen, wie bei den Metaphyten hat die haploide Generation Aufnahme in die diploide gefunden, und der Sonderung der pflanzlichen Gonotokonten in Mikro- und Makrosporenmutterzellen, entspricht die Sonderung der tierischen Gonotokonten in Sperma und Eier erzeugende. Bei den Metaphyten wie bei den Metazoen reifen, wenn man von bestimmten, besonders bei Pflanzen seltenen Ausnahmen absieht, die sämtlichen Teilungsprodukte der männlichen Gonotokonten, während die weiblichen im allgemeinen nur ein einziges Ei liefern. Das verlockt, die Vergleiche noch weiter auszudehnen und Übereinstimmungen auch in den Ursachen, die geschlechts-

bestimmend wirken, zu erwarten. Da beginnen aber die Schwierigkeiten.

Im Pflanzenreich konnten wir, ohne auf besondere Bedenken zu stoßen, eine glatte Scheidung der sexuellen Tendenzen bei Bildung gegensätzlicher Geschlechtsprodukte annehmen. Die Vorstellung, daß die Stärke dieser Tendenzen in beiden Geschlechtern, vornehmlich aber im männlichen Geschlecht, abgestuft sein könne, genügte im wesentlichen, um den sexuellen Ausfall zu ermöglichen, wie er bei der Vereinigung bestimmter Geschlechtsprodukte sich einstellt. Im Tierreich gibt es hingegen Fälle, und zwar sind es gerade diejenigen, welche in letzter Zeit in Hinblick auf Geschlechtsbestimmung besonders studiert wurden, die zu anderen Schlußfolgerungen zu drängen scheinen. Denn es steht für verschiedene Arthropoden, bei welchen „Parthenogenese“ in den Entwicklungskreis eingreift, fest, daß aus den unbefruchteten Eiern sich nicht nur Weibchen, sondern zu bestimmten Zeiten auch Männchen entwickeln. Also muß das Ei, das als Geschlechtsprodukt seinen weiblichen Charakter zur Schau trägt, und ihn auch zunächst in der Bildung von Weibchen auf dem genannten Wege offenbart, eine sexuelle Umstimmung erfahren können, die es alsdann, ebenfalls ohne Zutun der Befruchtung, zur Erzeugung von Männchen befähigt. Freilich handelt es sich dabei, in den Fällen, die am besten bekannt sind, so bei dem durch N. M. Stevens<sup>1)</sup>, W. B. von Baehr<sup>2)</sup> studierten Blattläusen (Aphiden), um Eier, die ohne Reduktionsteilung erzeugt wurden<sup>3)</sup>, somit die diploide Chromosomenzahl führen<sup>4)</sup>,

1) Study of the germ cells of *Aphis rosae* and *Aphis oenotherae*. Journ. exper. Zool., Vol. II, 1905.

2) Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von *Aphis saliceti*. Archiv f. Zellforsch., Bd. III, 1909, S. 269.

3) W. B. von Baehr, a. a. O., S. 279.

4) Das ist auch der Fall bei der neuerdings von Wilhelm Fries studierten parthenogenetischen Generation der *Artemia salina*, die in den somatischen Zellen wie im reifen Ei 84 Chromosomen führt (Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von *Branchipus* Grub. und der parthenogenetischen Generationen von *Artemia salina*, Archiv für Zellforsch., Bd. IV, 1910, S. 63) und auch bei der von Leonard Doncaster untersuchten Gallwespe, *Neuroterus lenticularis*. Aus ihren befruchteten Sameneiern gehen im Frühjahr nur Weibchen hervor, von denen ein Teil nur männlich, ein Teil nur weiblich disponierte Eier produziert. Diese Eier, die je 20 Chromosomen, die diploide Zahl, führen, entwickeln sich ohne Befruchtung. Die befruchtungsbedürftigen Eier, welche hierauf von den erzeugten Weibchen, die Spermatozoen, welche von den erzeugten Männchen geliefert werden, enthalten nur die haploide Zahl von 10 Chromosomen. Gametogenesis of the Gall-Fly, *Neuroterus lenticularis* (*Spathogaster baccarum*). (Proceedings of the Roy. Soc., Ser. B, Vol. 82, Biological Sciences, 1910, p. 88).

um das, was ich Ooapogamie nenne. Wenn ein solches diploides Ei ein Männchen statt eines Weibchens bildet, so handelt es sich somit um etwas Ähnliches wie bei der Hervorbringung männlicher Blüten an einem pflanzlichen Diöcisten, etwa an einer *Mercurialis*. Bei letzterer gelingt es nicht cytologische Änderungen in den Kernen der Weibchen nachzuweisen, an welche sich der Umschlag der sexuellen Tendenz anknüpfen ließe; anders bei den Blattläusen, welche, ähnlich den Insekten, sich in Männchen und Weibchen durch den Bau ihrer Kerne unterscheiden. Dieser Unterschied wird bedingt durch das Verhalten jener chromosomenähnlichen Gebilde, die als Heterochromosomen meist bezeichnet werden. Ihre Deutung ist verschieden; daß die diploiden Kerne des weiblichen Soma aber ein Paar Heterochromosomen führen, während die des männlichen Soma nur ein Heterochromosom besitzen, oder den Weibchen zwei gleich große, den Männchen zwei ungleich große Heterochromosomen zukommen, steht für eine ganze Anzahl bestimmter Arten fest. Bei den Blattläusen muß somit das diploide Ei, welches ein Männchen produziert, bzw. das aus diesem Ei hervorgehende Männchen, in irgend welcher, bis jetzt noch nicht aufgeklärter Weise, jene Änderung betreffs eines Heterochromosomen erfahren, die das männliche Geschlecht kennzeichnet. Die „parthenogenetisch“ erzeugten geschlechtlichen Weibchen und Männchen bilden haploide Eier und Spermatozoen auf dem Wege der Reduktionsteilung. Aus den befruchteten Eiern gehen nur Weibchen hervor, wobei sich die Beziehung der Heterochromosomen zur Geschlechtsbestimmung lehrreich offenbart<sup>1)</sup>. Denn bei der Reduktionsteilung geht in der Spermatogenese das nur in Einzahl vorhandene Heterochromosom der Männchen ungeteilt auf die eine Tochterzelle über; diese übermitteln es zu gleichen Teilen den beiden Spermatozoen, die aus ihr hervorgehen. Die von Anfang an kleinere Schwesterzelle ohne Heterochromosom geht zugrunde. Die sämtlichen Spermatozoen der in Betracht kommenden Blattlaus (*Aphis saliceti*) sind somit von einer Art, mit einem Heterochromosom versehen. Alle Eier führen übereinstimmend ein Heterochromosom, da ja zwei solche Heterochromosomen den diploiden Kernen der Weibchen zustanden und daher jede der beiden Schwesterzellen in der Oogenese mit einem Heterochromosom ausgestattet werden konnte. Durch die Vereinigung eines heterochromosom-

1) Vgl. W. B. von Baehr, a. a. O., S. 294.

haltigen Spermatozoos mit einem heterochromosomhaltigen Ei entsteht aber ein mit zwei Heterochromosomen versehener Keimkern, wie ihn ein Weibchen verlangt. Würde die Spermatogenese bei dieser Blattlaus zwei Spermatozoen mit, zwei ohne Heterochromosom liefern, so müßte die Vereinigung der heterochromosomfreien Spermatozoen mit den Eiern einheterochromosomhaltige Keimkerne ergeben, wie sie dem männlichen Geschlecht zukommen. Dieser Schluß erscheint geboten, nach den Ergebnissen, zu denen entsprechende Untersuchungen der Insekten, im besonderen die Arbeiten von Edmund B. Wilson<sup>1)</sup> führten. Die Übereinstimmung der geschlechtsbestimmenden Momente bei Arthropoden und den höheren Gewächsen liegt darin, daß den Spermakernen die Entscheidung zufällt; der Unterschied in dem Eingreifen bestimmt differenzierter Elemente der Kerne in den Vorgang. Doch ist dieser Unterschied vielleicht nicht prinzipieller Natur und die Stoffe, die sich zu gesonderten Heterochromosomen bei den Arthropoden sammeln, in den Chromosomen der Metaphyten selbst, in nicht direkt nachweisbarer Weise, verteilt. Treten uns doch auch bestimmte Elemente des Cytoplasma als geformte Wirkungszentren in den Zellen der Metazoen entgegen, die bei den Metaphyten im Cytoplasma verteilt bleiben.

Schwierigkeiten bereitet der Vergleich pflanzlicher Befunde mit den Angaben, die für Bienen, Hornissen, Ameisen vorliegen, die jedoch, wie auch W. B. von Baehr<sup>2)</sup> in seinem schon zitierten Aufsatz bemerkt, noch zu widerspruchsvoll sind, als daß sie verwertet werden könnten. Nach Friedrich Meves<sup>3)</sup> gehen die Männchen dieser Tiere aus unbefruchteten Eiern hervor, und zwar Eiern, die einer Reduktionsteilung ihrer Entstehung verdanken, so daß sie nur über die haploide Chromosomenzahl verfügen. Es würde sich also um echte Parthenogenese bei der Erzeugung von Männchen handeln und damit auch bei Bienen, Hornissen, Ameisen der merkwürdige Fall vorliegen, daß die Kerne

---

1) Vgl. dazu besonders die Arbeiten, die E. B. Wilson unter dem Titel Studies on Chromosomes in den Bänden I bis IV des Journal of experimental Zoology, 1905 bis 1909 veröffentlicht hat, doch auch die Aufsätze in „Science“, Vol. XXV, 1907, p. 191 und Vol. XXIX, 1909, p. 53, sowie im Biological Bulletin, Vol. XII, 1907, p. 303.

2) A. a. O., S. 318.

3) Die Spermatozytenteilungen bei der Honigbiene, Archiv f. mikr. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. 70, 1907, S. 414 und Fr. Meves und Jules Duesberg, Die Spermatozytenteilungen bei der Hornisse, ebenda, Bd. 71, 1908, S. 571.

der Männchen mit der halben Chromosomenzahl der Weibchen auskommen. Das kann selbstverständlich nur ein abgeleiteter Fall sein, da die Männchen dieser Tiere ihre Herkunft ebensogut einer diploiden Generation verdanken müssen, wie die Weibchen. So dürfte auch in der sexuellen Umstimmung eines Teils der Eier, die dann ohne Befruchtung die männliche Entwicklungsrichtung einschlagen, eine abgeleitete Erscheinung vorliegen. Wie unter den diploiden Eiern der Blattläuse, mag auch unter den haploiden der Bienen, Hornissen, Ameisen, eine Sonderung sich vollziehen, die zur Bildung der befruchtungsfähigen Eier, aus denen Weibchen hervorgehen, und der befruchtungsunfähigen, die Männchen liefern, führt. Schließlich kann es auch nur eine sekundäre Einrichtung sein, die es bedingt, daß, wie Fr. Meves und J. Duesberg zeigten, der erste Teilungsschritt in den Spermatogonien der Bienen, Hornissen, Ameisen, der eine Reduktionsteilung sein müßte, zwar eingeleitet, aber auf Grund des Umstandes, daß nur die haploide Chromosomenzahl zur Verfügung steht, nicht durchgeführt wird, worauf der zweite Teilungsschritt als eine Äquationsteilung sich vollzieht und zwei Schwesterzellen bildet, die entweder beide zu Spermatozoen werden (Hornisse, Ameise), oder von denen eine degeneriert (Biene).

Angeschlossen sei hier noch die Angabe von Yves Delage, daß es ihm gelungen sei, aus Seeigeleiern, die er unter Mitwirkung von Salzsäure und Ammoniak zu parthenogenetischer Entwicklung anregte, zwei geschlechtsreife Seeigel zu erziehen, von denen der eine sich mit Bestimmtheit als männlich erwies.

Was für Vorgänge auch in die „parthenogenetische“ Entwicklung tierischer Eier eingreifen mögen, sie beweisen immerhin, daß bei ihnen sexuelle Umstimmungen möglich sind. So schreibt denn auch W. B. von Baehr, auf das Verhalten der von ihm untersuchten Blattläuse gestützt, nieder<sup>2)</sup>: „Das gewöhnliche parthenogenetische Ei dieser Tiere muß die Anlagen für beide Geschlechter enthalten, jedoch so, daß der weibliche Charakter dominiert. In den sexuparen Weibchen dagegen, welche gleichzeitig Männchen und Weibchen liefern, muß durch irgend eine Einrichtung bewirkt werden, daß in der einen Art von Eiern der männliche Charakter

---

1) Le sexe chez les Oursins issus de parthénogenèse expérimentale. Comptes rend. de l'Acad., Paris, t. CXLVIII, 1909, p. 453.

2) A. a. O., S. 313.

herrschend wird.“ Die sexuelle Umstimmung ist nicht auf diploide Eier beschränkt, sie kann sich, wie wir bei der Biene, Hornisse und Ameise gesehen haben, auch auf haploide Eier erstrecken. Auf die prinzipiellen Verschiedenheiten zwischen diploiden Eiern, die mich selbst so eingehend auf botanischem Gebiete beschäftigt haben, ist von seiten der Zoologen bisher wenig Nachdruck gelegt worden. Vorwiegend hat man nur darauf geachtet, wie es sich bei der Anlage „parthenogenetischer“ Eier mit den Richtungskörpern verhält. Bei Metaphyten wird im allgemeinen die Zahl der Teilungen in der Embryosackmutterzelle bei Ausschaltung der Reduktionsteilung eingeschränkt. Das lehrt der Vergleich solcher Arten, die oopogam geworden sind, mit nächstverwandten normalgeschlechtlichen Arten. So gehen bei normalgeschlechtlichen Thymeläaceen, darunter auch der normalgeschlechtlichen *Wickstroemia canescens*, vier Zellen, also die typische Zahl, aus der Teilung der Embryosackmutterzelle hervor, bei der oopogamen *Wickstroemia indica* werden, ohne Reduktionsteilung, nur zwei Zellen gebildet<sup>1)</sup>. So kommt auch eine Viertelteilung der Embryosackmutterzelle den normalgeschlechtlichen Vertretern der Kompositen<sup>2)</sup> zu, während die oopogamen nur eine Zweiteilung zeigen, beziehungsweise, so *Antennaria dioica*<sup>3)</sup>, jede Teilung der Embryosackmutterzellen unterlassen und aus ihr direkt die apogame Embryosackanlage bilden, die den diploiden Kern der Embryosackmutterzelle übernimmt. Andererseits folgt bei der oopogamen Saururacee *Houttuynia cordata*<sup>4)</sup>, auf den ersten Teilungsschritt der Embryosackmutterzelle noch ein zweiter, worauf erst aus einer der beiden Zellen des zweiten Teilungsschrittes der Embryosack hervorgeht. Also braucht die Ausschaltung des Reduktionsvorgangs die ererbte Teilungsart der Embryosackmutterzelle nicht auszuschließen, wenn sie auch dazu neigt, sie ein-

1) E. Strasburger, Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw. *Histol. Beitr.*, Heft VII, 1909, S. 76, 77 und Chromosomenzahl, *Flora*, Bd. 100, 1910, S. 400.

2) H. O. Juel, Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichoriaceen. *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, Bd. XXXIX, Nr. 4, 1905, p. 8 und O. Rosenberg, Über die Embryosackbildung bei der Gattung *Hieracium*. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 1906, S. 159, sowie *Cytological Studies on the Apospory in Hieracium*, *Botanisk Tidskrift*, Bd. XXXIII, 1907, S. 156, 164.

3) H. O. Juel, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, Bd. XXXIII, Nr. 5, 1900, S. 35.

4) K. Shibata und K. Miyake, Über Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata*. *The Botanical Magazine, Tokyo*, Vol. XXII, No. 261, 1908, p. 141.

zuschränken, was leicht begreiflich ist, wenn man bedenkt, daß die Verteilung an das Wesen der Reduktionsteilung selbst geknüpft ist. Mit solchen pflanzlichen Objekten verglichen, hat es also nichts Auffälliges, daß die Insekten *Rhodites rosae*, *Tentredinidae*, *Bacillus rossii* zwei Richtungskörper bei Anlage ihrer „parthenogenetischen“ Eier abgeben, daß bei den Blattläusen die Bildung der „parthenogenetischen“ Eier von der Bildung nur eines Richtungskörpers begleitet wird, daß bei den „parthenogenetisch“ Männchen erzeugenden Eiern des Rädertierchens *Hydatina senta* ein Richtungskörper, bei den Weibchen erzeugenden überhaupt kein Richtungskörper auftritt<sup>1)</sup>.

Unter den Fällen, wo im Tierreich uns außer Eiern mit weiblicher Tendenz auch solche mit männlicher entgegenstehen, müssen jene noch besonders hervorgehoben werden, in welchen diese Eier verschiedene Größe besitzen. Es sind das vornehmlich Eier, die in „parthenogenetische“ Entwicklung eintreten, so bei gewissen Rädertierchen, bei der Blattlaus *Phylloxera* und einigen Schmetterlingen, wie *Bombyx mori* und *Ocneria dispar*, doch auch Eier, die der Befruchtung bedürfen, so die des Strudelwurms *Dinophilus*<sup>2)</sup> und der zu den Rochen gehörenden *Raja batis*<sup>3)</sup>. Aus den größeren Eiern gehen bei diesen Tieren Weibchen, aus den kleineren Männchen hervor<sup>4)</sup>. Das gilt auch für die befruchtungsbedürftigen Eier aus dieser Kategorie, die somit die Bestimmung über das Geschlecht der Nachkommen ganz an sich gerissen haben. Da letzteres den Spermatozoen in so vielen Fällen gelang, so ist nicht einzusehen, warum nicht auch die Eier unter Umständen zu einer solchen Leistung befähigt sein sollten. Bei den kleineren befruchtungsbedürftigen Eiern, aus welchen Männchen hervorgehen, könnte man sich vorstellen, ihre sexuelle Tendenz sei so geschwächt, daß sie der männlichen der Spermatozoen in allen Fällen unterliege, doch diese Annahme kann nicht auf die kleinen „parthenogenetischen“ Eier passen, die ebenfalls Männchen den Ursprung geben. Soll

1) Diese Angaben aus dem Aufsatz von W. B. von Baehr, a. a. O., S. 315, 316.

2) Eugen Korschelt, Über Bau und Entwicklung des *Dinophilus apatris*. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 37, 1882, S. 332 ff.

3) John Beard, The Determination of Sex in Animal Development. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. der Tiere, Bd. XVI, 1902, S. 717.

4) Doch gibt M. Nußbaum an, daß bei den parthenogenetischen Eiern von *Hydatina senta* oft auch das umgekehrte Verhalten zu beobachten ist. Die Entstehung des Geschlechts bei *Hydatina senta*. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 49, 1897, S. 337 und Zur Feststellung der Geschlechtszahlen bei den Rachenbremsen. Niederrh. Gesellsch., Naturwiss. Abt., 1909, II. Hälfte, A, S. 28.

ich aber solchen Beispielen gegenüber, meine für Metaphyten gewonnene Anschauung, daß der Pollen männlich, die Eier weiblich gestimmt seien, aufgeben? Ich glaube nicht, daß das nötig sei, ich halte vielmehr meine dort vertretene Ansicht als wohl begründet fest, ich betrachte sie auch weiter als jene, die den Weg, auf dem die geschlechtlichen Sonderungen im organischen Reiche fortgeschritten sind, in der ursprünglichen Form uns vorführt. Die viel mannigfaltigeren Bahnen, welche die Entwicklungsvorgänge im Tierreich eingeschlagen haben, veranlaßten dort auch sekundäre Abweichungen vom ursprünglichen geschlechtlichen Verhalten, Abweichungen, die sich erst in die allgemeinen Regeln der Sexualität fügen werden, wenn man sie als solche auffaßt.

Zu derartigen sekundären Abweichungen muß doch schlechterdings auch die Ausbildung so extrem verschiedener Samenfäden bei demselben Tier gehören, wie sie bei der Schnecke: *Paludina vivipara* und dem Spinner: *Pygaera bucephala* nachgewiesen sind<sup>1)</sup>. Über die funktionelle Bedeutung dieser Erscheinung ist man nicht im klaren<sup>2)</sup>. Bei *Paludina* ist die eine Art der Samenfäden, die haarförmige, nach dem gewöhnlichen Spermientypus gebaut, sie besitzt einen Kopf, in den, nach Friedrich Meves, „das sämtliche Chromatin des Spermatidenkerns“ übergeht; die andere Art, die wurmförmige, soll hingegen nur einen Teil der ihr „zukommenden Kernsubstanz“ erhalten. Bei *Pygaera* zeigt die eine Art der Samenfäden den gewohnten Bau, die andere wird als „vollständig kernlos“ angegeben<sup>3)</sup>. Was einem Samenfaden ohne Kern für eine Rolle zufallen kann, will ich dahingestellt lassen. Über andere Fälle dimorpher Samenfäden ist bei Mollusken, Rotatorien, Arthropoden, Nemertinen, Amphibien, Vögeln und Säugetieren berichtet worden, wofür ich auf die Zusammenstellung bei John Beard<sup>4)</sup> verweise. Wie mannigfaltig an sich schon die Ausgestaltung der Samenfäden im Tierreich ist, wenn man sie mit den einfachen Verhältnissen des Pflanzenreichs vergleicht, kann man aus dem Vortrag

1) Friedrich Meves, Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung usw. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 61, 1902, S. 1.

2) Ebenda, S. 72 ff. Vgl. auch John Beard, a. a. O., S. 735 und auch Richard Hertwig, Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1905, S. 209.

3) Fr. Meves, a. a. O., S. 62.

4) A. a. O., S. 736.

von E. Korschelt: „Über Morphologie und Genese abweichend gestalteter Spermatozoen“, ersehen<sup>1)</sup>).

Nicht überflüssig dürfte es sein, am Schluß dieser Erörterung noch darauf hinzuweisen, daß die Tendenz eines tierischen Eies, männliche Nachkommen zu erzeugen, es nicht daran hindert, eine sexuelle Anziehung auf die Spermatozoen zwecks der Befruchtung auszuüben.

Die von Erblichkeitsforschern gemachten Versuche, die Vererbung des Geschlechts den Mendelschen Regeln unterzuordnen, haben bisher widerspruchsvolle Ergebnisse gezeitigt. Sie verlangten vielfach die Aufstellung unerwiesener Hilfhypothesen, um sich diesen Regeln zu fügen, so die vielfach vorauszusetzenden selektiven Befruchtungen. Für mich steht vor allem fest, daß alle Merkmale einer Art, auch die Geschlechtsmerkmale, ebensogut in den beiden gesonderten Individuen einer diöcischen, wie in dem einen Individuum einer monöcischen, bzw. hermaphroditen Art vertreten sind. Sonst wäre es nicht möglich, daß an einer diöcischen Metaphyte, etwa der hier studierten *Mercurialis annua*, Blüten mit Geschlechtsorganen des entgegengesetzten Geschlechts gelegentlich auftreten. Dasselbe gilt für getrenntgeschlechtliche Tiere, die ausnahmsweise hermaphrodit werden, bei welchen man unter Umständen durch Kastrierung die Ausbildung der sekundären Charaktere des anderen Geschlechts anregen kann. Im besonderen hatte seinerzeit Alfred Giard<sup>2)</sup> die Wirkung der „Castration parasitaire“ beschäftigt und er stellte auf Grund eigener und fremder Beobachtungen die Fälle zusammen, wo ein solcher Einfluß der Parasiten im Auftreten entgegengesetzter sekundärer Geschlechtsmerkmale sich geltend machte. Das konnte sogar auf die eine Körperseite beschränkt bleiben, wenn einseitig nur die parasitäre Kastrierung stattgefunden hatte, und „gynandromorphe“ Individuen hervorbringen, wie sie J. Pérez<sup>3)</sup> an Bienen der Gattung *Andrena*, die von parasitischen Stylopidenlarven befallen waren, beobachtet hat. Besonders lehrreich ist ein Fall, über den F. Braem<sup>4)</sup> berichtet. Aus dem Kopfende

1) Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1906, S. 73.

2) La castration parasitaire. Nouvelles recherches, Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, III. sér., 1. année, 1888, p. 12.

3) Des effets du parasitisme des *Hylops* sur les *Apiaires* du genre *Andrena* 1886, erschienen 1888.

4) Zur Entwicklungsgeschichte von *Ophryotrocha puerilis*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57, 1894, S. 213.

eines mit legereifen Eiern erfüllten Weibchens des Borstenwurms *Ophryotrocha puerilis*, den er durch einen Querschnitt vom Schwanzstück abtrennte, wurden sieben Aftersegmente regeneriert und in diesen das Geschlecht geändert. Aus dem allen muß geschlossen werden, wie ich es seinerzeit schon getan<sup>1)</sup>, und wie es auch von anderer Seite schon mehrfach geschehen ist, daß die geschlechtlichen Merkmalpaare bei einer getrenntgeschlechtlichen, wie bei einer hermaphroditen Art, nicht durch Erbinheiten gebildet werden, die aus verschiedenen, sondern von solchen, die aus homologen Merkmalen bestehen. Es sind somit zu einem Paar nicht etwa gegensätzliche Merkmale der beiden Geschlechter vereint, sondern die homologen Merkmale desselben Geschlechts, genau so, wie es bei sonstigen Erbinheiten der Species der Fall ist. Bei der Reduktionsteilung werden somit auch die sämtlichen sexuellen Merkmale der Species auf die Nachkommen verteilt, ob diese nun hermaphrodit oder diöcisch sind. Bei Hybriden verhalten sich die von sexuellen Merkmalen gebildeten Allelomorphen demgemäß auch nicht anders, als die aus vegetativen Elementen zusammengesetzten und folgen wie letzte bei ihrer Spaltung der Mendelschen Regel. Ob aber die Anlage, die sie vorstellen, in den Nachkommen zur Ausbildung gelangen wird, darüber entscheiden bei Diöcisten nicht nur, wie für die rein vegetativen Merkmale, Dominanz, Rezessivität und etwaige Korrelationen, sondern die geschlechtliche Tendenz. Diese Tendenz ist ein besonderer Faktor, der die Auslösung besorgt und die Merkmale des betreffenden Geschlechts zur Äußerung in Entwicklungsvorgängen anregt. Über die stoffliche Natur dieses Faktors geben uns die diöcischen Pflanzen bisher keine Auskunft. Haben wir von den bei den Arthropoden entdeckten Heterochromosomen Auskunft über diesen geschlechtlichen Faktor zu erwarten? Daß diese Heterochromosomen in ihrem Verhalten von den Chromosomen in mancher Beziehung abweichen, steht fest. Daß sie Träger der Erbllichkeit sein sollten, läßt sich schwer in solchen Fällen vorstellen, wo ein unpaares Heterochromosom bei der Reduktionsteilung nur einem Tochterkern zufällt. Man müßte denn Zuflucht bei der Annahme suchen, daß der betreffende Organismus über mehr als einen Chromosomensatz verfügt<sup>2)</sup>, und daß in anderer Weise für die Übertragung aller Erbinheiten auf die Produkte der Reduktionsteilung gesorgt

1) Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. 1905, S. 59.

2) Vgl. hierzu meinen Aufsatz: Chromosomenzahl. Flora, Bd. 100, 1910, S. 398.

ist. Überzähligen Chromosomen könnte da die alleinige Aufgabe, nur noch über das Geschlecht zu bestimmen, überwiesen worden sein. E. B. Wilson <sup>1)</sup> hat Versuche gemacht, tiefer in die sexuelle Rolle dieser Heterochromosomen einzudringen. Auf die Menge des Stoffes, der sie bildet, könne es nicht allein ankommen, denn bei dem Hemipteren *Nezara hilaris* <sup>2)</sup> erhalten auch die Samenfäden, wie die Eier, zwei gleich große Heterochromosomen. Es ist also kein Unterschied in der Quantität der Heterochromosomensubstanz zwischen Männchen und Weibchen bei *Nezara hilaris* vorhanden, und doch weist sie Männchen und Weibchen auf, wie andere Arten von Hemipteren, bei welchen solche Unterschiede bestehen. Es erscheint somit E. B. Wilson die Hypothese annehmbar, daß ein physiologischer oder funktioneller Faktor vorliege, der die Spermatozoen in Männchen- bzw. Weibchen erzeugende scheidet, ohne Rücksicht auf die Größe der Heterochromosomen und daß die morphologischen Abweichungen, die sich in bestimmten Fällen eingestellt haben, durch vorausgegangene funktionelle Unterschiede veranlaßt worden seien <sup>3)</sup>. Wie ich schon einmal berührte, läßt die Vorstellung, die ich selbst über den geschlechtsbestimmenden Faktor mir gebildet habe, sehr wohl an diese E. B. Wilsonsche Hypothese sich anschließen. Hingegen ist es ein anderer Faktor, den Th. Boveri <sup>4)</sup> für maßgebend bei der Geschlechtsbestimmung hält, denn seiner Ansicht nach, soll es ein Mehr an Chromatin, der „Chromatinbestand“ der Geschlechtszellen sein, der für das Geschlecht entscheidend sei. Veranlaßt wird seine Annahme durch Beobachtungen, die F. Baltzer über Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus* im Würzburger Zoologischen Institut anstellte <sup>5)</sup>. F. Baltzer fand, daß den Samenfäden dieser Seeigel ein übereinstimmender „Chromatinbestand“ zukommt, daß es hingegen zweierlei Eier gibt. Zwar führen auch alle Eier 18 Chromosomen wie die Samenfäden, doch nur ein Teil der Eier stimmt in seinem Chromatinbestand ganz mit den Samen-

1) Studies on Chromosomes, III. The sexual differences of the Chromosom-groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. The Journal of Experimental Zoology, Vol. III, 1906, p. 24 ff.

2) Studies on Chromosomes, I. The Behavior of the Idiochromosomes in Hemiptera. Ebenda, Vol. II, 1905, p. 382 und in dem zuvor zitierten Aufsatz, S. 20.

3) A. a. O., S. 34.

4) Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechts-Bestimmung. Sitzungsber. d. physik.-med. Gesellsch. in Würzburg, Jahrg. 1908/09, Sonderabzug S. 4, 9.

5) Archiv für Zellforschung, Bd. II, 1909, S. 549.

fäden überein, während die anderen Eier ein Chromosom von spezifischer Gestalt besitzen, dem bei *Strongylocentrotus lividus* die Form eines kurzen Hakens, bei *Echinus microtuberculatus* die eines kleinen Hufeisens zukommt. In den Eiern, denen diese spezifisch gestalteten Chromosomen abgehen, müssen sie durch stäbchenförmige vertreten sein. Die Befunde bei den Insekten machen es F. Baltzer „nicht unwahrscheinlich“, daß mit dieser Verschiedenheit der Eikerne die Bestimmung des Geschlechts zusammenhängt. Eier mit kleinen Haken oder Hufeisen werden zu Weibchen; Eier ohne diese zu Männchen. Die sehr sorgfältigen F. Baltzerschen Beobachtungen erstrecken sich für *Strongylocentrotus* über 106 Eier, davon 45 mit, 61 ohne Haken<sup>1)</sup>, für *Echinus* über 63 Eier, davon solche mit den unpaaren kleinen Hufeisen 23, ohne dieses 40. Diese Zahlen sind, wie F. Baltzer selbst hervorhebt, nicht hoch. Bei den in Betracht kommenden Seeigeleiern handelt es sich augenscheinlich um echte Chromosomen, die sich nur durch ihre Krümmung von den andern unterscheiden. Daher ich nicht ohne weiteres ihren Vergleich mit den Heterochromosomen der Insekten, die ich nicht für echte Chromosomen halte, zugeben möchte. Daß die mit den betreffenden Chromosomen ausgestatteten Eier Weibchen liefern, wird aber nur auf Grund des mit den Insekten gezogenen Vergleichs erschlossen. Daß zu dem sich krümmenden Chromosom des Eies als Paarling ein sich nicht krümmendes des Spermatozoons gehört, müßte in irgend welcher Weise die Kernplatte der Reduktionsspindel verraten. Im besonderen würde dies bei beginnendem Auseinanderziehen der in Paaren vereinigten homologen Chromosomen sich bemerklich machen. Nach F. Baltzers Angaben, und das stimmt mit meinen Erfahrungen bei Pflanzen überein, sind Krümmungen, welche Chromosomen in Meta- und Anaphasen erfahren, die Folge davon, daß sie von den Zugfasern der Spindel nicht an ihrem Ende, sondern an der späteren Krümmungsstelle erfaßt wurden. Dann müßte aber in dem Paar, das nur ein gekrümmtes Chromosom liefert, dieses eine andere Insertion der Spindelfasern als sein Partner zeigen. Es sei denn, daß sie sich überhaupt nicht zu einem Paar vereinigt hätten. Jedenfalls müssen diese Dinge noch klargelegt werden, bevor dieser isolierte Fall in die Diskussion des sexualen Problems in richtiger Weise eingreifen kann. — Th. Boveri<sup>3)</sup>

1) A. a. O., S. 589.

2) A. a. O., S. 592.

3) A. a. O., S. 8.

legt vor allem Gewicht darauf, daß das stäbchenförmige Chromosom in dem zum Männchen bestimmten Ei kleiner sei, als das Hakenchromosom der Weibchen liefernden Eier, daß somit „das befruchtete Ei, aus dem das Weibchen hervorgeht, mehr Chromatin besitzt, als dasjenige, aus dem ein Männchen entsteht“<sup>1)</sup>. Er kann mit dieser Auffassung an solche Insekten anknüpfen, wo die Eier, die mehr Chromatin erhalten, ebenfalls zu Weibchen werden, muß aber dabei, wie er selbst in einer Anmerkung<sup>2)</sup> zugibt, von demjenigen Typus bei Insekten absehen, wo das Heterochromosomenpaar im Männchen ebenso aussieht, wie im Weibchen. — Zudem kommt neuerdings eine Angabe von Fernandus Payne<sup>3)</sup>, daß bei der Wanze *Acholla multispinosa* die über das weibliche Geschlecht entscheidenden Spermatozoen zwar fünf Heterochromosomen, die über das männliche entscheidenden nur ein einziges Heterochromosom erhalten, letzteres aber an Masse die fünf anderen überbietet, das Mehr an „Chromatin“ hier somit den Männchen zufällt.

Für unsere Auffassung von einem besonderen, von den Erbinheiten verschiedenen und deren Tätigkeit nur auslösenden sexuellen Stoff, läßt sich wohl auch geltend machen, daß bei den höher organisierten Wesen es eine ganze Summe verschiedener, primärer und sekundärer sexueller Merkmale ist, deren Aktivierung durch eine gemeinsame Ursache veranlaßt wird.

Für *Mercurialis annua*, wie für andere diöcische Angiospermen, suchten wir es wahrscheinlich zu machen, daß die Entscheidung über die sexuelle Tendenz bei der Reduktionsteilung der männlichen Gonotokonten nicht in einer Trennung von männlich und weiblich, sondern nur von stärkerer und schwächerer männlicher Potenz bestehe. Von einer Spaltung von Merkmalpaaren sei dieser Vorgang unabhängig. Die gleiche Unabhängigkeit von solcher Spaltung muß ihm bei diöcischen Kryptogamen zukommen, die ihr Geschlecht bei der Reduktionsteilung der Gonotokonten tatsächlich in männlich und weiblich spalten. Das lehren ganz unzweifelhaft die diöcischen Moose. In ihren Sporenmutterzellen trennt sich während der Reduktionsteilung die sexuelle Tendenz in Richtung der beiden Geschlechter. Das verhindert die männlichen und weiblichen Nachkommen nicht, die Merkmale des entgegengesetzten

1) A. a. O., S. 7, 9.

2) A. a. O., S. 8.

3) The Chromosomes of *Acholla multispinosa*. Biol. Bull., Vol. XVIII, No. 4, 1910, p. 174.

Geschlechts gelegentlich zur Schau zu tragen. Ich habe schon früher auf Literaturangaben hingewiesen<sup>1)</sup>, aus denen hervorzugehen scheint, daß die Weibchen gewisser Laubmoose Zwergmännchen den Ursprung geben können. Bei dem diöcischen Lebermoos *Preissia commutata* sind mit Bestimmtheit von verschiedenen Forschern<sup>2)</sup> monöcische Individuen beobachtet worden, die männliche und weibliche Receptakula auf ihrem Thallus vereinigten, bezw. beiderlei Geschlechtsorgane auf demselben Receptakulum aufzuweisen hatten. Ähnliche Angaben machte vor kurzem A. Ernst<sup>3)</sup> für einzelne Arten der javanischen, ebenfalls den Marchantiaceen angehörenden Dumortieren<sup>4)</sup> und neuerdings E. M. Cutting für eine nicht näher bestimmbare Art von *Marchantia*<sup>5)</sup>. Bei den zuvor angeführten Laubmoosen und zwar *Camptothecium lutescens*, *Homalothecium fallax* und *Fissidens bryoides*, sollen, nach ihrem Beobachter H. Philibert<sup>6)</sup>, die Zwergmännchen älteren, unteren Teilen weiblicher Pflänzchen entsprossen. Nicht anders bei unserer *Mercurialis annua*, von der wir angaben, daß sie erst in späteren Altersstadien Blüten des entgegengesetzten Geschlechts erzeuge. Das erinnert an ähnliche für das Tierreich gemachte Angaben, die über das Auftreten sekundärer Merkmale des entgegengesetzten Geschlechts an alternden Individuen berichten. Die Tendenz, die über das Geschlecht bestimmte, hat sich in solchen Fällen mit zunehmendem Alter abgeschwächt, und reicht nicht mehr aus, um die Erbeinheiten, welche die sexuellen Merkmale des entgegengesetzten Geschlechts bedingen, an ihrer Äußerung zu hindern. Also überall stellen sich Analogien im sexuellen Verhalten der Vertreter beider organischer Reiche ein.

Daß übrigens auch bei monöcischen Moosen, nachdem im haploiden Gametophyt jene sexuelle Scheidung erfolgt ist, die sich

1) Chromosomenzahlen usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908, S. 555.

2) Vgl. im besonderen H. Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose, VI. Heft. Die Marchantien, 1881, S. 112. Ganz neuerdings Anne A. Townsend, An hermaphrodite Gametophore in *Preissia commutata*. Bot. Gazette, Vol. XXVIII, 1899, p. 359.

3) Untersuchungen über Entwicklung, Bau und Verteilung der Infloreszenzen von *Dumortiera*. Ann. du jard. bot. d. Buitenzorg, 2. Sér., Vol. VII, 1908, S. 179.

4) Für die Dumortieren reichen ähnliche Angaben bis 1834 und 1836 zurück. Th. Taylor, De Marchantiis. Trans. Linn. Soc., Vol. XVII, p. 375 und Mackays Flora Hiberniae, Vol. II, p. 54.

5) On androgynous Receptacles in *Marchantia*. Annal. of Bot., Vol. XXIV, 1910, p. 349.

6) Les fleurs mâles du *Fissidens bryoides*. Revue bryologique, 1883, p. 65.

bei der Anlage von Antheridien und Archegonien äußert, damit nicht an die Längsspaltungen der Chromosomen etwa geknüpfte Merkmalscheidungen sich vollzogen haben, das lehren solche Fälle, in welchen doppelgeschlechtliche Geschlechtsorgane beobachtet worden sind, Gebilde, halb Archegonien und halb Antheridien<sup>1)</sup>. Und, um gleich den anderen extremen Fall anzuführen, so hat B. Nemeč in petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis* eine Seite der Pollenanlagen zu Säcken auswachsen sehen, die sich in ihren Bildungsvorgängen wie Embryosäcke verhielten<sup>2)</sup>, während M. T. Masters<sup>3)</sup> bei *Rosa arvensis*, S. J. Salter<sup>4)</sup> bei *Passiflora palmata*, M. Molliard<sup>5)</sup> bei *Petunia hybrida*, K. Goebel<sup>6)</sup> bei *Begonia*, um nur diese Fälle anzuführen, in Samenanlagen verbildeter Blüten Pollenkörner an Stelle des Embryosackes nachweisen konnten. Als weiteres Beispiel letzterer Art kommt noch jene merkwürdige weiblich-männliche *Mercurialis annua*-Pflanze hinzu, die ich in diesem Aufsatz geschildert habe und die in meinen Versuchen die Nr. XVI trug. Also was in der haploiden Generation der Moose, vermag sich auch in der diploiden angiospermer Phanerogamen nach vollzogener sexueller Trennung einzustellen, ein Beweis dafür, daß in den Kernen der Geschlechtsorgane die entsprechende sexuelle Tendenz zwar vorherrscht, aber die Gesamtmerkmale beider Geschlechter vertreten sind. Neuerdings gelang es Charles H. Shattuck<sup>7)</sup>, auch auf experimentellem Wege die monöcische *Marsilia quadrifolia* zur Bildung von Makrosporen in ihren Mikrosporangien zu veranlassen. In den Sporokarpnien dieser Pflanzen stellen sich die Anlagen von Makrosporangien zuerst ein; wurden nun diese Anlagen durch schädigende Kultureinflüsse zerstört und die Pflanzen hierauf unter günstigen Bedingungen weiter gezogen, so suchten die dann auftretenden Mikrosporangien die

1) Vgl. K. Goebels Organographie, 1898, S. 243 und G. M. Holferty, The Archegonium of *Mnium cuspidatum*. Bot. Gazette. Vol. XXVII, 1904, p. 115.

2) Über den Pollen der petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis*. Bull. intern. de l'Acad. des sc. de Bohême, 1898.

3) On polliniferous ovules in a Rose. Journal of Botany, 1867, p. 318.

4) On a sexual monstrosity, consisting in the development of polliniferous ovules. Transact. of the Linn. Soc., Vol. XXIV, 1863, p. 143.

5) Note sur les particularités que présentent les fleurs doubles du *Petunia hybrida*. Bull. de la soc. bot. de France, Vol. 40, 1893, p. 332.

6) Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVII, 1886, S. 246.

7) The origin of heterospory in *Marsilia*. Bot. Gazette, Vol. XLIX, 1910, p. 19 ff.

fehlenden Makrosporen durch entsprechende Abänderung der in ihrem Innern sich abspielenden Entwicklungsvorgänge zu ersetzen. — Andererseits hat Georg Klebs durch geeignete Kulturmethode künstliche Verbildungen der hermaphroditen Blüten von *Semprevivum Funkii* erzielt<sup>1)</sup>, mit Antherenanlagen an den Plazenten der verschiedenen Zwischenformen von Staubblatt und Carpell. Diese Antherenanlagen standen neben typischen Samenanlagen an den nämlichen Plazenten. Bis zur Erzeugung von Pollenkörnern brachten sie es nicht. Oft durchdrangen sich aber Gestalt und Bau der männlichen und weiblichen Organe auffällig in diesen Gebilden.

Die sexuelle Tendenz als besonderer, auslösender Faktor entscheidet somit darüber, daß bei hermaphroditen Wesen an denselben Individuen, bei diöcischen an verschiedenen Individuen, die Tätigkeit der das Geschlecht kennzeichnenden Erbinheiten angeregt wird. Unterbleibt die Aktivierung der Erbinheiten des einen Geschlechts, so äußert sich eben nur das andere. Daß es sich hierbei um etwas anderes handelt, als um Dominanz und Rezessivität der gegebenen Erbinheiten, das lehrt vor allem auch der Umstand, daß die ursprüngliche sexuelle Sonderung sich im Soma der haploiden Generation, also ohne Reduktionsteilung und auch ohne daß homologe Paare von Chromosomen für Spaltungsvorgänge von Merkmalen zur Verfügung gestanden hätten, vollzog. Diese primäre sexuelle Sonderung mußte auch naturgemäß der Befruchtung vorausgegangen sein, also dem Vorgang, der den diploiden Zustand der Chromosomen schuf, auf den naturgemäß auch erst die Reduktionsteilung folgte, um den haploiden Zustand wieder herzustellen. Daß die sexuellen Scheidungen an die Reduktionsteilungen geknüpft wurden, konnte erst sekundär geschehen. Um an die Moose nochmal anzuknüpfen, so treten in den haploiden Kernen des Gametophyts bei monöcischen Arten die beiden sexuellen Tendenzen ohne Reduktionsteilung in Tätigkeit, um Antheridien und Archegonien zu erzeugen. Erst bei den diöcisch gewordenen Moosen ist diese Scheidung in die Sporenmutterzellen verschoben und an die Reduktionsteilung geknüpft worden. Der Vorgang der Reduktionsteilung gibt augenscheinlich einen geeigneten Anknüpfungspunkt für eine solche Scheidung ab, sonst würde sie nicht durchweg bei Metazoen diesem Vorgang angeschlossen worden sein. Doch handelt es sich dabei

---

1) Über künstliche Metamorphosen. Abh. der naturforsch. Gesellsch. zu Halle, Bd. XXV, 1906, Sonderabzug S. 53.

nur, was man sich stets vergegenwärtigen sollte, um eine Vereinigung ursprünglich getrennter Dinge. Die Berücksichtigung dieser Tatsache wird vielleicht zur Klärung der Erscheinungen, die uns bei der Vererbung der an das Geschlecht geknüpften Merkmale entgegnetreten, beitragen können.

Die sexuelle Differenzierung schuf bei ihrem Auftreten, das unzählige Male in der Phylogenie des organischen Reichs sich wiederholte, zunächst, so läßt sich annehmen, Geschlechtsprodukte, die einander in ihrem Bau entsprachen. Für solche Geschlechtsprodukte schlug ich im Jahre 1877, im Anschluß an meine Untersuchung der *Acetabularia*<sup>1)</sup>, die Bezeichnung Gameten vor.

Als das ursprünglichste Verhalten von Gameten kann ein solches gelten, wie es von Georg Klebs<sup>2)</sup> für die Protococcacee *Chlorochytrium Lemnae* beschrieben wird, wo die Gameten desselben Gametangiums miteinander kopulieren. Ein Schritt weiter dürfte zu einer Verschiedenheit der an demselben Individuum erzeugten Gametangien geführt haben, einer Verschiedenheit, die sich nicht im Bau, hingegen in der sexuellen Stimmung der Produkte offenbart. Letztere wird kenntlich durch die chemotaktische Wirkung, welche die den verschiedenen Gametangien entstammenden Gameten aufeinander ausüben. Ein Beispiel hierfür geben bei Zygnemaceen solche Aplanogameten ab, deren Vereinigung sich mit Hilfe von Kopulationskanälen vollzieht, durch welche die aufeinander folgenden, als Gametangien funktionierenden Zellen desselben Fadens sich verbinden. Daß nicht nur solche aufeinander folgende Gametangien desselben Fadens, sondern auch die verschiedener Fäden bei der Zygnemacee *Mougeotia mirabilis* miteinander zu kopulieren vermögen<sup>3)</sup>, ist leicht verständlich, da auch die Gametangien verschiedener Fäden, bei entgegengesetzter sexueller Stimmung, geneigt sein müssen, sich zu vereinigen. Kopulationen zwischen sexuellen Produkten desselben Individuums müssen unter allen Umständen das Primäre gewesen sein, da, wie ich schon einmal betonte, die Diöcie erst durch eine nachträgliche Verknüpfung der Trennung sexueller Tendenzen mit der Reduktionsteilung ermöglicht wird, Befruchtung aber der Reduktionsteilung notwendigerweise vorausgeht. Aus ursprünglich

1) *Acetabularia mediterranea*, Teil II. Bot. Ztg., Bd. 35, S. 756.

2) Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. Bot. Ztg., 1881, S. 253.

3) Vgl. hierzu Friedrich Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen, Bd. I, 1904, S. 64.

einander gleichenden, am nämlichen Individuum erzeugten Gametangien und aus gleich gebauten, doch sexuell verschieden gestimmten Gameten, müssen bei Chlorophyceen, im weiteren Verlauf der phylogenetischen Entwicklung, jene monöcischen Arten hervorgegangen sein, die verschieden gebaute Gametangien mit verschieden gebauten, als Spermatozoen und Eier unterscheidbaren Gameten aufweisen. Diese auch in der Gestaltung sich kennzeichnende sexuelle Differenzierung der Gameten hat sich unabhängig in fast allen Abteilungen des Algenreiches bei fortschreitender phylogenetischer Entwicklung vollzogen und veranlaßte dementsprechend auch eine verschiedene Ausgestaltung der Gametangien als Antheridien und Oogonien. Daß die Monöcie bei allen Algen als das Primäre aufzufassen ist, kann ich nicht bezweifeln, wie denn die Ableitung der Diöcie aus der Monöcie sich stets leicht vollziehen konnte, während die Ableitung der Monöcie aus der Diöcie meist auf überaus große Schwierigkeiten stoßen müßte. Daß die Fähigkeit der vom nämlichen Individuum erzeugten Geschlechtsprodukte, sich im Befruchtungsakt zu vereinigen, auch weiter als das Erstgegebene aufzufassen sei, die Unfähigkeit dies zu tun, als eine sekundäre Einrichtung, ist sicherlich anzunehmen. Bei Algen fehlt zwar fast durchweg der direkte Nachweis für diese Behauptung, denn auch Friedrich Oltmanns vermag für Selbstbefruchtung als gesicherte Fälle nur die Zygnemaceen und *Vaucheria* anzuführen, doch steht anderseits fest, daß die Fähigkeit der Selbstbefruchtung eine fast allgemeine Eigenschaft selbst der Phanerogamen bildet. Das festzustellen ist bei letzteren leicht, schwieriger hingegen bei Kryptogamen, deren Verhalten in dieser Beziehung demgemäß einer weiteren Erforschung bedarf.

Bei einer solchen isogamen Alge, wie *Ulothrix zonata*, hatte die Diöcie, als sie sich einstellte, nichts als die sexuelle Tendenz zu trennen, keine sichtbar sich äußernden sexuellen Merkmale. Der sexuelle Gegensatz der Gameten, die in männlichen und weiblichen Fäden einer *Ulothrix zonata* erzeugt wurden, gibt sich nur in der chemotaktischen Anziehung kund, die sie aufeinander ausüben. Dann kam die Verschiedenheit in der Ausgestaltung der Spermatozoen und Eier, Antheridien und Oogonien, hinzu und dem fügten sich nach und nach die sekundären Geschlechtsmerkmale an. Da bin ich denn geneigt, anzunehmen, daß es die ur-

---

1) A. a. O., Bd. II, 1905, S. 58.

sprüngliche, irgend wie substantiell begründete, an die Reduktionsteilung in der Zygote einer isogamen Pflanze geknüpfte sexuelle Scheidung sei, deren substantielle Wirkungssphäre sich späterhin erweitert. Zunächst hat sie nur über den chemotaktischen Gegensatz der erzeugten Geschlechtsprodukte zu bestimmen, dann dehnt sich ihr Einfluß in demselben Verhältnis aus, wie die Zahl der an den geschlechtlichen Gegensatz geknüpften Merkmale wächst, sie löst die Vorgänge aus, die zu ihrer Ausbildung führen.

Das macht sich vorerst in der ursprünglich haploiden Generation geltend, dann auch in der diploiden, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung aus der Zygote hervorgeht. Ist Diöcie nur in der haploiden Generation vorhanden, wie bei diöcischen Moosen, so äußern sich an ihr nur die Gegensätze. So etwa bei Marchantiaceen in der verschiedenen Ausgestaltung der Antheridienstände und der Archegonienstände, bei den Laubmoosen in den abweichenden Formungen der Hüllblätter um die Geschlechtsorgane, auch darin, daß die Männchen vielfach kleiner und einfacher organisiert als die Weibchen sind. Bei den heterosporen Gefäßkryptogamen, die naturgemäß getrenntgeschlechtlich in ihrer haploiden Generation sein müssen, prägen sich die Unterschiede zwischen den die Spermatozoen und den die Eier erzeugenden Gametophyten immer stärker aus. Dieses Verhalten erreicht seinen Höhepunkt bei den Phanerogamen und ist mit einer fortschreitenden Reduktion des Körpers des Gametophyten verbunden. Wo nun die sexuelle Scheidung sich auch auf den Sporophyten erstreckte, wie das bei den diöcischen Phanerogamen der Fall ist, werden mit dem Geschlecht die sekundären Geschlechtsmerkmale auf verschiedene Individuen verteilt. Die höchste Ausgestaltung haben diese sekundären Geschlechtsmerkmale im Pflanzenreich bei den Angiospermen, in Beziehung zu den mannigfaltigen Bestäubungsvorrichtungen erlangt. Bei den hermaphroditen, monöcischen, andro- und gynomonöcischen Individuen erfolgte durch die in demselben Individuum vereinigten beiden sexuellen Tendenzen zugleich mit der Aktivierung des Geschlechts auch die der zugehörigen sekundären Geschlechtsmerkmale. Letztere bleiben unter der Herrschaft der sexuellen Auslösung auch in den Diöcisten, nicht selten dann noch verstärkt durch das Hinzukommen habitueller Merkmale, die ein frühzeitiges Unterscheiden der Männchen und Weibchen zulassen.

Im Tierreich dehnte sich das Gebiet der sekundären, in ihrer Äußerung von der Aktivierung durch die gegebene sexuelle Tendenz

abhängigen Merkmale noch viel weiter aus. Einen überaus lehrreichen Fall dieses Zusammenhanges, der experimentelle Behandlung erfuhr, behandelt der soeben erschienene Aufsatz von J. C. H. de Meijere: „Über Jacobsons Züchtungsversuche bezüglich des Polymorphismus von *Papilio Memnon* L. ♀ und über die Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale“<sup>1)</sup>. Dieser tropische Schmetterling zeigt einen auffälligen Polymorphismus. Auf Java gehören zu nur einer Form Männchen, drei verschiedene Formen von Weibchen. Die Befruchtung einer Weibchenform liefert in der Nachkommenschaft aber nicht nur diese, sondern auch noch eine zweite der vorhandenen Weibchenformen. Die sekundären Geschlechtsmerkmale dieses von ihrer Mutter abweichenden Weibchens, müssen also in den Männchen unsichtbar vorhanden gewesen sein. Daraus schließt J. C. H. de Meijere<sup>2)</sup>, daß das männliche und das weibliche Kleid bei dem in Betracht kommenden Schmetterlinge durch ganz voneinander gesonderte Determinantenkomplexe vertreten sein müsse, so daß jedes Exemplar zwei Determinanten des männlichen und zwei des weiblichen Kleides besitzt. Das Geschlecht entscheidet über das sichtbar werdende Kleid. Das läßt sich sehr wohl mit den in dieser Arbeit vertretenen Ansichten in Einklang bringen.

Bei meinen Versuchen mit diöcischen Pflanzen, über die ich 1900 berichtete<sup>3)</sup>, gelang es mir nicht durch Veränderung der äußeren Einflüsse, selbst extremster Art, ihr Geschlecht zu beeinflussen. Das war auch Eduard Pflüger bei Fröschen nicht gelungen<sup>4)</sup>, „Doch damit ist nicht gesagt“, schrieb ich damals nieder<sup>5)</sup>, „daß es nicht doch einmal bei Metaphyten oder Metazoen gelingen sollte, diesen Widerstand zu brechen“. Die Vorstellung einer solchen Möglichkeit war bei mir damals schon veranlaßt durch die Erkenntnis, daß die Merkmale der beiden Geschlechter in den Kernen der Diöcisten vertreten seien<sup>6)</sup>. Angaben über Beeinflussung des Geschlechts durch äußere Einwirkungen lagen in damaliger Zeit im wesentlichen nur für das Rädertierchen *Hydatina senta* vor und be-

1) Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. III, 1910, S. 161.

2) A. a. O., S. 177.

3) Biologisches Centralblatt, Bd. XX, 1900, S. 766.

4) Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. XXIX, 1882, S. 25.

5) A. a. O., S. 781.

6) A. a. O., S. 772.

ruhten auf Versuchen von E. Maupas<sup>1)</sup> und M. Nußbaum<sup>2)</sup>. Seitdem haben sich solche Angaben bedeutend vermehrt und im besonderen ist es das zoologische Institut in München<sup>3)</sup>, das dieses Problem durch Versuche fördert. Ich beabsichtige nicht, die vorhandenen Angaben hier zu erörtern, will nur bemerken, daß die Ergebnisse auch dieser meiner Arbeit in keinerlei Gegensatz zu den behaupteten Erfolgen solcher Geschlechtsbeeinflussung stehen. Im besonderen hatte mir vor zehn Jahren schon imponiert<sup>4)</sup>, daß es dem Pilz *Ustilago violacea* gelingt, die Bildung der männlichen Geschlechtsorgane in weiblichen Blüten der diöcischen Melandrien auszulösen. Die Angabe, daß dem so ist, fand auch in dieser Arbeit, trotz des Einspruchs von G. H. Shull, ihre Bestätigung. Der Pilz dringt eben bis in die embryonalen Gewebe der Blütenanlagen vor und vermag sie, wohl durch ein Ferment, zu beeinflussen. Experimentelle Versuche, ähnliche Wirkungen zu erzielen, könnten Erfolg haben, wenn es gelänge, den embryonalen Geweben mit entsprechenden Reizen beizukommen.

Um die Orientierung in der vorliegenden Arbeit zu erleichtern, lasse ich hier eine Inhaltsübersicht mit gleichzeitiger Angabe der hauptsächlichsten Ergebnisse folgen.

	Seite
Die Nachkommen isolierter weiblicher Individuen von <i>Mercurialis annua</i> , die mit den Pollen vereinzelter männlicher Blüten, die sie selber erzeugt hatten, befruchtet wurden, produzierten lauter weibliche Nachkommen . . . . .	427
Vereinzelte weibliche Blüten an männlichen Individuen von <i>Mercurialis annua</i> wurden aufgesucht und mit dem Pollen der nämlichen Pflanze befruchtet . . . . .	428
Sie produzierten nur männliche Nachkommen . . . . .	428
Über die Ergebnisse, zu denen C. Correns bei seinen Versuchen mit gynodiöcischen Pflanzen gelangte . . . . .	428

1) Sur le déterminisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. Comptes rendus de l'Acad., Paris, 14. Sept. 1891.

2) Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 49, 1897, S. 227.

3) Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1905, S. 186.

4) Ä. a. O., S. 657.

	Seite
Mein Versuch, eine phylogenetische Grundlage für das Geschlechtsproblem zu gewinnen . . . . .	430
Parallelismus der geschlechtlichen Entwicklung in den beiden organischen Reichen . . . . .	430
Der geschlechtliche Entwicklungsgang im Pflanzenreich . .	430
Hermaphrodite haploide Wesen, monöcische oder homothallische Individuen . . . . .	431
Sexuelle Sonderungen vollziehen sich in ihnen bei Anlage der Geschlechtsprodukte am nämlichen Individuum . .	431
Getrenntgeschlechtliche oder heterothallische Individuen erzeugen nur männliche oder nur weibliche Geschlechtsprodukte an demselben Individuum. Die Trennung der Geschlechter muß an die Reduktionsteilung in der keimenden Zygote geknüpft sein . . . . .	431
Daß die sexuelle Scheidung mit der Reduktionsteilung bei den diöcischen Moosen verbunden ist, steht fest . . . . .	431
Bei monöcischen Moosen vollzieht sich hingegen die geschlechtliche Scheidung erst am haploiden Individuum . . . .	431
Aus den vier verbunden bleibenden, einer Sporenmutterzelle entstammenden Sporen des Lebermooses <i>Sphaerocarpos</i> gehen zwei männliche und zwei weibliche Pflänzchen hervor	432
Von Élie und Emile Marchal sind von diöcischen Moosarten diploide Pflänzchen durch Sprossung aus den Sporogonen erzogen worden, da aber im Sporogon die beiden Geschlechter wieder vereinigt sind, so wurden dadurch diese diploiden Pflänzchen monöcisch . . . . .	432
Die geschlechtlichen Sonderungen haben sich ursprünglich im haploiden Soma in Verbindung mit somatischen Kernteilungen vollzogen und wurden erst sekundär mit der Reduktionsteilung verbunden . . . . .	432
Sie beruhen nicht auf Merkmalspaltungen, so daß die Mendelschen Regeln auf sie keine Anwendung finden können .	432
Die fortschreitenden sexuellen Sonderungen im diploiden Sporophyt der Filicoiden . . . . .	433
Homospore und heterospore Filicoiden . . . . .	433
Durch die Heterosporie des Sporophyts wird die Diöcie des haploiden Gametophyts festgelegt . . . . .	433
Die geschlechtliche Sonderung, die über das Geschlecht der Gametophyten bei den Filicoiden bestimmt, ist somit schon	

im Sporophyten festgelegt, sie ist nicht an die Reduktionsteilung in den Sporenmutterzellen gebunden . . . . .	433
Dasselbe gilt für die Phanerogamen, bei welchen aber ein weiterer Entwicklungsschritt zurückgelegt und die Diöcie des Sporophyten ausgebildet werden kann . . . . .	434
Über die männliche Tendenz der Pollenkörner, die weibliche der Eier hat die phylogenetische Entwicklung durch die Heterosporie entschieden . . . . .	434
Doch sind sexuelle Umstimmungen der Geschlechtsprodukte im Tierreich bekannt . . . . .	435
Über das Geschlecht der Nachkommen diöcischer Angiospermen entscheiden nach dem jetzigen Stand unseres Wissens die Pollenkörner . . . . .	435
Die Versuche von C. Correns und von Fr. Noll . . . . .	435
Es ist anzunehmen, daß die sexuellen Scheidungen an die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen geknüpft sind . . . . .	435
C. Correns nimmt an, daß dabei eine Scheidung in männliche und weibliche Tendenz sich vollzieht . . . . .	435
Mich führen die phylogenetischen Erwägungen zu der Annahme, daß in den Pollenmutterzellen sich nur eine Scheidung in eine stärkere und eine schwächere männliche Potenz vollzieht, von welchen die stärkere die Weiblichkeit der Eier unterdrückt, die schwächere von der Weiblichkeit der Eier unterdrückt wird . . . . .	435
Nähere Angaben über die von C. Correns und Fr. Noll angestellten, die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts betreffenden Versuche und deren Besprechung . . . . .	435
Weitere Begründung meines Standpunktes, daß bei Angiospermen den Pollenkörnern überhaupt nur männliche, den Eiern nur weibliche Tendenz zukommen könne . . . . .	437
Die Ursachen der Verschiedenheit im Verhalten der Pollenkörner und der Eier von Diöcisten läßt sich phylogenetisch rechtfertigen . . . . .	438
Eigenartig verhalten sich die Cyperaceen, bei welchen die Pollenmutterzellen nur ein funktionierendes Pollenkorn liefern . . . . .	438
Auch im Tierreich wird bei gewissen Blattläusen, bei Hornissen und Ameisen, die Zahl der Spermatozoen, die aus einer Spermatogonie hervorgehen, von 4 auf 2, bei der Biene sogar auf ein einziges Spermatozoon eingeschränkt . . . . .	439

Daß aus apogamen, diploiden Eiern hermaphroditer Angiospermen hermaphrodite Individuen hervorgehen, spricht nicht gegen die weibliche Tendenz normaler haploider Eier. Die diploiden apogamen Eier setzen vegetativ die geschlechtlichen Tendenzen des Individuums fort, das sie erzeugte	440
Demgemäß gehen aus den diploiden Eiern apogamer Diöcisten weibliche Nachkommen hervor . . . . .	440
Bei echter Parthenogenese aus haploiden Eiern gehen bei <i>Chara crinita</i> nur Weibchen hervor . . . . .	440
Bericht über den Gang von Versuchen mit <i>Helodea (Elodea) canadensis</i> , die bei günstigem Verlauf darüber endgültig entscheiden könnten, ob die Pollenkörner das Geschlecht der Nachkommen diöcischer Angiospermen bestimmen . . .	441
Die Bestäubung der weiblichen Blüten wurde mit je einer Pollentetrade vorgenommen . . . . .	443
Das Verhalten der männlichen Blüten von <i>Helodea canadensis</i>	444
Zahl der Samenanlagen in den Fruchtknoten von <i>Helodea canadensis</i> und Fruchttansatz . . . . .	444
Bestäubungsversuche mit <i>Melandryum rubrum</i> . Die Bestäubung wurde mit Querscheiben noch geschlossener Längshälften von Antheren vorgenommen. Jede Längshälfte mußte die zusammengehörenden Pollenkörner enthalten .	446
Schilderung des Verfahrens . . . . .	447
Die Samen einer jeden Frucht wurden für sich ausgesät .	447
Die Zahl der für jede Bestäubung benutzten Pollenkörner betrug 150 bis 200 . . . . .	447
In jedem Fruchtknoten standen gegen 300 Samenanlagen zur Verfügung . . . . .	447
Es wurden 15 Früchte für die Aussaat ihrer Samen ausgewählt . . . . .	448
In der Ernte hatten, wie die Tabelle zeigt, die Weibchen stets das Übergewicht . . . . .	448
So auch in der Ernte aus einer Kontrollfrucht . . . . .	448
Die Ernte aus den mit Antherenquerschnitten bestäubten Fruchtknoten ergab auf 100 Männchen 175 Weibchen .	449
Erörterung der Ursachen dieser Erscheinung . . . . .	449
Ein Überschuß von Weibchen bei <i>Melandryum album</i> auch bei meinen früheren Zählungen . . . . .	449
Überschuß an Weibchen auch in den Zählungen von G. H. Shull bei „ <i>Lychnis dioica</i> “ . . . . .	449

Das Zahlenverhältnis von Männchen und Weibchen bei anderen diöcischen Angiospermen . . . . .	449
In jeder Höhe enthält ein Antherenfach von <i>Melandryum rubrum</i> Pollenkörner, die Männchen und Weibchen den Ursprung geben können . . . . .	452
Die Überzahl der Weibchen in meinen Versuchen mit <i>Melandryum rubrum</i> weiß ich mir durch die Annahme zu erklären, daß die männliche Tendenz der Pollenkörner als Ganzes betrachtet, bei dieser Pflanze eine Schwächung erfahren hat . . . . .	452
Meine Bemühungen, sichtbare Anknüpfungspunkte in pflanzlichen Gonokonten für Geschlechtssonderung zu gewinnen, blieben bisher erfolglos . . . . .	453
Meine diesbezüglichen Angaben aus dem Jahre 1909 und die entsprechende Notiz von M. G. Sykes . . . . .	453
Wiederaufnahme meiner Untersuchungen bei <i>Melandryum rubrum</i> . . . . .	453
Die Reduktionsteilung der 12 Gemini in den Pollenmutterzellen liefert völlig gleiche Produkte. . . . .	454
Ein Geminus zeichnet sich durch bedeutende Größe aus, teilt sich aber genau wie die anderen Gemini und liefert gleich große Chromosomen den Tochterkernen. Man findet ihn auch in den homöotypischen Kernplatten der Tochterkerne wieder. Ein Grund, ihn für ein Heterochromosom zu halten, liegt nicht vor . . . . .	454
Auch ungleiche Verteilung irgend welcher Inhaltsstoffe der Pollenmutterzelle auf die Teilungsprodukte läßt sich nicht nachweisen . . . . .	454
Ebensowenig lassen sich Anhaltspunkte für Unterschiede in den Stadien erkennen, welche die Kerne tetraedrisch in der Pollenmutterzelle verteilt zeigen, wie nach vollzogener Teilung dieser Pollenmutterzelle in eine Tetrade . . . .	454
Ein Unterschied offenbart sich erst zwischen dem generativen und dem vegetativen Kern des jungen Pollenkorns, doch beruht er nur auf der geringeren Größe des Kernkörperchens im generativen Kern . . . . .	454
Dessen Größe weist einige Schwankungen auf, die aber durch Übergänge verbunden sind und eine etwaige Verknüpfung mit sexuellen Fragen nicht zulassen. . . . .	455

	Seite
Die geringere Größe des Kernkörperchens im generativen Kern fällt allgemein in den Pollenkörnern der Angiospermen auf . . . . .	455
Die fertigen Pollenkörner von <i>Melandryum rubrum</i> zeigen innerhalb bestimmter Grenzen Größenunterschiede, nicht anders verhalten sich aber andere hermaphrodite Sileneen	456
Alle meine Versuche, in den Pollenmutterzellen von <i>Melandryum rubrum</i> Anknüpfungspunkte für Geschlechtssonderungen zu gewinnen, fielen somit negativ aus . . . . .	456
Ob irgend ein die Geschlechtssonderung bewirkender Stoff ungleich auf die Produkte der Reduktionsteilung, bezw. die Produkte somatischer Kernteilung, wenn sich die sexuellen Sonderungen im Soma vollziehen, verteilt wird, kann daher nur den Gegenstand theoretischer Erwägungen bilden .	456
Auf der Trennung elterlicher Chromosomen an sich kann in der Reduktionsteilung die sexuelle Sonderung nicht beruhen, da sie auch im Soma bei Kernteilungen, die Längsspaltungen aller Chromosomen aufweisen, sich vollzieht .	456
Heterochromosomen können im Pflanzenreich für den Vorgang nicht in Betracht kommen . . . . .	457
Die für Arthropoden gewonnenen Ergebnisse werden in ihrer Tragweite dadurch nicht geschwächt . . . . .	457
Th. Boveris an den „Chromatinbestand“ für Geschlechtsbestimmung geknüpfte Ansichten . . . . .	457
In den Embryosackmutterzellen von <i>Melandryum rubrum</i> findet sich wie in den Pollenmutterzellen ein größerer Geminus neben elf kleineren Gemini in der Reduktionsspindel wieder	458
Die Teilungsprodukte sind auch in der Embryosackmutterzelle völlig übereinstimmend . . . . .	458
Nur die untere der beiden aus der Embryosackmutterzelle hervorgegangenen Zellen teilt sich noch einmal, die homöotypische Kernplatte läßt das größere Chromosom erkennen	458
Die beiden Kerne, die aus der Teilung des primären Embryosackkerns hervorgehen, haben gleich große Kernkörperchen und gleichen einander auch sonst vollständig . . .	458
Die Kernkörperchen behalten ihre volle Größe in den Teilungsprodukten des Embryosacks . . . . .	459
Die Prophasen im Reduktionskern der Embryosackmutterzelle von <i>Melandryum rubrum</i> haben mich in meiner Deutung des Reduktionsvorgangs nur bekräftigt . . . . .	459

- Da die Kernkörperchen der Embryosackanlage bei ihrer ursprünglichen Größe verharren, im Pollenkorn das Kernkörperchen des generativen Kerns die Verkleinerung dauernd beibehält, so kommt es, daß der Spermakern mit einem weit kleineren Kernkörperchen als der Eikern in den Befruchtungsvorgang eintritt . . . . . 461
- Dieselbe Erscheinung zeigen aber auch hermaphrodite Angiospermen und kann ihr, ebensowenig wie den durch Mittelstufen verbundenen Schwankungen in der Größe des kleineren Kernkörperchens keine sexuelle Bedeutung beigemessen werden . . . . . 461
- Es mögen nicht immer die vom Spermakern und vom Eikern stammenden Chromosomen sofort paarig in den Keimkern eingeordnet werden und die alsdann nicht völlig gesättigten Affinitäten seiner Chromosomen eine Verschmelzung der beiden Tochterkerne, die er bildet, anregen. Das könnte eine Veranlassung zur Verdopplung des Chromosomensatzes abgeben . . . . . 461
- Die Kernplatten in den Wurzelzellen männlicher wie auch weiblicher Individuen von *Melandryum rubrum* führen 24 Chromosomen in 12 Paaren. Ein Paar wird von den zwei größeren Chromosomen, die den größeren Chromosomen des Spermakerns und Eikerns entsprechen, gebildet . . . . . 463
- Die Kerne der von Männchen und Weibchen stammenden Wurzeln entsprechen einander vollständig, andererseits zeigen die Kerne verschieden großer Zellen derselben Wurzel Größenunterschiede, die sich auch in größerer Dicke der Chromosomen äußern, die bei ihrer Sonderung mehr Chromatin in sich aufgenommen haben . . . . . 464
- Spinacia oleracea* führt 6 Gemini in der Reduktionskernplatte ihrer Pollenmutterzellen. Die Teilungsprodukte entsprechen einander vollständig. Die sechs Chromosomenpaare in der Kernplatte einer Wurzel lassen Größenunterschiede erkennen, drei größere und drei kleinere Paare, Unterschiede, die in den Pollenmutterzellen weniger auffallen . . . . . 465
- Die 10 Gemini der Reduktionskernplatte der Pollenmutterzellen von *Cannabis sativa* liefern auch gleiche Teilungsprodukte. Zwischen dem Verhalten der Kerne in Wurzeln männlicher und weiblicher Pflanzen bestehen keine Unter-

	Seite
schiede; in beiden fallen gewisse Größenunterschiede zwischen den Chromosomenpaaren auf . . . . .	465
Die Zahl der Gemini in den Reduktionskernplatten der Pollenmutterzellen von <i>Mercurialis annua</i> beträgt 8. Die Gemini sind klein, immerhin ist ein Größenunterschied zwischen ihnen festzustellen: 4 sind größer, 4 kleiner. Teilungsprodukte übereinstimmend. In den Wurzeln von Männchen und Weibchen kehren die gleichen Verhältnisse wieder .	466
Solche Einzelheiten werden für die Erblichkeitsforschung wachsende Bedeutung gewinnen . . . . .	467
Die 10 Gemini der Pollenmutterzellen von <i>Bryonia dioica</i> zeigen keine merklichen Größenunterschiede. Bilder junger Tetraden zeigen, wie übereinstimmend die Teilungsprodukte einer Pollenmutterzelle sind . . . . .	468
Abweichende Angaben von Chester Arthur Darling . .	468
Die äußere Gliederung normaler männlicher Stöcke von <i>Mercurialis annua</i> . . . . .	470
Beschreibung männlicher Stöcke von <i>Mercurialis annua</i> , die einzelne weibliche Blüten erzeugt hatten . . . . .	471
Beschreibung unter Nr. XVI eines Weibchens von <i>Mercurialis annua</i> , das hermaphrodit dadurch wurde, daß aus zahlreichen weiblichen Blüten männliche hervorwuchsen . .	473
Von etwa 200 männlichen Pflanzen von <i>Mercurialis annua</i> , die stark zurückgeschnitten wurden, bildete nur eine einzige ein Paar weibliche Blüten aus, die vielleicht auch ohnedem aufgetreten wären . . . . .	476
Die an den männlichen Stöcken von <i>Mercurialis annua</i> erzeugten weiblichen Blüten lieferten nur männliche Nachkommen . . . . .	477
Aus den Samen des mit durchwachsenen weiblichen Blüten versehenen, mit eigenen Pollen befruchteten Stockes, gingen sowohl Weibchen als Männchen hervor . . . . .	478
Wie in früheren Versuchen die männliche Potenz der an weiblichen Individuen von <i>Mercurialis annua</i> erzeugten Pollen sich geschwächt gezeigt hatte, so war das jetzt auch mit der weiblichen Potenz der an männlichen Stöcken erzeugten Eier der Fall . . . . .	478
Die Möglichkeit einer Abstufung der sexuellen Potenzen in beiden Geschlechtern ergibt sich aus unseren Beobachtungen	478

- Das stützt die Vorstellung, daß auch die sexuellen Scheidungen in den Pollenmutterzellen der diöcischen Angiospermen mit einer solchen Abstufung der Potenz innerhalb desselben Geschlechts operieren . . . . . 478
- Bei diöcischen Moosen geht der Bildung der Gonotokonten keine Scheidung der beiden Geschlechter, wohl aber bei den Angiospermen, voraus . . . . . 479
- Vorschlag, die dominierende sexuelle Potenz der Pollenkörner diöcischer Angiospermen als unterdrückende oder opprimierende, die andere als unterdrückte oder opprimierte zu bezeichnen . . . . . 479
- Daß auch die weibliche Potenz der Eier Abstufungen erfahren hat, lehrt der Umstand, daß aus Eiern, die an männlichen *Mercurialis annua*-Pflanzen entstanden sind, nur Männchen hervorgehen, daß sie somit der männlichen Potenz sämtlicher Pollenkörner dieser Pflanze unterliegen . . . . 479
- C. Correns äußerte sich bereits dahin, daß ganz bestimmte Verhältnisse der Stärke zwischen den im Wettbewerb stehenden geschlechtlichen Tendenzen bei gynodiöcischen Pflanzen bestehen . . . . . 481
- Mein Versuch, die Geschlechtsvererbung bei gynomonöcischen Pflanzen vom Standpunkt der an *Mercurialis annua* gewonnenen Erfahrungen zu deuten . . . . . 482
- Meine Deutung der Ergebnisse, zu denen G. H. Shull bei hermaphrodit gewordener *Lychnis dioica* gelangte, die er mit normalen Männchen kreuzte . . . . . 483
- G. H. Shulls Annahme, daß die von mir beschriebenen, durch *Ustilago violacea* infizierten Weibchen, die Staubblätter in ihren weiblichen Blüten produzierten, Männchen gewesen seien . . . . . 485
- Die Parallele in der sexuellen Phylogenie des Pflanzen- und Tierreiches ist auffällig . . . . . 487
- Doch waren die Bedingungen bei den Metazoen für Ausbildung von Diöcie günstiger . . . . . 487
- Die Verteilung und Vererbung des Geschlechts im Pflanzenreich läßt sich von der Annahme aus, daß den Eiern weibliche, den Pollenkörnern verschieden starke männliche Tendenz zukommt, begreifen. Ein Wechsel der Tendenz von weiblich zu männlich, oder umgekehrt, braucht nicht angenommen zu werden . . . . . 488

- Für Metazoen gelten jetzt vielfach andere Annahmen, veranlaßt vornehmlich durch Umstimmungen „parthenogenetischer Eier“ bei den Arthropoden, aus welchen sowohl Weibchen als auch Männchen hervorgehen . . . . . 488
- Tatsächlich handelt es sich aber bei dieser Erscheinung um diploide Eier, deren sexueller Umschlag sich etwa mit dem sexuellen Umschlag vergleichen läßt, den eine *Mercurialis annua*-Pflanzen erfährt, wenn sie Blüten des entgegengesetzten Geschlechts erzeugt . . . . . 489
- Die Geschlechtsbestimmung im Befruchtungsvorgang wird bei den Arthropoden wie bei den Metaphyten in die männlichen Geschlechtsprodukte verlegt . . . . . 489
- Eine Beziehung zu dem Vorgang zeigen dort aber besondere Gebilde der Zellkerne, die als Heterochromosomen bezeichnet werden . . . . . 489
- Bei der parthenogenetischen Entstehung männlicher Bienen, Hornissen, Ameisen, aus unbefruchteten haploiden Eiern, würde hingegen in der Tat eine Umstimmung des Geschlechts der Eier vorliegen, ein besonderer, abgeleiteter Fall wie die Haploidie der aus diesen Eiern hervorgehenden Tiere 490
- Immerhin beweisen diese Fälle, daß es Eier im Tierreich gibt, denen männliche Tendenz für ihre Weiterentwicklung zukommt . . . . . 491
- Auf die Chromosomenzahl der Eier wird in den unter Parthenogenesis bei Metazoen zusammengefaßten Erscheinungen in weiteren Untersuchungen zu achten sein. Die Zahl der Richtungkörper ist für die Beurteilung der Fälle an sich nicht entscheidend, wie denn oopogame Pflanzen, bei Anlage des Embryosacks, an den Teilungen, die sonst den Reduktionsvorgang begleiten, festhalten können . . . . 492
- Eier mit weiblicher und solche mit männlicher Tendenz sind im Tierreich auch dort gegeben, wo Eier von verschiedener Größe existieren, um einerseits Männchen, andererseits Weibchen zu bilden. Es sind das nicht allein „parthenogenetisch“ sich weiterentwickelnde Eier, sondern auch befruchtungsbedürftige, die somit die Bestimmung über das Geschlecht allein besitzen . . . . . 493
- Es ist anzunehmen, daß die sexuellen Bestimmungen, wie sie das Pflanzenreich aufweist, als primäre gelten müssen . 494

Die Mannigfaltigkeit der Entwicklungsvorgänge im Tierreich veranlaßte dort auch Abweichungen von den primären sexuellen Bahnen . . . . .	494
Als sekundäre Abweichung auf diesem Gebiet muß auch die Ausbildung dimorpher Samenfäden bei demselben Tiere gelten . . . . .	494
Weitere Begründung der Auffassung, daß die Mendelschen Spaltungsregeln auf die Geschlechtsbestimmung als solche keine Anwendung finden können . . . . .	495
Die Merkmale beider Geschlechter sind in den Kernen der Diöcisten wie der Hermaphroditen vertreten . . . . .	495
Zu Merkmalpaaren sind nicht sexuelle Merkmale verschiedener Geschlechter, sondern einander entsprechende Merkmale desselben Geschlechts verbunden . . . . .	496
Als solche folgen sie bei ihrer Spaltung der Mendelschen Regel . . . . .	496
Ob sie aber in Wirksamkeit treten sollen, darüber entscheidet bei Diöcisten eine besondere Potenz, die sexuelle . . .	496
Aus dem Verhalten der Arthropoden könnte man folgern, daß diese Potenz an einen bestimmten Stoff geknüpft ist. Bei den Pflanzen fehlen hierfür die Anknüpfungspunkte . .	496
Nach E. B. Wilson könnte es sich bei einer stofflichen Be- stimmung über das Geschlecht, nicht um die Menge des in Betracht kommenden Stoffes, sondern nur um seine Qualität handeln, eine Auffassung, der ich zustimme . .	497
Nach Th. Boveri entscheidet hingegen über die Weiblichkeit ein Mehr an Chromatin in dem befruchteten Ei . . .	497
Die sexuelle Auslösung umfaßt bei höher organisierten Wesen eine ganze Summe sekundärer sexueller Merkmale . . .	497
Auch bei reiner Trennung der beiden Geschlechter während der Reduktionsteilung der Sporenmutterzellen diöcischer Moose werden die sexuellen Merkmale der beiden Ge- schlechter nicht voneinander getrennt, sind vielmehr in den haploiden Kernen der männlichen wie der weiblichen Pflänzchen vertreten. Es stellen sich demgemäß ausnahms- weise die Merkmale des einen Geschlechts bei dem andern ein	499
Auch die sexuellen Scheidungen im Soma monöcischer Moose verhindern es nicht, daß Geschlechtsorgane gelegentlich auftreten, die halb Antheridien und halb Archegonien sind	500

Dementsprechend schließen es die sexuellen Scheidungen in dem diploiden Sporophyt heterosporer Filicoiden und Phanerogamen nicht aus, daß Makrosporen bzw. Embryosäcke in den Mikrosporangien, bzw. Pollenfächern, Pollenkörner in Samenanlagen erzeugt werden . . . . .	501
Das vermochten selbst experimentelle Eingriffe in manchen Fällen zu bewerkstelligen . . . . .	501
Da sexuelle Scheidungen sich bei hermaphroditen Wesen im Soma vollziehen, so geht daraus hervor, daß sie nicht auf Spaltung von Merkmalpaaren beruhen können, da diese schlechterdings an die Reduktionsteilung gebunden sind .	502
Die Phylogenie der Geschlechtsprodukte . . . . .	503
Die sexuelle Stimmung der Geschlechtsprodukte . . . . .	503
Die sexuelle Differenzierung muß der Reduktionsteilung vorausgehen, der Hermaphroditismus daher unter allen Umständen phylogenetisch älter sein, da die Diöcie erst die Folge der Verbindung der sexuellen Scheidungen mit der Reduktionsteilung ist . . . . .	503
Die Differenzierung der Gameten in verschieden ausgestaltete Spermatozoen und Eier, veranlaßt eine Verschiedenheit ihrer Behälter. Dann kommen die sekundären sexuellen Merkmale hinzu . . . . .	505
Zunächst hatte die sexuelle Tendenz nur über die Chemotaxis der zu vereinigenden Gameten zu entscheiden, dann auch über alle zur Sexualität gehörenden Merkmale . . . . .	505
Besonders gewann das Gebiet der sekundären sexuellen Merkmale im Tierreich eine weite Ausdehnung . . . . .	505
Lehrreich sind die Fälle, wo Polymorphismus sich dazu gesellte . . . . .	506
Versuche, das Geschlecht diöcischer Organismen experimentell zu beeinflussen . . . . .	506
Theoretisch ist der Erfolg möglich . . . . .	507
Eine entsprechende Beeinflussung der Kerne embryonaler Gewebe wäre hierzu notwendig . . . . .	507

Bonn, Ende Juli 1910.

## Figuren-Erklärung.

Als Fixierungsmittel dienten Chromosmiumessigsäure, oder Chromosmiumsäure, oder Alkohol-Eisessig. Die Färbungen wurden mit Eisenhämatoxylin, oder Safranin-Gentiana-Orange oder Malachitgrün-Säurefuchsin, oder Karmin-Lichtgrün ausgeführt.

Die Figuren 1—39 beziehen sich auf *Melandryum rubrum*.

Fig. 1—10 aus Pollenmutterzellen. Fig. 11—13 aus jungen Pollenkörnern, Fig. 14 u. 15 reife Pollenkörner, Fig. 16 ihr Inhalt.

## Tafel IX.

- Fig. 1. Reduktionsspindel in Seitenansicht. Vergr. 1600.  
 Fig. 2. Die Kernplatte einer solchen Reduktionsspindel in Polansicht. Vergr. 1600.  
 Fig. 3, 4. Beginnende Trennung der die Gemini bildenden Chromosomen. Vergrößerung 1600.  
 Fig. 5. Anaphase der Reduktionsteilung. Vergr. 1600.  
 Fig. 6. Ein Tochterkern in Polansicht. Vergr. 1600.  
 Fig. 7. Die homöotypische Teilung. Kernspindel in Seitenansicht und Kernplatte in Polansicht. Vergr. 1600.  
 Fig. 8. Die Kerntetrade vor Bildung der Scheidewände. Vergr. 1600.  
 Fig. 9. Die junge Tetrade mit bereits abgerundeten Pollenkörnern. Vergr. 1600.  
 Fig. 10. Teil eines jungen Pollenkorns mit generativer Zelle und vegetativem Kern. Vergr. 1600.  
 Fig. 11 und 12. Die Nukleoli des generativen und vegetativen Kerns ebensolcher Pollenkörner. Vergr. 1600.  
 Fig. 13 bis 15. Reife Tetraden frei aneinander liegender, einer Pollenmutterzelle entstammender Pollenkörner. Vergr. 400.  
 Fig. 16. Die beiden generativen Zellen und der vegetative Kern an einem reifen Pollenkorn. Vergr. 1600.

Fig. 17 bis 24 Embryosackmutterzelle, Fig. 25 bis 28 Embryosack,

Fig. 29 bis 33 Befruchtungsvorgang und Keimanlage.

Fig. 17 bis 19. Prophasen im Reduktionskern einer Embryosackmutterzelle. Vergrößerung 1600.

- Fig. 20. Diakinese im Reduktionskern der Embryosackmutterzelle. Vergr. 1600.  
 Fig. 21. Kernspindel mit Reduktionskernplatte. Vergr. 1600.  
 Fig. 22. Anaphase der Reduktionsteilung. Vergr. 1600.  
 Fig. 23. Dieser Teilungsschritt vollendet. Vergr. 1600.  
 Fig. 24. Die homöotypische Kernspindel in der unteren Tochterzelle. Der Kern der oberen Tochterzelle im Stadium der Diakinese verharrend. Vergr. 1600.  
 Fig. 25. In *a* Embryosackanlage, ihre Schwesterzellen verdrängend. Vergr. 400.  
 In *b* der Kern der Embryosackanlage. Vergr. 1600.  
 Fig. 26. Embryosackanlage mit zwei Kernen. Vergr. 1600.  
 Fig. 27. Junger Eiapparat. Vergr. 1600.

## Tafel X.

- Fig. 28. Reifer Eiapparat, unter ihm der sekundäre Embryosackkern. Vergr. 1600.  
 Fig. 29 bis 32. Spermakern und Eikern in aufeinanderfolgenden Stadien der Vereinigung. Vergr. 1600.  
 Fig. 33. Zweizellige Keimanlage. Vergr. 1600.

## Fig. 34 bis 39 aus Wurzelquerschnitten.

Fig. 34. Teil eines Wurzelquerschnitts. Weibliche Pflanze. Vergr. 400.

Fig. 35 und 36. Kernplatten aus einem Wurzelquerschnitt. Weibliche Pflanze. Vergr. 1600.

Fig. 37 bis 39. Kernplatten und Kernspindel aus einem Wurzelquerschnitt. Männliche Pflanze. Vergr. 1600.

Die Figuren 40 bis 49 beziehen sich auf *Cannabis sativa*.

## Fig. 40 bis 47 aus Pollenmutterzellen.

Fig. 40 und 41. Reduktionskernspindeln in Seitenansicht. Vergr. 1600.

Fig. 42. Reduktionskernplatte schräg von oben. Vergr. 1600.

Fig. 43. Reduktionskernplatte etwas schräg von der Seite. Vergr. 1600.

Fig. 44. Beginn der Anaphase der Reduktionsteilung. Vergr. 1600.

Fig. 45. Fortgeschrittene Anaphase. Vergr. 1600.

Fig. 46. In *a* die obere, in *b* die untere der beiden Tochteranlagen, die aus der Reduktionsteilung hervorgingen. Die Achse der Teilungsfigur stand senkrecht. Vergr. 1600.

Fig. 47. Die Kerntetrade vor Anlage der Scheidewände. Vergr. 1600.

## Fig. 48 und 49 aus Wurzelquerschnitten.

Fig. 48. Kernplatte, in Polansicht aus der Wurzelrinde einer männlichen Pflanze. Vergr. 1600.

Fig. 49. Kernplatte in Polansicht aus der Wurzelrinde einer weiblichen Pflanze. Vergr. 1600.

Die Figuren 50 bis 56 beziehen sich auf *Mercurialis annua*.

## Fig. 50 bis 53 Pollenmutterzelle und junges Pollenkorn.

Fig. 50. Reduktionskernspindel in Seitenansicht. Vergr. 1600.

Fig. 51. Reduktionskernplatte in Polansicht. Vergr. 1600.

Fig. 52. Vorgerückte Anaphase der Reduktionsteilung in schräger Ansicht. Vergrößerung 1600.

Fig. 53. Junges Pollenkorn nach Anlage der generativen Zelle. Vergr. 1600.

## Fig. 54 bis 56 aus Wurzelquerschnitten.

Fig. 54 und 55. Kernplatten in Polansicht aus der Wurzel einer weiblichen Pflanze. Vergr. 1600.

Fig. 56. Kernplatte in Polansicht aus der Wurzel einer männlichen Pflanze. Vergrößerung 1600.

Die Figur 57 bezieht sich auf *Bryonia dioica*.

Fig. 57. Eben angelegte Pollentetrade. Vergr. 1600.





1.



2.



3.



4.



8.



9.



10.



15.



16.



17.



18.



22.



23.



24.



5.



6.



7.



11.



13.



14.



12.



19.



20.



21.



26.



27.







28a.

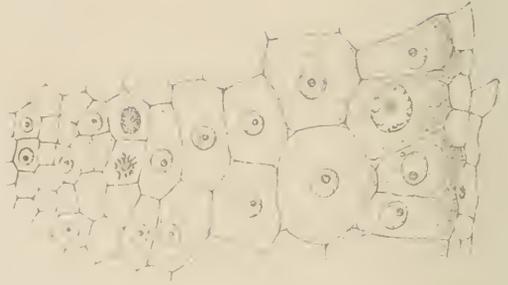


28b.

29.



33.



34.



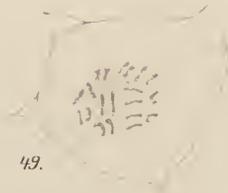
43.



44.



45.



49.



50.



51.



52.



53.



54.



31.



32.



36.



37.



38.



40.



41.



42.



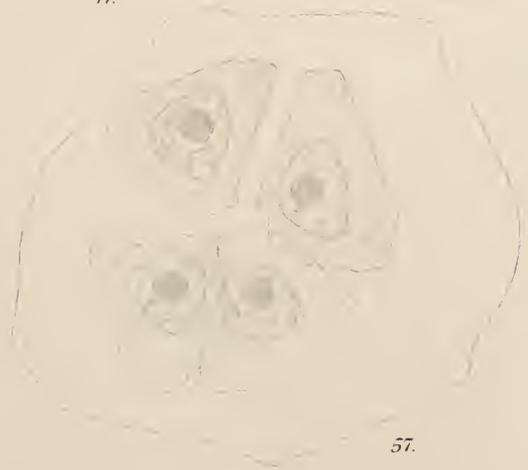
47.



48.

46a.

b.



57.