

Die Vermeidung der Selbstbefruchtung im Pflanzenreich.

Von

Dr. Karl Fritsch.

Vortrag, gehalten im Naturwissenschaftlichen Verein für Steiermark
am 25. Oktober 1913.

Wenn man die Geschlechtsverhältnisse der höher entwickelten Pflanzen mit jenen der höheren Tiere vergleicht, so fällt ein auffallender Unterschied sofort in die Augen: bei allen höheren Tieren (Wirbeltieren, Insekten u. a.) finden wir männliche und weibliche Individuen stets getrennt, während bei den Blütenpflanzen eine derartige Trennung nur bei verhältnismäßig wenigen Gattungen vorkommt. Die meisten Blütenpflanzen haben bekanntlich Zwitterblüten, d. h. die männlichen und die weiblichen Fortpflanzungsorgane, die Staubblätter und die Fruchtblätter finden sich unmittelbar nebeneinander. Daraus ergibt sich die Konsequenz, daß bei den höheren Tieren zur Erzeugung von Nachkommen stets zwei Individuen notwendig sind, ein befruchtendes (männliches) und ein zu befruchtendes (weibliches), während bei den meisten Blütenpflanzen, theoretisch wenigstens, jedes Individuum für sich allein zur geschlechtlichen Fortpflanzung befähigt ist.

In der Tat wird man bei Betrachtung der meisten Zwitterblüten den Eindruck haben, daß der in den Antheren ausgebildete Pollen sehr leicht auf die meist in unmittelbarer Nähe befindliche Narbe fallen kann. Man würde daher geneigt sein, die Selbstbestäubung (Autogamie) für die Regel zu halten, wenn nicht schon längst zahlreiche Tatsachen bekannt wären, welche das Gegenteil beweisen. Linné glaubte noch, daß zwittrige Blüten stets durch Selbstbestäubung befruchtet werden. Heute wissen wir, daß die Autogamie zwar tatsächlich nicht gerade selten vorkommt, daß aber die Fremdbestäubung (Allogamie),

d. h. die Bestäubung der Narbe mit dem Pollen einer anderen Blüte, weitaus vorherrscht.

Die Einrichtungen, welche die Pflanzen besitzen, um die Autogamie zu verhindern oder doch wenigstens die Allogamie wahrscheinlicher zu machen, sind sehr mannigfach. Wir wollen die wichtigsten derselben kennen lernen und erst nachher, am Schlusse der Ausführungen, die Frage berühren, welche Bedeutung der so auffälligen Bevorzugung der Fremdbestäubung zukommt.

Wir wollen bei unseren Betrachtungen von denjenigen Pflanzen ausgehen, bei welchen eine Autogamie wegen der **räumlichen** Trennung der Geschlechter überhaupt unmöglich ist. Das ist bei denjenigen Pflanzen der Fall, welche in dem bekannten künstlichen Pflanzensystem von Linné die XXI. und XXII. Klasse bilden, bei den Monoecia oder einhäusigen und den Dioecia oder zweihäusigen Blütenpflanzen.

Die dioecischen Pflanzen verhalten sich wie die höheren Tiere. Es gibt nur rein männliche und rein weibliche Individuen, weil die Blüten eines jeden Individuums stets alle nur die Organe des einen Geschlechtes enthalten. Die bekanntesten Beispiele bieten die Gattungen *Salix* (Weide), *Populus* (Pappel), *Cannabis* (Hanf), *Humulus* (Hopfen). Bei allen diesen Pflanzen ist von vornherein nur die Bestäubung der Narben mit dem Pollen eines anderen Individuums möglich, d. i. Fremdbestäubung im engeren Sinne (Xenogamie).¹ Daß diese Xenogamie häufig durch den Wind besorgt wird, der die spezifisch leichten Pollenkörner in Massen entführt, können wir bei unseren Pappeln beobachten. In anderen Fällen, wie bei den Weiden, erfolgt die Bestäubung durch Insekten.

Die monoecischen Pflanzen haben zwar gleichfalls nur eingeschlechtige Blüten, aber stets beiderlei Blüten an demselben Individuum. Die Individuen sind also sämtlich zweigeschlechtig und untereinander gleich. Bekannte Beispiele sind *Zea* (Mais), *Betula* (Birke), *Quercus* (Eiche), *Juglans* (Nußbaum),

¹ Xenogamie und Geitonogamie sind die zwei von Kerner unterschiedenen Fälle der Allogamie (Fremdbestäubung im weiteren Sinne). Die Erklärung der Geitonogamie erfolgt bei Besprechung der einhäusigen Pflanzen.

Corylus (Haselstrauch) und die Mehrzahl unserer Nadelhölzer. Autogamie ist auch bei diesen Pflanzen unmöglich, weil sie keine Zwitterblüten haben. Hingegen kommt Allogamie in zwei Formen vor: entweder als Xenogamie, wie bei den zweihäusigen Pflanzen, oder als Nachbarbestäubung (Geitonogamie), d. h. Bestäubung der Narben mit dem Pollen einer anderen Blüte desselben Individuums. Da die Bestäubung bei allen oben genannten Gattungen durch den Wind erfolgt,¹ so wird je nach der Größe und Entfernung der einzelnen Individuen bald die eine, bald die andere Form der Allogamie vorherrschen.

Ganz eigenartig sind die Geschlechtsverhältnisse des Feigenbaumes (*Ficus*). Schon seit den ältesten Zeiten unterscheidet man von dem seiner Früchte wegen in den Mittelmeerländern überall kultivierten echten Feigenbaum (*Ficus carica* L.) einen männlichen („*Caprificus*“) und einen weiblichen („*Ficus*“). Die Verhältnisse komplizieren sich aber bei *Ficus* dadurch, daß es außer den fruchtbaren weiblichen Blüten auch noch verkümmerte weibliche Blüten gibt, die man als „Gallenblüten“ bezeichnet, weil sie durch den Stich und die Eiablage eines kleinen Insektes (der Feigenwespe, *Blastophaga grossorum*) zu Gallen werden.² Erst in neuester Zeit wurde durch Tschirch³ und Ravasini festgestellt, daß der wildwachsende Feigenbaum sich wesentlich anders verhält, indem er nicht dioecisch, sondern monoecisch ist. Er entwickelt im Verlaufe eines jeden Jahres dreierlei Blütenstände: solche mit männlichen und Gallenblüten („*profichi*“), solche mit fruchtbaren weiblichen Blüten („*fichi*“) und endlich solche, welche nur Gallenblüten enthalten („*mamme*“). Die Bestäubung wird bekanntlich durch die Feigenwespe bewirkt.

Die dioecischen und die monoecischen Pflanzen sind die einzigen, bei welchen infolge der räumlichen Trennung der Geschlechter Autogamie von vorneherein ausgeschlossen ist. (Von

¹ Es gibt auch viele monoecische Pflanzen, die von Insekten bestäubt werden, wie z. B. zahlreiche Araceen, ferner die Gattungen *Cucurbita* (Kürbis) und *Cucumis* (Gurke). Auch die Insekten können natürlich sowohl Geitonogamie als auch Xenogamie bewirken.

² Näheres findet man in Kerners „Pflanzenleben“, 2. Aufl., II. Bd., Seite 143—146.

³ Tschirch, Die Feigenbäume Italiens etc. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, XXIX, S. 83—96 (1911).

dem Umstande, daß bei manchen dieser Pflanzen manchmal als Abnormität Zwitterblüten vorkommen, kann hier wohl abgesehen werden.)

Nun haben wir aber noch jene Pflanzen zu besprechen, welche im Linnéschen System die XXIII. Klasse bilden, die Polygamia oder vielehigen Blütenpflanzen. Diese zeichnen sich dadurch aus, daß sie zwar Zwitterblüten besitzen, neben diesen aber auch eingeschlechtige Blüten. Zur näheren Kenntnis dieser biologischen Gruppe hat namentlich Darwin viel beigetragen; er und mehrere neuere Forscher haben festgestellt, daß die Zahl der polygamen Arten ganz bedeutend größer ist, als man früher glaubte. In mehreren großen Pflanzenfamilien, wie z. B. den Umbelliferen und Compositen, ist die Polygamie eine außerordentlich verbreitete Erscheinung.

Nach der Verteilung der verschiedenen Blütenformen lassen sich der Hauptsache nach folgende Fälle unterscheiden:

1. Androdioecie. Es gibt zweierlei Individuen: die einen haben durchwegs Zwitterblüten, die anderen durchwegs männliche Blüten. Weibliche Blüten fehlen. Beispiel: *Dryas octopetala* L.

2. Gynodioecie. Es gibt zweierlei Individuen: die einen haben durchwegs Zwitterblüten, die anderen durchwegs weibliche Blüten. Männliche Blüten fehlen. Diese Erscheinung ist besonders bei Labiaten häufig, wo die weiblichen Blüten meist sofort durch kleinere Korollen auffallen (z. B. bei *Salvia pratensis* L.).

3. Trioecie. Es gibt dreierlei Individuen, solche mit Zwitterblüten, solche mit männlichen und solche mit weiblichen Blüten; so bei einigen kultivierten *Fragaria*-Sorten (Garten-erdbeeren).

4. Andromonoecie. An jedem Individuum findet man zweierlei Blüten: zwittrige und männliche. Weibliche Blüten fehlen. Diese Erscheinung zeigen zahlreiche Umbelliferen, z. B. *Pastinaca sativa* L.

5. Gynomonoecie. An jedem Individuum findet man zweierlei Blüten: zwittrige und weibliche. Männliche Blüten fehlen. Hieher gehören viele Compositen, namentlich solche mit zungenförmigen Randblüten („Strahlblüten“) und röhrigen Scheibenblüten, wie *Arnica*, *Bellis*, *Chrysanthemum*. Bei diesen

und vielen anderen Gattungen sind die Scheibenblüten zwittrig, die Randblüten aber weiblich.

6. Coenomonoece. An jedem Individuum findet man dreierlei Blüten: zwittrige, männliche und weibliche. Als Beispiel sei die Gattung *Parietaria* erwähnt.

August Schulz, der sich mit eingehenden Studien über die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen beschäftigt hat, fand, daß viele Pflanzen in dieser Hinsicht sehr variabel sind. Eine Pflanze, welche in einer Gegend gynodioecisch ist, erweist sich anderswo als gynomonoeisch; eine andere ist bald androdioecisch, bald andromonoecisch, oder es kommen sogar noch mehr Arten der Geschlechterverteilung bei derselben Art vor. Für diese Erscheinung hat Löw den Ausdruck *Pleogamie* vorgeschlagen; sie ist außerordentlich häufig, kommt z. B. bei vielen Arten der Gattungen *Dianthus*, *Geranium* und *Rubus* vor. Bei *Fraxinus excelsior* L., unserer gemeinen Esche, gibt es sogar sieben Arten von Individuen: rein männliche, rein weibliche, rein zwittrige, solche mit männlichen und weiblichen, zwittrigen und männlichen, zwittrigen und weiblichen, endlich mit dreierlei Blüten. Manche Eschenbäume verhalten sich sogar in verschiedenen Jahren ungleich.¹

In diesem Zusammenhange muß auch der scheinzwittrigen Blüten gedacht werden. Diese Blüten enthalten sowohl Staubblätter als auch Fruchtblätter, so daß sie morphologisch als Zwitterblüten aufgefaßt werden müssen. Physiologisch sind sie aber eingeschlechtig, indem entweder die Antheren keinen keimfähigen Pollen produzieren oder die Samenanlagen konstant fehlschlagen. Ja, es gibt alle Übergänge von rein zwittrigen Blüten zu den rein eingeschlechtigen, indem die Organe des anderen Geschlechts immer mehr und mehr verkümmern und schließlich ganz verschwinden. Beim Huflattich (*Tussilago farfara* L.) sind die Strahlblüten des Köpfchens weiblich, die Scheibenblüten scheinzwittrig. Da sich Früchte stets nur aus den weiblichen Strahlblüten entwickeln, sind die Scheibenblüten der Funktion nach also rein männlich. Die Pflanze ist also eigentlich monoecisch, während sie sich nach morphologischer Untersuchung ihrer Blütenköpfchen als gynomonoeisch darstellt.

¹ Vgl. A. Schulz, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Blüten, II. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, 1892, S. 401 ff.

Alle diese Erscheinungen, Polygamie, Pleogamie und das Auftreten scheinzwittriger Blüten sind vom phylogenetischen Standpunkt als Zwischenstufen von der Zweigeschlechtigkeit zur Eingeschlechtigkeit der Blüte aufzufassen. Wir kennen also zahlreiche Pflanzen, die im Begriffe sind, ihre Zwitterblüten langsam zu verlieren und nach und nach monoecisch oder dioecisch zu werden. Bei manchen Arten ist dieser Entwicklungsprozeß schon beendet; sie erscheinen uns rein eingeschlechtlich und Zwitterblüten tauchen bei ihnen nur hier und da als Rückschlagserscheinungen auf (Salix).¹

Wir haben also jetzt die Erfahrung gewonnen, daß die räumliche Trennung der Geschlechtsorgane, d. h. ihre Verteilung auf verschiedene Individuen oder doch auf verschiedene Blüten desselben Individuums, bei sehr vielen Pflanzen vorkommt, auch oft bei solchen, deren Blüten gewöhnlich schlechtweg als „zwittrig“ bezeichnet werden. Hiedurch ergibt sich schon eine recht wesentliche Einschränkung der Autogamie. Wir werden nun aber noch weiter sehen, daß auch die echten Zwitterblüten, welche also vollkommen funktionierende Sexualorgane beiderlei Art enthalten, in sehr vielen Fällen durch mannigfache Einrichtungen der Allogamie zugeführt werden.

In allererster Linie kommt hiebei eine schon sehr lange bekannte Erscheinung in Betracht: die **zeitliche** Trennung der Geschlechter oder Dichogamie. Diese außerordentlich verbreitete Eigentümlichkeit besteht darin, daß die männlichen und die weiblichen Organe der Blüte nicht zu derselben Zeit ihre Reife erlangen. Entweder öffnen sich die Antheren zuerst und entleeren ihren Pollen zu einer Zeit, in welcher die Narbe derselben Blüte noch nicht empfängnisfähig ist (Proterandrie), oder die Narbe erlangt zuerst ihre Reife und die Antheren öffnen sich später (Proterogynie). Wir nennen die Proterandrie eine vollkommene, wenn die Narbe erst nach dem vollständigen Verstäuben der Antheren reif wird; ebenso sprechen wir von vollkommener Proterogynie, wenn zur Zeit des Aufspringens der Antheren die Narbe schon verschrumpft ist,

¹ Die schwierige Frage, ob alle eingeschlechtigen Blüten, auch die der Gymnospermen, auf Zwitterblüten zurückzuführen sind, soll hier unerörtert bleiben.

so daß sie gar keinen Pollen mehr aufnehmen kann. Auffallend proterandrisch sind die meisten Caryophyllaceen, Umbelliferen und Compositen, die Gattungen *Campanula*, *Saxifraga*, *Digitalis*, *Aconitum* u. a. Proterogyn sind viele Rosaceen und Solanaceen, *Ulmus*, *Plantago*, *Clematis*, *Berberis* u. a. Allerdings ist in der Mehrzahl der Fälle die Dichogamie eine unvollkommene.

Der Begriff „Dichogamie“ wurde schon von Sprengel geprägt. In seinem klassischen Werke „Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen“ (1793) schreibt er (S. 43): „Da sehr viele Blumen getrennten Geschlechts und wahrscheinlich wenigstens ebensoviele Zwitterblumen Dichogamisten sind: so scheint die Naturen nicht haben zu wollen, daß irgend eine Blume durch ihren eigenen Staub befruchtet werden solle.“¹ In der Tat ist bei vollkommener Dichogamie die Autogamie unmöglich, insbesondere bei vollkommener Proterogynie, während bei vollkommener Proterandrie immerhin die Möglichkeit besteht, daß zur Zeit der Narbenreife noch herausgefallener Pollen vorhanden ist. Bei unvollkommener Dichogamie ist in einem gewissen Stadium des Blühens Selbstbestäubung möglich; aber bei proterogynen Blüten wird in der Regel die Narbe schon mit fremdem Pollen belegt sein, wenn der eigene aus den Antheren tritt. Bei unvollkommen proterandrischen Blüten scheint allerdings die Gefahr sehr groß zu sein, daß die eben aufbrechende Narbe zu allererst vom eigenen Pollen bestäubt wird. Wir werden aber noch andere Einrichtungen kennen lernen, welche das in vielen Fällen verhindern.

Bisher haben wir uns mit allen jenen Erscheinungen beschäftigt, welche eine gänzliche oder teilweise Trennung der Geschlechter, sei es in räumlicher oder in zeitlicher Beziehung, bewirken. Aber auch die homogamen² Zwitterblüten besitzen noch mancherlei Eigentümlichkeiten, welche, oft in ganz raffinierter Weise, die Autogamie verhindern oder doch wenigstens die Allogamie weit wahrscheinlicher machen. Diese Eigentümlichkeiten finden sich oft auch mit teilweiser Trennung der Ge-

¹ Die Sperrung dieses Satzes rührt von mir her.

² Homogam nennt man jene Blüten, welche nicht dichogam sind, bei welchen also beiderlei Sexualorgane gleichzeitig funktionsfähig werden.

schlechter kombiniert, so z. B. bei den Zwitterblüten vieler polygamen oder pleogamen Pflanzen und bei Arten mit unvollkommener Dichogamie.

Hier muß vor allem einer schon lange bekannten Einrichtung gedacht werden, welche man als Heterostylie bezeichnet. Sehr bekannt ist die Heterostylie der *Primula*-Arten. Es gibt zweierlei Blüten: solche mit langem Griffel, deren Antheren ziemlich tief unten in der Röhre der Blumenkrone befestigt sind, und solche mit kurzem Griffel, deren Antheren ganz oben am Schlunde der Blumenkrone stehen. Diese heterostylen Pflanzen hat Darwin sehr genau studiert; aus den Ergebnissen seiner Studien möchte ich hier einiges mitteilen.

Um zunächst bei *Primula* zu bleiben, muß vor allem die durch Darwin festgestellte Tatsache Erwähnung finden, daß bei den beiden Blütenformen nicht nur die Länge des Griffels und die Stellung der Antheren eine verschiedene ist, sondern daß auch der Bau der Narbe und die Größe und Gestalt der Pollenkörner für jede der beiden Formen konstant ist. Die langgriffeligen Blüten haben eine kugelige Narbe mit stark verlängerten Papillen, die kurzgriffeligen aber eine breitgedrückte Narbe mit viel kleineren Papillen. Die Pollenkörner der langgriffeligen Blüten sind länglich, jene der kurzgriffeligen Blüten fast kugelig und um die Hälfte größer.¹

Darwin begnügte sich nicht mit der Feststellung dieser Tatsachen, sondern er führte zahlreiche Experimente aus, um zu erfahren, wie es sich mit der Fruchtbarkeit der Primeln bei Bestäubung mit dem Pollen der beiden Formen verhält. Es ergab sich immer dasselbe Resultat: die Zahl der gut entwickelten Kapseln und das Gewicht der in ihnen enthaltenen Samen war stets erheblich kleiner, wenn die Narbe mit dem Pollen derselben Blütenform (eines anderen Individuums!) bestäubt wurde, als wenn der Pollen der zweiten Form verwendet wurde. Wurde die „gleichartige“ Bestäubung durch mehrere Generationen fortgesetzt, so wurde die Fruchtbarkeit immer noch

¹ In dem bekannten „Handbuch der Blütenbiologie“ von P. Knuth sind in der Fig. 3 (Bd. I, S. 56) die „Größenverhältnisse der Pollenkörner“ von *Primula vulgaris* Huds. verkehrt angegeben! (In der Fig. 335, Bd. II, 2, S. 312, verbessert!)

geringer. Man sieht also, daß der Pollen der kurzgriffeligen Form entschieden für die Narbe der langgriffeligen Form bestimmt ist, womit auch seine Größe im Vergleich zur Länge der Narbenpapillen übereinstimmt, und umgekehrt. Jedoch kann auch der Pollen derselben Form Befruchtung bewirken.

In der freien Natur wird die Bestäubung der Primeln durch Insekten besorgt, welche ihren Rüssel in die Kronröhre einführen, um den im Blütengrunde ausgeschiedenen Honig zu saugen. Die Kronröhre ist so eng, daß hierbei ein Anstreifen des Rüssels an Antheren und Narbe unvermeidlich ist. Da nun in der kurzgriffeligen Blüte die Narbe dort steht, wo sich in der langgriffeligen die Antheren befinden, und umgekehrt, so lehrt eine einfache Überlegung, daß die Insekten in der Regel den Pollen auf der Narbe der anderen Blütenform ablagern werden. Da jedes Individuum konstant nur eine und dieselbe Art von Blüten hervorbringt, so ist das eine sehr raffinierte Einrichtung, welche nicht nur die Autogamie, sondern auch die Geitonogamie zu Gunsten der Xenogamie unwahrscheinlich macht, ohne sie ganz auszuschließen.

Die eben besprochene Heterostylie findet sich außer bei *Primula* auch sonst noch nicht selten, so unter den *Primulaceen* bei *Hottonia* und *Douglasia*, unter den *Borraginaceen* bei *Pulmonaria*, dann bei vielen *Rubiaceen*, bei zahlreichen Arten von *Linum* und *Oxalis*, beim Buchweizen (*Fagopyrum sagittatum* Gilib.) u. a. m. In allen diesen Fällen gibt es, so wie bei *Primula*, nur zwei Blütenformen, eine langgriffelige und eine kurzgriffelige (*Dimorphismus*). Seltener ist das Auftreten von drei verschiedenen Blütenformen (*Trimorphismus*), welches von Darwin bei unserem gemeinen Weiderich (*Lythrum salicaria* L.) studiert wurde.

Lythrum salicaria besitzt bekanntlich in jeder Blüte zwölf Staubblätter, von welchen sechs bedeutend länger sind als die anderen. Es gibt nun drei sehr leicht zu unterscheidende Blütenformen: eine langgriffelige, eine mittelgriffelige und eine kurzgriffelige. Bei der langgriffeligen Form ragt der Griffel weit über alle Staubblätter hinaus; die sechs längeren Staubblätter treten aus der Blüte heraus, während die sechs kürzeren in ihr verborgen sind. Bei der mittelgriffeligen Form haben die

sechs längeren Staubblätter dieselbe Länge wie der Griffel bei der langgriffeligen Form, der Griffel dagegen umgekehrt dieselbe Länge wie die längeren Staubblätter bei der langgriffeligen Form. Die sechs kürzeren Staubblätter sind auch bei der mittelgriffeligen Form in der Blüte verborgen. Hingegen treten bei der kurzgriffeligen Form alle zwölf Staubblätter aus der Blüte heraus: die längeren ebenso weit wie bei der mittelgriffeligen Form, die kürzeren so weit wie die längeren bei der langgriffeligen Form. Der Griffel ist bei der kurzgriffeligen Form in der Blüte verborgen und die Narbe steht gerade dort, wo sich bei den beiden anderen Formen die Antheren der kürzeren Staubblätter befinden. Als besondere Merkwürdigkeit muß noch angeführt werden, daß die längeren Staubblätter bei der mittelgriffeligen und bei der kurzgriffeligen Form rosenrote Filamente und grünen Pollen haben, während an allen anderen Staubblättern (also an den längeren der langgriffeligen Form und an den kürzeren aller drei Formen) die Filamente weißlich sind, während der Pollen gelb ist. Narben und Pollenkörner weisen ähnliche Unterschiede auf wie bei den Primeln.

Dieser Trimorphismus von *Lythrum* ist also eine wesentlich kompliziertere Erscheinung als der Dimorphismus der Primeln. Es gibt hier dreierlei Staubblatt-Typen: kurze, mittellange und ganz lange, von denen immer je zwei in einer Blütenform vorkommen. Ebenso gibt es dreierlei Griffel-Typen. Die von Darwin durchgeführten Experimente haben auch hier ergeben, daß vollkommene Fruchtbarkeit nur dann zu erzielen ist, wenn man den Pollen der ganz langen Staubblätter (gleichgültig, ob aus einer mittelgriffeligen oder aus einer kurzgriffeligen Blüte) auf die Narbe der langgriffeligen Form, den Pollen mittellanger Staubblätter auf die Narbe der mittelgriffeligen Form oder den Pollen ganz kurzer Staubblätter auf die Narbe der kurzgriffeligen Form bringt. Alle anderen Bestäubungen ergaben eine geringere Fruchtbarkeit, manche sogar überhaupt keine Früchte. Selbstverständlich liegt auch bei *Lythrum* die Sache so, daß Insekten die Bestäubung besorgen, welche dann stets mit demselben Körperteil die Narbe berühren, mit welchem sie in einer anderen Blüte die in gleicher Lage befindlichen Antheren gestreift haben.

Obschon die Zahl der Pflanzenarten, bei welchen durch räumliche oder zeitliche Trennung der Geschlechter oder durch Heterostylie die Autogamie teils ganz ausgeschlossen, teils unwahrscheinlich gemacht wird, schon eine sehr beträchtliche ist, so bleibt doch noch eine sehr große Zahl von Blütenpflanzen übrig, die keine dieser Erscheinungen zeigen. Aber die wenigsten unter ihnen werden wirklich regelmäßig autogam befruchtet; die meisten besitzen irgend eine Eigentümlichkeit, welche die Autogamie verhindert. Sehr häufig ist die gegenseitige Lage der Sexualorgane in der Blüte eine derartige, daß der Pollen entweder überhaupt nicht auf die Narbe fallen kann oder daß dies wenigstens sehr unwahrscheinlich ist. Für diesen Blütenbau hat Axell die Bezeichnung *Herkogamie* vorgeschlagen.

Am vollkommensten ist die *Herkogamie* dann, wenn der Pollen überhaupt nicht von selbst aus den Antheren herausfällt. Das ist bei den Orchidaceen und Asclepiadaceen der Fall, wo die Pollenkörner zu wachsartigen Massen (*Pollinien*) verklebt sind, welche von den Insekten herausgehoben und auf die Narbe einer anderen Blüte übertragen werden. Aber auch bei Pflanzen, deren Pollen aus einzelnen freien Körnern besteht, haben die Antheren häufig eine solche Lage, daß der Pollen entweder überhaupt nicht oder höchstens kurz vor dem Verblühen auf die Narbe fallen kann. In sehr vielen Fällen ist der Griffel bedeutend länger als die Filamente (*Compositen*, *Campanula*, *Lonicera*) oder bei hängenden Blüten kürzer als diese (*Gramineen*). Bei *Iris* stehen die Antheren direkt unter den blattartigen Griffelästen; die empfängnisfähigen Stellen aber, die eigentlichen Narben, liegen höher oben an den Griffelästen, so daß der Pollen unmöglich von selbst dorthin gelangen kann.

Immerhin gibt es noch recht zahlreiche Pflanzen, in deren Zwitterblüten die Selbstbestäubung anscheinend außerordentlich leicht erfolgen kann. So ist das z. B. bei den *Cruciferen* der Fall, wo die längeren Staubblätter ihre Antheren oft in unmittelbarer Nähe der Narbe entleeren; ferner auch bei den *Papilionaten* (*Schmetterlingsblütlern*), deren Antheren schon in der Knospe innerhalb des Schiffchens aufspringen und den Pollen in der unmittelbaren Umgebung der Narbe ablagern. Aber nicht jede Selbstbestäubung bedeutet zugleich Selbstbefruchtung! Schon

Sprengel teilt mit, er habe einige Blüten von *Hemerocallis fulva* „mit ihrem eigenen Staub“ zu befruchten gesucht, aber keine einzige Frucht erhalten!

Heute wissen wir, daß die Selbststerilität, d. i. die Unwirksamkeit des Pollens auf der Narbe der eigenen Blüte, eine im Pflanzenreich verbreitete Erscheinung ist. Knuth führt im ersten Bande seines bekannten Handbuches der Blütenbiologie, welcher 1898 erschien, S. 42—45 eine stattliche Liste von selbststerilen Pflanzen an, welche mehr als 40 verschiedenen Familien angehören. Seither hat sich die Zahl der als selbststeril bekannten Pflanzenarten noch bedeutend vermehrt, obwohl die meisten Arten in dieser Hinsicht noch gar nicht untersucht worden sind.

Eine überraschende Erklärung hat in jüngster Zeit die schon lange bekannte Selbststerilität vieler Papilionaten gefunden. Schon Darwin hatte beobachtet, daß manche Papilionaten (darunter der Wiesenklée, *Trifolium pratense* L.) bei Ausschluß von Insekten gänzlich unfruchtbar sind. In neuerer Zeit hat Kirchner¹ durch planmäßige Versuche festgestellt, daß dies bei sehr vielen Vertretern dieser Pflanzengruppe der Fall ist. Nun hat aber Mönch² den Bau des Griffels und der Narbe zahlreicher Papilionaten untersucht und gefunden, daß sie alle eine Eigentümlichkeit gemeinsam haben, welche für einzelne Arten schon früher bekannt war. Die Narbenpapillen scheiden nämlich eine ölartige Substanz aus, durch welche zunächst die Kutikula abgehoben wird. Übt man nun auf die Narbe einen auch nur ganz leichten Druck aus, so zerreißt die Kutikula der Papillen und die Narbe verwandelt sich in einen Klumpen öliger Substanz. Es genügt die Berührung eines dünnen Insektenrüssels, welcher in das Schiffchen eindringt, vollkommen, um diese Desorganisation der Narbe herbeizuführen. Bringt man nun Pollenkörner auf eine solche zerriebene Narbe, so kommen sie direkt mit dem Zellsaft der Papillenzellen in Berührung; dies scheint zur Keimung der Pollenkörner notwendig

¹ O. Kirchner, Über die Wirkung der Selbstbestäubung bei den Papilionaceen. Naturw. Zeitschrift f. Land- u. Forstwirtschaft, III. (1905).

² C. Mönch, Über Griffel und Narbe einiger Papilionaceae. Beihefte zum Botan. Centralblatt, XXVII., 1. Abt. (1911).

zu sein. Mönch hat zwar nur mit vier bisher für selbststeril gehaltenen Papilionaten experimentiert; der Erfolg war aber bei allen vier Arten derselbe: sich selbst überlassen, waren sie steril, bei künstlicher autogamer Bestäubung mit einem Hölzchen, welches zugleich auch zum Zerreiben der Narbe diente, entwickelten sie meist normale Früchte.

Die Selbststerilität erstreckt sich gewöhnlich nicht nur auf die autogame, sondern auch auf die geitonogame Bestäubung. Also nicht nur der Pollen derselben Blüte, sondern meist auch der Pollen anderer Blüten desselben Individuums ist bei selbststerilen Pflanzen unwirksam. Hildebrand¹ experimentierte mit *Corydalis cava* und erhielt aus 75 xenogam bestäubten Blüten 67 Früchte, aus 26 geitonogam bestäubten nur 4, aus 27 autogam bestäubten gar keine, ebenso gar keine aus 57 sich selbst überlassenen Blüten (natürlich mit Ausschluß der Insekten!). Es zeigte sich also gänzliche Sterilität bei Autogamie und sehr geschwächte Fruchtbarkeit bei Geitonogamie. Später lieferte Jost² den Nachweis, daß auch *Corydalis cava* zu jenen Pflanzen gehört, deren Narbe einen ölartigen Stoff ausscheidet und erst nach dem Zerreiben das Eindringen der Pollenschläuche gestattet. Trotzdem drangen die Pollenschläuche bei autogamer Bestäubung auch nach dem Zerreiben der Narbe meist nur ein kleines Stückchen in den Griffel ein, ohne bis zur Fruchtknotenöhhlung vorzudringen, während bei xenogamer Bestäubung die Pollenschläuche rasch bis zu den Samenknospen gelangten. Hiemit stehen die aus der Untersuchung anderer Pflanzen gewonnenen Angaben Darwins in bestem Einklang, daß später auf die Narbe gebrachter fremder Pollen die Wirksamkeit des schon früher vorhandenen eigenen Pollens aufhob. Er belegte z. B. mehrere Narben einer langgriffeligen *Primula veris* reichlich mit Pollen von derselben Pflanze und fügte einen Tag später etwas Pollen einer kurzgriffeligen rotblühenden Gartenspielart hinzu. Alle aus diesen Blüten gewonnenen Samen lieferten rötlich blühende Pflanzen, so daß

¹ F. Hildebrand, Über die Notwendigkeit der Insektenhilfe bei der Befruchtung von *Corydalis cava*. Pringsh. Jahrb., V. (1866).

² L. Jost, Über die Selbststerilität einiger Blüten. Botan. Zeitung LXV. (1907).

jedenfalls keiner dieser Samen aus der Befruchtung mit dem eigenen Pollen hervorging.

Die Selbststerilität erstreckt sich aber oft nicht nur auf alle Blüten desselben Individuums, sondern auch auf alle jene Individuen, welche eine gemeinsame vegetative Abstammung haben, nämlich solche, welche aus Ablegern, Ausläufern oder Pfropfreisern eines und desselben Individuums hervorgegangen sind. In dieser Hinsicht ist also bei Experimenten große Vorsicht nötig! Wie sich die aus Samen gezogenen Nachkommen zweier Individuen gegenüber diesen Mutterpflanzen verhalten, hat in allerjüngster Zeit Correns¹ geprüft. Er fand, daß von den Nachkommen zweier Pflanzen von *Cardamine pratensis* L.² ein Viertel mit beiden elterlichen Pflanzen bei wechselseitiger Bestäubung Früchte lieferten, ein Viertel dagegen mit beiden steril war, während ein Viertel nur mit der pollenliefernden Elternpflanze (Vaterpflanze), ein Viertel dagegen nur mit der Mutterpflanze (von deren Samen sie abstammte) mit Erfolg gekreuzt werden konnte. Correns stellt sich vor, daß die Selbststerilität auf dem Vorhandensein irgendwelcher Stoffe beruht, welche die Entwicklung des Pollenschlauches im Griffel verhindern (Hemmungsstoffe). Je nachdem nun der Hemmungsstoff der Vaterpflanze oder jener der Mutterpflanze oder beide oder keiner von beiden auf das Tochterindividuum überging, verhält sich dieses bei kreuzweiser Bestäubung mit seinen Elternpflanzen. Ebenso sind dann die Tochterpflanzen untereinander teilweise fruchtbar, teilweise steril.

Zwischen Selbststerilität und Selbstfertilität gibt es alle Übergänge. Schon Darwin hatte für viele Pflanzen den Nachweis erbracht, daß der Samenertrag bei Selbstbestäubung erheblich geringer ist als bei Fremdbestäubung, sowie auch, daß die durch Allogamie erzeugten Nachkommen lebenskräftiger und fruchtbarer waren als die aus autogamer Bestäubung hervorgegangenen.

Aus allen diesen Darlegungen geht mit voller Deutlichkeit hervor, daß im Pflanzenreich sehr mannigfaltige Einrich-

¹ C. Correns, Selbststerilität und Individualstoffe. Biologisches Centralblatt, XXXIII., S. 389—423. (1913).

² Die Selbststerilität dieser Art war schon früher von Hildebrand festgestellt worden.

tungen bestehen, welche bewirken, daß die Befruchtung auf dem Wege der Allogamie weitaus häufiger vorkommt als die Selbstbefruchtung. Bevor wir aber die Frage nach der Bedeutung dieser Tatsache aufwerfen, sei nur, um Mißverständnissen vorzubeugen, erwähnt, daß trotz alledem Autogamie immer noch eine ziemlich häufige Erscheinung im Pflanzenreiche ist. Insbesondere ist schon von Kerner betont worden, daß bei sehr vielen Blüten, welche Einrichtungen zum Zwecke der Fremdbestäubung besitzen, für den Fall des Ausbleibens der letzteren im letzten Moment (vor dem Verblühen) noch Autogamie ermöglicht wird.¹ Auf diese Weise wird bei selbstfertilen Pflanzen, deren Blütezeit z. B. in eine Regenperiode fällt, während welcher die Bestäubung weder durch Insekten noch durch den Wind erfolgt, zuletzt doch noch die Erzeugung von Samen ermöglicht. Ja es gibt sogar Pflanzen, welche Blüten hervorbringen, die überhaupt geschlossen bleiben (kleistogame Blüten), also nur mit dem eigenen Pollen bestäubt werden können. Aber auch diese kleistogamen Blüten treten zumeist erst nach den offenen (chasmogamen) auf, so daß auch bei diesen Pflanzen zunächst Fremdbestäubung angestrebt wird. Allerdings liefern diese kleistogamen Blüten oft ganz regelmäßig Früchte, während dies bei den chasmogamen Blüten derselben Art keineswegs immer der Fall ist (Viola-Arten, *Oxalis acetosella* L.). Pflanzen, welche nur kleistogame Blüten besitzen, sind bisher nur aus den Tropen bekannt.² Jedoch gibt es auch in unserer Flora gar manche Arten mit unscheinbaren (jedoch nicht kleistogamen) Blüten, welche gewiß in den meisten Fällen (wenn nicht immer!) autogam befruchtet werden. (*Lepidium ruderales* L.).

Wenn wir von diesen zuletzt genannten Fällen absehen, die ja doch als Ausnahmefälle zu bezeichnen sind, so können wir jedenfalls sagen, daß bei den meisten Blütenpflanzen zunächst Allogamie, und zwar in erster Linie Xenogamie angestrebt wird, daß aber bei nicht wenigen Arten die Autogamie daneben, oft nur als Notbehelf im letzten Augenblick, ermöglicht ist. Für viele Pflanzenarten, namentlich für mono-

¹ Kerner, Pflanzenleben. 2. Auflage, II., S. 301—357.

² Vgl. Burck, Über Kleistogamie im weiteren Sinne und das Knight-Darwinsche Gesetz. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, VIII.

karpische, die neben der Fortpflanzung durch Samen keine andere Art der Vermehrung besitzen, ist ja die Ausbildung keimfähiger Samen von höchster Wichtigkeit für die Erhaltung der Art; sie kann daher nicht von äußeren Umständen, wie z. B. von der Witterung während der Blütezeit, abhängig gemacht werden. In dieser Hinsicht ist eine Beobachtung von hohem Interesse, welche Kirchner in der oben erwähnten Arbeit über die Selbststerilität der Papilionaten mitgeteilt hat. Er fand nämlich, daß vorwiegend die perennierenden Arten dieser Familie selbststeril sind, während die meisten monokarpischen Arten, z. B. *Coronilla scorpioides* (L.) Koch und *Lotus tetragonolobus* L. im Gegensatze zu den ausdauernden Arten derselben Gattungen, selbstfertil sind. Bei diesen einjährigen Gewächsen ist eben die Gefahr des Aussterbens der Art so groß, daß die Selbststerilität sehr bedenkliche Folgen haben könnte.¹

Mit der Frage, warum im Pflanzenreiche die Allogamie in so auffallender Weise gegenüber der Autogamie bevorzugt wird, hat sich schon Darwin eingehend beschäftigt. Dieser bahnbrechende Forscher studierte insbesondere das Verhalten der Haustiere und Kulturpflanzen und kam zu dem Resultat, daß fortgesetzte Inzucht zur Degeneration führt, während Kreuzung verschiedener Rassen einen günstigen Einfluß auf die Entwicklung der Nachkommenschaft hat. In der menschlichen Gesellschaft wird die Ehe zwischen Geschwistern verpönt; und doch sind Geschwister verschiedene Individuen, wenn auch gemeinsamer Abstammung. Eine Geschwisterehe ist immer noch Xenogamie; denn Geitonogamie und Autogamie gibt es bei eingeschlechtigen Individuen überhaupt nicht. Die Erfahrungen über die ungünstigen Wirkungen der Inzucht weisen darauf hin, daß wir auch im Pflanzenreich die verschiedenen Grade der Xenogamie mehr werden beachten müssen, als es bisher geschehen ist. In der freien Natur ist ja die Entscheidung, ob zwei Individuen einer Pflanzenart von demselben Elternpaar abstammen oder nicht, unmöglich zu treffen, wohl aber im Experiment. Die oben erwähnten Versuche von Correns

¹ Bei den selbstfertilen Papilionaten ist das Zerreiben der Narbe zur erfolgreichen Bestäubung nicht nötig. Hier wird (nach Jost) durch das ölartige Sekret selbst die Kutikula gesprengt.

an *Cardamine pratensis* haben gezeigt, daß auch Geschwister im Pflanzenreich häufig untereinander keine Fruchtbarkeit zeigen. Auf dem Wege des Experimentes sind noch weitere wertvolle Aufklärungen in dieser Richtung zu erwarten.

Wenn in der freien Natur die Xenogamie meist gute Resultate gibt, so ist die Ursache, wie auch schon Correns a. a. O. hervorhob, gewiß zum großen Teile im Kampf ums Dasein zu suchen, der bewirkt, daß nur selten eine größere Anzahl von Geschwisterpflanzen zur Entwicklung kommt. Eine Wiese, auf welcher 100 Exemplare irgend einer einjährigen Blütenpflanze stehen, von denen jedes durchschnittlich 100 Samen liefert, wird im darauffolgenden Jahre nicht etwa 10.000 Exemplare der betreffenden Art beherbergen, sondern wieder nur ungefähr 100, weil nicht mehr zwischen den anderen auf der Wiese vorhandenen Pflanzenarten Platz haben. Im allgemeinen wenigstens zeigt eine und dieselbe Wiese viele Jahre hindurch annähernd dieselbe Zusammensetzung ihrer Vegetation, wenn auch oft nach und nach einzelne Arten durch andere verdrängt werden. Wenn also von 100 Pflanzen nur 100 Nachkommen zur vollen Entwicklung kommen, so kann die Zahl der Geschwister unter ihnen unmöglich groß sein; die meisten werden daher untereinander fruchtbar sein.

Die für diesen Vortrag zur Verfügung stehende Zeit gestattet es nicht, noch weiter in die Theorie dieses Gegenstandes einzudringen, so dankbar dies auch wäre. Nur an die zu Beginn des Vortrages gegebenen Erwägungen sei noch eine Bemerkung geknüpft. Tierreich und Pflanzenreich verhalten sich, wie eingangs gesagt, in ihren höher entwickelten Formen anscheinend total verschieden in Bezug auf die Geschlechtsverhältnisse; nichts findet sich bei den Wirbeltieren oder Insekten, was mit der Zwitterblüte auch nur verglichen werden könnte. Beachten wir aber die Tatsache, daß diese Zwitterblüte nur relativ selten, ja man kann sagen, nur ausnahmsweise sich selbst befruchtet, so wird die Bedeutung dieses Unterschiedes stark vermindert. In der Regel fungiert jedes Sexualorgan der Blüte für sich allein und das Ergebnis ist dann dasselbe wie bei der räumlichen Trennung der Geschlechter. Die Natur strebt im Pflanzenreich und im Tierreich denselben Zweck an: die

Kreuzung zwischen verschiedenen Individuen. Im Tierreich wird dieser Zweck auf die einfachste und sicherste Weise durch vollkommene Trennung der Geschlechter erreicht. Im Pflanzenreich sind die Einrichtungen, welche zur Xenogamie führen, viel mannigfaltiger und komplizierter. Aber in beiden Fällen wird wenigstens annähernd dasselbe Resultat erzielt. Es zeigt sich also auch hier, daß trotz der großen Verschiedenheiten, die im Bau und in der Lebensweise der Pflanzen und der Tiere vorhanden sind, doch dieselben Naturgesetze für beide Reiche der Organismen Gültigkeit haben.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [50](#)

Autor(en)/Author(s): Fritsch Karl von (jun.)

Artikel/Article: [Die Vermeidung der Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. 118-135](#)