

Ueber Saison-Dimorphismus im Tier- und Pflanzenreich.

Von

W. Behrendsen.

Der Begriff des Saison-Dimorphismus, den Zoologen seit vielen Jahrzehnten geläufig, ist in neuerer Zeit auch auf das Gebiet der Botanik übertragen worden. Ich folge einer mir von dem kürzlich verstorbenen, der Wissenschaft leider viel zu früh entrissenen Professor Karl Schumann gegebenen, besonderen Anregung, wenn ich es unternehme, die Erscheinungen, welche man im Tier- und Pflanzenreich als Saison-Dimorphismus bezeichnet, in eine Parallele zu stellen, um zu untersuchen, ob und wie weit dieselben identifiziert werden können. Ich bin mir wohl bewusst, mit meinen Ausführungen wesentlich Neues nicht zu bringen; wenn ich dennoch damit hervortrete, so geschieht dies deshalb, weil unter der Bezeichnung „Saison-Dimorphismus“ Dinge zusammengefasst worden sind, welche sich durchaus nicht immer miteinander decken, vielmehr mit aller Schärfe von einander geschieden werden müssen.

Ich halte es für erforderlich, zunächst in grossen Zügen, unter Hervorhebung der wesentlichsten Typen, zu schildern, was der Zoologe und der Botaniker als Saison-Dimorphismus bezeichnen, um dann diese Erscheinungen in ihrer Wertigkeit und Bedeutung gegen einander abwägen zu können.

Saison-Dimorphismus findet sich im Tierreich nur bei den Tag-Schmetterlingen, hier aber in sehr ausgedehntem Masse und in grosser Vielgestaltigkeit. Der Ausdruck „Saison-Dimorphismus“ stammt von Wallace. Er wandte ihn als erster für die in den dreissiger Jahren des vorigen Jahrhunderts beobachtete, damals viel bestaunte Tatsache an, dass die beiden bislang für völlig verschiedene Arten gehaltenen Tagfalter *Vanessa levana* und *prorsa* einer und derselben Art angehören und zwar in der Weise, dass die eine aus der anderen abwechselnd hervorgeht. *V. levana* ist die Winterform; aus den überwinternden Eiern entwickelt sich im Frühsommer der kleinere, braungelbe, schwarz gefleckte und gestrichelte Falter, aus dessen Eiern dann im Spätsommer *V. prorsa*, die Sommerform, mit grösseren, tiefschwarzen

Flügeln, über welche eine weisse Binde sich hinzieht, hervorgeht. Die Eier der *V. prorsa* überwintern, aus ihnen entwickelt sich dann wieder *V. levana*. Nur sehr selten findet sich eine Zwischenform zwischen beiden Typen, welche als *V. prorima* beschrieben worden ist.

Dieser ersten, durch Züchtungsversuche bewiesenen Beobachtung von Saison-Dimorphismus reihten sich dann später noch andere an; zumal unter den Weisslingen und Bläulingen liess sich in zahlreichen Fällen nachweisen, dass früher für selbständige Arten oder Varietäten gehaltene Formen saisondimorphe Generationen anderer Arten seien. So stehen z. B. *Anthocharis ausonia* und *belia* (Weisslinge), und *Lycaena polysperchon* und *amyntas* (Bläulinge) in saisondimorphem Verhältnis.

Wir haben es also bei dieser typischen Form des Saison-Dimorphismus mit einer Generationsfolge zu tun, bei welcher die Generationen 1, 3, 5 u. s. w. einerseits, und die Generationen 2, 4, 6 u. s. w. andererseits untereinander völlig gleich sind, während diese Generationsreihen von einander mehr oder weniger abweichen. Die Generationsgruppen 1 und 2, 3 und 4, 5 und 6 u. s. w. bilden dabei die Folge je eines Jahres.

Die Unterschiede der beiden Reihen können, wie bei den erst-erwähnten *V. levana* und *prorsa*, sehr erhebliche sein, so dass zwischen beiden Formen kaum noch eine Aehnlichkeit besteht; meist aber sind die Abweichungen nicht so markant und bestehen zuweilen nur in kleineren Divergenzen der Flügelzeichnung, die jedoch mit absoluter Constanz in der übernächsten Generation wiederkehren.

Es hat naturgemäss nicht an Versuchen gefehlt, eine Erklärung für die bisher besprochene Form des Saison-Dimorphismus zu finden, d. h. die äusseren Faktoren, unter deren Einfluss die Umwandlung zu stande kommt, und das Entwicklungsstadium, in welchem diese Faktoren tätig sind, kennen zu lernen. Am bekanntesten sind nach dieser Richtung hin die Versuche, welche Weismann angestellt und deren Ergebnis er in einer grösseren Arbeit¹⁾ niedergelegt hat. Er konnte in Uebereinstimmung mit anderen Forschungen feststellen, dass es 1. Temperatureinflüsse seien, welche die Umwandlung hervorrufen, und 2. dass die Umwandlung während des Puppenstadiums erfolge.

Es gelang Weismann durch längere Einwirkung niederer Temperatur, welcher er die Puppen von *V. prorsa* aussetzte, zu erreichen, dass nur zum kleinen Teil die normaliter zu erwartende *V. prorsa* ausschlüpfte, während die überwiegende Mehrzahl der Falter die oben erwähnte Zwischenform *V. prorima* und einige auch fast typische *V. levana* darstellten. Es liess sich hieraus ohne weiteres

¹⁾ Weismann, Studien zur Deszendenz-Theorie. I. Über den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge. 1875. Ich folge bei meinen Ausführungen im wesentlichen diesem Werke.

folgen, dass niedere Temperatur die Umwandlung der *V. levana* in die *V. prorsa* erschwert bzw. ganz verhindert, woraus umgekehrt geschlossen werden musste, dass die höhere Temperatur der Faktor sei, welcher, im Puppenstadium einwirkend, die Umwandlung der Winterform *V. levana* in die Sommerform *V. prorsa* bedingt.

Mit anderen saisondimorphen Tagfalterarten gelangen analoge Versuche; stets liess sich durch niedere Temperatur das Zustandekommen der Sommerform beeinträchtigen. Andererseits scheiterten jedoch alle Versuche, eine Umwandlung der Winterform, etwa durch Anwendung von Wärme, künstlich hervorzurufen; die Puppen der Wintergeneration entwickelten sich stets in normaler Weise trotz aller Temperaturbeeinflussungen.

Die Schlüsse, die Weismann hieraus über das Zustandekommen des Saison-Dimorphismus in den bisher besprochenen Fällen zieht, sind wichtig genug, um sie kurz zu erwähnen. Er hält die Winterform für die primäre, die Sommerform für die sekundäre. Erstere hat zur Glazialzeit allein existiert, da bei der Kürze des damaligen Sommers nur die Entwicklung einer Generation möglich war. Später, bei Längerwerden des Sommers, konnte sich eine zweite Generation einschieben, deren Entwicklung gerade in die wärmste Zeit des Sommers fiel. Hierdurch erfolgte allmählich eine Umwandlung der Sommerform, deren besondere Eigenschaften im Laufe der Zeit immer konstanter wurden, bis sie schliesslich Erbllichkeit erlangten. Die Möglichkeit, die Sommerform künstlich in die Winterform zu verwandeln, beruht hiernach auf Rückschlag, ebenso wie das Auftreten von Zwischenformen (*V. prorima*); umgekehrt kann es hiernach auch nicht möglich sein, die Winterform in die Sommerform umzuwandeln, da hier keinerlei Atavismus in Frage kommen kann.

Es sei hier noch bemerkt, dass neuere Beobachtungen¹⁾ an tropischen Schmetterlingen es wahrscheinlich machen, dass nicht nur Temperaturunterschiede, sondern auch Aenderungen in den Feuchtigkeitsverhältnissen, wie sie in den Tropen in Gestalt einer scharf getrennten Regen- und trockenen Zeit hervortreten, Saison-Dimorphismus hervorzurufen geeignet sind.

Den einfachen und gewissermassen typischen Fällen von Saison-Dimorphismus, deren Auftreten und Wesen in Vorstehendem wiedergegeben wurde, reihen sich eine ganze Anzahl anderer Formen an, welche das klare Bild jener sehr wesentlich komplizieren. Zunächst tritt bei vielen Arten, zumal wärmerer Klimate, an Stelle des Saison-Dimorphismus ein Saison-Polymorphismus, indem eine Art nicht nur in zwei, sondern in drei oder noch mehreren Generationen im Laufe

¹⁾ Brandes, der Saison-Dimorphismus bei einheimischen und exotischen Schmetterlingen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Band 66 (1893) pag. 277 ff.

eines Jahres auftritt, welche nacheinander bestimmte, im allgemeinen nach der Höhe des Sommers hin immer stärker hervortretende, dann nach dem Winter zu wieder weniger scharf sich markierende Sondercharaktere zeigen, so dass die beiden extremen Generationen sehr erhebliche, zwei einander folgende nur geringe, aber doch deutliche Unterschiede aufweisen. Fälle dieser Art, welche früheren, besonders subtil unterscheidenden Systematikern zur Aufstellung ganzer Serien von Namen Anlass gegeben haben, sind namentlich von Fritze¹⁾ in schöner Weise beobachtet und beschrieben worden.

Noch komplizierter gestalten sich die Verhältnisse durch Kombination des Saison-Dimorphismus mit anderen Formen des Dimorphismus, so mit sexuellem Dimorphismus, ferner mit einfachem Dimorphismus. Fälle der ersteren Art sind nicht allzu selten: die Einflüsse, welche den Saison-Dimorphismus hervorrufen, wirken in verschiedenem Grade auf das eine oder andere Geschlecht ein, so dass es bei der sekundären (Sommer-) Form zur Ausbildung eines sexuellen Dimorphismus kommt. So tritt bei *Polyommatus phlaeas* der Saison-Dimorphismus nur beim ♂ Geschlecht, fast gar nicht beim ♀ hervor, umgekehrt bei *Pieris napi* nur bei dem ♀, nicht aber bei dem ♂. Es besteht somit nur bei der saisondimorph veränderten, überhaupt der Variation leichter zugänglichen Sommergeneration sexueller Dimorphismus, nicht aber bei der genetisch älteren, gefestigteren Winterform.

Fälle von Kombination des Saison-Dimorphismus mit einfachem Dimorphismus sind sehr selten, dafür aber um so auffälliger. Weismann zitiert in seiner oben erwähnten Abhandlung den hierher gehörigen Fall eines amerikanischen Schmetterlings, des *Papilio ajax*, welcher in drei Formen auftritt. Form I und II, var. *telamonides* und var. *Walshii*, fliegen gleichzeitig, sie stellen die einfach dimorphe Winterform dar; aus ihnen, aber nicht etwa auf dem Wege der Kreuzung, entwickelt sich die ganz verschiedene, als var. *marcellus* bezeichnete, saisondimorphe Sommerform III, welche in drei einander folgenden, aber unter sich gleichen Generationen auftritt. Besonders wunderbar ist dabei, dass die Puppen der Sommergenerationen (III) nur zum Teil alsbald ausschlüpfen, während der andere Teil überwintert und Form I und II hervorgehen lässt. Diese sonderbaren Verhältnisse würden durch folgendes Schema wiederzugeben sein:

Weismann erklärt diese eigentümliche Generationsfolge in der Weise, dass die Form I die primäre, die Form III die saisondimorph veränderte, sekundäre Form, die Form II, welche mit I im Verhältnis des einfachen Dimorphismus steht, einen unvollständigen, aus der Form III entstehenden Rückschlag darstellt.

¹⁾ Fritze, Ueber Saison-Dimorphismus und -Polymorphismus bei japanischen Schmetterlingen. Ber. naturf. Ges. zu Freiburg i. B. VIII (1894) pag. 152.

Aber nicht nur durch Kombination mit anderen Formen des Dimorphismus, sondern auch noch nach anderen Richtungen hin komplizieren sich die Verhältnisse des Saison-Dimorphismus. So findet sich derselbe bei nicht wenigen Arten nur in dem einen Lande, während er im anderen nicht auftritt. Z. B. kommt der bereits erwähnte *Polyommatus phlaeas* in Mitteleuropa zwar in einer Winter- und Sommergeneration vor, doch unterscheiden sich beide nicht, während in Südeuropa beide Generationen deutliche saisondimorphe Eigenschaften aufweisen; ebenso tritt in Deutschland *Colias hyale* in zwei gleichen Generationen auf, während er in Japan einen ausgesprochenen Saison-Polymorphismus zeigt. Wieder anders können sich die Dinge gestalten, indem der Saison-Dimorphismus in verschiedenen Gegenden in verschiedener Weise ausgeprägt ist. Dies findet sich z. B. bei *Lycaena agrestis*; in Mitteleuropa tritt dieser Falter in zwei saisondimorphen Formen I (Winterform) und II (Sommerform) auf, während in Südeuropa die Form II die Winterform, und eine Form III die dazu gehörige Sommerform darstellt.

Indem ich in Vorstehendem die hauptsächlichsten Typen des Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge kurz skizziert habe, um seine grosse Vielgestaltigkeit zu zeigen, habe ich bisher eines sehr wichtigen Umstandes noch nicht Erwähnung getan, der in analoger Weise auch bei den als Saison-Dimorphismus bezeichneten Erscheinungen im Pflanzenreich eine wesentliche Rolle spielt. Es ist dies das Vorkommen besonders gekennzeichnete, nur in einer Jahresgeneration auftretender Formen in polaren und hochalpinen Gegenden bei solchen Arten, welche in günstigeren klimatischen Verhältnissen saisondimorph gegliedert sind. Eine solche „monomorphe“ Form findet sich z. B. bei *Pieris napi* und wird als *P. bryoniae* bezeichnet. Sie kommt ganz typisch in Lappland, weniger ausgeprägt in den Hochalpen vor, da sie hier vielfach Kreuzungen mit *P. napi* eingeht. Ein anderes Beispiel für eine solche monomorphe Form ist *Anthocharis simplonica*, welche am Simplon in nur einer Jahresgeneration fliegt, während in den Mittelmeerländern die Art in die beiden saisondimorphen Formen *A. ausonia* und *belia* zerfällt.

Die monomorphe Form stellt zweifellos ein Residuum aus der Eiszeit dar, das sich an einzelnen Punkten noch erhalten hat, und repräsentiert somit die Urform, aus welcher sich die saisondimorphen Formen entwickelt haben. Es stimmt mit dieser Auffassung der Umstand ganz besonders gut überein, dass die monomorphe Form der Winterform, welche, wie weiter oben bemerkt, als die primäre aufzufassen ist, stets sehr viel näher steht, als der genetisch jüngeren Sommerform. In manchen Fällen, z. B. bei *Polyommatus phlaeas*, ist die monomorphe Form von der Winterform überhaupt nicht verschieden.

Es bleibt noch die Frage zu beantworten, wie der ganze Komplex der Erscheinungen, wie sie der Saison-Dimorphismus bei den Schmetterlingen darbietet, aufzufassen sei. Ich kann auf die Einzelheiten dieser Frage, deren Beantwortung Weismann in seiner Arbeit einen sehr breiten Raum widmet, hier nicht näher eingehen, und möchte nur bemerken, dass der genannte Autor den Saison-Dimorphismus auf eine besondere Vererbungsform, welche er als „zyklische Vererbung“ bezeichnet, zurückführt. Dieselbe bildet ein Analogon zur „Vererbung in korrespondierenden Lebensaltern“ Darwin's, der „homochronen Vererbung“ Haeckel's; sie steht in gleicher Beziehung zur Entwicklung der ganzen Art, wie die letzterwähnte Vererbungsform zur Ontogenese des einzelnen Individuums. Nun gehören die durch die zyklische Vererbung hervorgerufenen Erscheinungen, die als Saison-Dimorphismus zusammengefasst werden, zum weiten Begriff des Generationswechsels, und zwar zu der als Heterogonie bezeichneten Form desselben, welche bekanntlich durch eine Wechselfolge verschieden gestalteter, aber gleichwertiger Geschlechtsgenerationen charakterisiert ist. Von der Heterogonie im engeren Sinne unterscheidet sich jedoch der Saison-Dimorphismus dadurch, dass bei ersterer lebenswichtige und wesentliche Eigenschaften, beim letzteren nebensächlichere Charaktere sich zyklisch vererben.

Ich gehe nun dazu über, die Erscheinungen, welche auf botanischem Gebiet als Saison-Dimorphismus bezeichnet worden sind, kurz zu schildern. Ich folge hierbei vorwiegend den Ausführungen Wettstein's, welcher dem Gegenstand seine besondere Aufmerksamkeit zugewandt und denselben in mehreren hochbedeutsamen Arbeiten¹⁾ behandelt und klar gestellt hat.

Bereits in früheren Jahren fiel es den Systematikern auf, dass in nicht wenigen Gattungen spätblühende Arten oder Varietäten sich fanden, welche von den verwandten frühblühenden Formen mehr oder weniger verschieden waren. Bei manchen derselben wurde der auffällige Umstand der späten Blütezeit durch Beilegung der Bezeichnung „serotinus“ (*Rhinanthus*, *Odontites*, *Chlora* u. a.) besonders hervorgehoben. A. und J. Kerner waren (1882) die ersten, welche das Vorhandensein ganzer Gruppen früh- und spätblütiger Formen (aestivales und autumnales)²⁾ bei der Gattung *Gentiana*, Sect. *Endotricha* nachwiesen, die sie durch bestimmte und charakteristische Merkmale von einander trennen konnten. Erst Wettstein war es jedoch vor-

¹⁾ Hauptsächlich: „Der Saison-Dimorphismus als Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten im Pflanzenreich“. Ber. der deutsch-bot. Ges. XIII. (1895) pag. 303 ff., und „Deszendenz-theoretische Untersuchungen. I. Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus im Pflanzenreich“. Denkschr. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, mathem.-naturw. Classe LXX (1900) p. 305 ff.

²⁾ Schedae ad floram exs. austro-hung. II p. 125 No. 649.

behalten, durch ein sorgfältiges Studium der Gattung¹⁾ die grosse Bedeutung dieser Gruppen in ihrem ganzen Umfange zu erkennen und zu würdigen; er konnte vor allem feststellen, dass „jede der Aestivales-Formen in einer verwandtschaftlichen Beziehung zu einer der Autumnales-Formen steht“²⁾, das heisst, dass beide Gruppen aus Parallelförmigen, Artenpaaren, zusammengesetzt sind, welche bei gemeinsamer geographischer Verbreitung übereinstimmende Merkmale besitzen, sich aber untereinander durch die besonderen Charaktere der aestivalen und autumnalen Reihe unterscheiden. Solche Artenpaare sind z. B. α und α , β und β , γ und γ u. s. w.; α , β , γ u. s. w. gehören der aestivalen, α , β , γ u. s. w. der autumnalen Reihe an und besitzen gemeinsame, diesen Reihen eigentümliche Merkmale. Letztere bestehen, wie gleich an dieser Stelle bemerkt sein mag, im wesentlichen in der Zahl und Länge der Stengelinternodien, sowie in der Art der Beästung; erstere sind bei den aestivalen Arten in geringer Zahl vorhanden, dabei sehr gestreckt und länger als die Blätter, die Beästung des Stengels ist eine geringe und im allgemeinen nur am oberen Teil desselben vorhanden. Bei der autumnalen Reihe sind zahlreiche und namentlich am unteren Teil des Stengels stark verkürzte Internodien vorhanden, welche meist viel kürzer als die Blätter sind, der Stengel ist stark verästelt, die Aeste entspringen an seiner Basis. Hierdurch gewinnen die korrespondierenden Vertreter beider Reihen ein sehr abweichendes habituelles Gepräge, welches auf den ersten Blick oft jede Beziehung zwischen ihnen auszuschliessen scheint. Bei näherer Untersuchung findet man aber dann wiederum eine so auffällige Kongruenz anderer Merkmale, dass man an der nahen Beziehung beider gar nicht zweifeln kann.

Wettstein ist meines Wissens der erste gewesen, der für diese Verhältnisse den Ausdruck „Saison-Dimorphismus“ angewandt und denselben somit auf botanisches Gebiet übertragen hat.³⁾

Die fortgesetzten Studien, welche den saisondimorph gegliederten Pflanzen gewidmet wurden, zeitigten nicht nur eine Vertiefung der bisher gewonnenen Resultate, sondern ergaben, dass analoge Verhältnisse auch bei anderen Gattungen, so in ausgedehntester Weise bei *Euphrasia* und *Alectorolophus*, vorhanden seien. Das besondere Ergebnis dieser Studien waren mehrere zumal in entwicklungsge-schichtlicher Hinsicht mustergültige Monographien.⁴⁾ Uns interessieren

¹⁾ Die Arten der Gattung *Gentiana* aus der Sektion *Endotricha* Froel., Oesterr. bot. Zeitschr. XLI und XLII (1891/92).

²⁾ l. c. XLII (1892) p. 231.

³⁾ Ber. der deutsch-bot. Ges. XIII (1895) p. 303 ff.

⁴⁾ v. Wettstein, die europäischen Arten der Gattung *Gentiana* aus der Sektion *Endotricha*, in Denkschr. der Kais. Akad. der Wissensch., math.-naturw. Cl. Bd. LXIV (1896) p. 309; derselbe, Monographie der Gattung *Euphrasia*,

hier aber vornehmlich zwei damit festgestellte Tatsachen, welche für das Verständnis der ganzen Frage des pflanzlichen Saison-Dimorphismus von grösster Bedeutung sind: 1. dass die Charaktere jeder saison-dimorphen Art, und zwar nicht nur ihre spezifischen, sondern auch die dem Saison-Dimorphismus eigentümlichen, direkte erbliche Konstanz besitzen, d. h., dass aus einer solchen Art immer nur gleichartige, niemals etwa der entsprechenden Parallelart der anderen Reihe angehörende Nachkommen hervorgehen; und 2. dass die Entstehung des Saison-Dimorphismus im Pflanzenreich auf die in den gemässigten Gegenden übliche Wiesenkultur, im besonderen die Heumahd, zurückzuführen ist.

Der erstere, durch viele Kulturversuche und Naturbeobachtungen sicher erwiesene Umstand ist von fundamentaler Bedeutung hinsichtlich des Verhältnisses des pflanzlichen Saison-Dimorphismus zum tierischen, worauf ich weiter unten noch zu sprechen kommen werde; die letztgenannte Tatsache ist von hervorragendem Interesse, weil sich aus ihr ergibt, dass der Saison-Dimorphismus im Pflanzenreich eine besondere Form von Artbildung durch Zuchtwahl im Sinne Darwin's darstellt.

Der Beweis für seine Theorie von der Entstehung des Saison-Dimorphismus ist von Wettstein durch eine Reihe höchst instruktiver Kulturversuche erbracht worden, welche er besonders mit den Parallelarten *Euphrasia montana* und *Rostkoviana*, aber auch mit anderen Artenpaaren anstellte. Ich will hier nur den folgenden erwähnen: Samen der früh- und spätblühenden Art wurden zugleich zwischen Gras ausgesäht. Beide keimten gleichzeitig; die der erteren Art angehörenden Pflanzen wuchsen, unter Bildung weniger und stark gestreckter Internodien, schnell heran und gelangten rasch, d. i. ehe sie von dem hochschiessenden Grase überwuchert wurden, zur Blüte, die Pflanzen der autumnalen Art dagegen blieben ganz niedrig und setzten zahlreiche, stark gestauchte Internodien und reichliche Seitensprossen an. In diesem Zustande verharrten sie, bis das Gras gemäht wurde; dann fingen sie schnell an zu wachsen und begannen zu blühen, ehe das Gras zum zweiten Male wieder hoch gewachsen war.

Aus diesem Versuche geht mit Evidenz hervor, dass sowohl die früh-, wie die spätblütige Art eine ausgesprochene Anpassung an die Kulturverhältnisse unserer Wiesen besitzt. Beide können im hohen Grase nicht blühen; die erstere ist daher der Zeit vor der Entwicklung des Grasses, die letztere der Zeit nach erfolgtem Grasschnitt angepasst. Der wesentliche Unterschied zwischen der aestivalen und autumnalen Art besteht also in der Verschiedenheit ihrer Vegetationsdauer; diese ist

Leipzig 1896; v. Sterneek, Beitr. z. Kenntn. der Gattung *Alectorolophus* in Oest. bot. Zeitschr. XLV (1895), und Monographie der Gatt. *Alectorolophus* in Abh. der k. k. zool.-bot. Ges. in Wien Band I Heft 2 (1901).

bei ersterer verkürzt, bei letzterer verlängert, und zwar so, dass der Fortbestand jeder Art durch Ermöglichung der Samenentwicklung gesichert ist. Die Vorfahren der beiden Arten waren sommerblütig, der Höhepunkt ihrer Entwicklung fiel mit dem des Grasés zusammen. Die Ausbildung der beiden saisondimorphen Arten ist nun, wie Wettstein ausführt,¹⁾ so zu denken, dass von der Stammform diejenigen Individuen am ehesten zur Samenreife gelangen konnten, welche abnorm früh oder spät blühten. Diese individuelle Variation, welche Kerner als Asyngamie bezeichnet, war also der Ausgangspunkt für die Spaltung der Stammart zunächst in zwei Formen, deren besondere Eigenschaften sich im Kampfe ums Dasein als zweckmässig erwiesen. Diese zunächst nur wenig differenten Formen bildeten sich dann im Laufe der Zeit durch Steigerung ihrer besonderen morphologischen Eigenschaften auf dem Wege der Zuchtwahl unter dem Einflusse der mit dem Einsetzen der kulturellen Entwicklung der gemässigten Gegenden beginnenden regelmässigen Wiesenkultur, und zwar vornehmlich durch Einführung des jährlich zur gleichen Zeit immer wiederkehrenden Grasschnittes, zu Arten um.

Auch bei auf Getreidefeldern wachsenden Pflanzen (*Odontites*) ist das Vorhandensein von Saison-Dimorphismus festgestellt worden²⁾. Die Entstehung desselben ist hier eine ganz analoge wie bei den Wiesenpflanzen, nur macht sich eine geringe Verschiebung der Blütezeit der aestivalen Art in Folge des im Vergleich zur Heumahd später erfolgenden Getreideschnittes bemerkbar.

Die Theorie Wettsteins von der Entstehung des pflanzlichen Saison-Dimorphismus trifft für die überwiegende Mehrzahl der Fälle unzweifelhaft zu, und zwar besonders für die am längsten und genauesten bekannten (*Gentiana*, *Euphrasia*, *Alectorolophus*), welche fast durchweg echte Wiesenpflanzen sind. Indessen ist nicht völlig von der Hand zu weisen, dass manche zweifellos saisondimorph gegliederten Arten sich ihrer Entstehung nach vermittelt der Wettstein'schen Theorie doch nicht ausreichend erklären lassen; es müssen vielmehr für die Entstehung des Saison-Dimorphismus im Pflanzenreiche ausser der Heumahd bezw. dem Getreideschnitt wohl auch noch andere, zur Zeit noch nicht sicher bekannte Faktoren vorausgesetzt werden. Auch Wettstein hat es aus diesem Grunde bereits nicht umgehen können, für einige nicht wiesenbewohnende Formen der Gattung *Melampyrum* einen „Pseudo-Saisondimorphismus“³⁾ anzunehmen.

Ich tat vorhin der Vorfahren der saisondimorph gegliederten Arten als sommerblütiger, nur asyngamisch variierender Pflanzen Er-

1) Ber. d. deutsch-bot. Ges. XIII (1895) u. Monogr. d. Gatt. *Euphrasia*, p. 46.

2) Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Cl. LXX (1900) p. 321.

3) l. c. p. 330.

wählung. Es ist wichtig hervorzuheben, dass bei verschiedenen der aufgeführten Gattungen solche monomorphen Typen sich neben ihren saisondimorphen Abkömmlingen bis in die Jetztzeit erhalten haben. Sie finden sich in besonders schöner Weise bei *Alectorolophus*, aber auch bei *Gentiana*, wie Murbeck zuerst hervorgehoben hat¹⁾; sie zeigen weder die ausgesprochenen Merkmale der aestivalen, noch der autumnalen Reihe, sondern nehmen in morphologischer Hinsicht zwischen beiden eine Mittelstellung ein. Diese monomorphen Formen bewohnen nun nicht Wiesen, sondern ausschliesslich nicht in Kultur stehende Oertlichkeiten, und zwar ganz überwiegend der alpinen Region, leben also in Verhältnissen, welche für eine Spaltung in saisondimorphe Formen keinerlei Anlass bieten. Diese monomorphen Arten repräsentieren, wie schon erwähnt, den älteren Typus, die Urform, und wir sind durch das Studium dieser Formen, zumal durch den Vergleich ihrer Eigenschaften mit denen der saisondimorphen, genetisch jüngeren Formen in der Lage, die auf anderem Wege gewonnene Wettsteinsche Theorie von der Entstehung des pflanzlichen Saison-Dimorphismus gestützt zu sehen.

Ich darf nicht unerwähnt lassen, dass neuerdings bei *Alectorolophus* auch Formen beobachtet sind, welche als Rückbildungen saisondimorpher Arten auf die monomorphe Urform aufgepasst werden müssen. Solche Formen können nur dadurch zu stande gekommen sein, dass saisondimorphe Arten in Verhältnisse gelangten, in denen ihre, den besonderen Erfordernissen der Wiesenkultur angepassten Eigenschaften zwecklos waren, d. i. auf die Wohnstätten der monomorphen Arten. Hier konnte sich im Laufe vieler Generationen ein Nachlassen der saisondimorphen Eigenschaften und eine Annäherung an die Urform herausbilden. Solche Formen stellen wohl zweifellos *Alectorolophus modestus*²⁾, *sudeticus*³⁾, *pseudo-lanceolatus*⁴⁾ dar. Diese Formen beweisen vielleicht, dass die saisondimorphen Charaktere dauernd nur unter dem Einflusse der Umstände, welche sie hervorgerufen haben, fortzubestehen vermögen. Solche Rückbildungen können naturgemäss nur im Laufe sehr vieler Generationen und ganz allmählich eintreten; Kulturversuche, wie sie Heinricher⁵⁾ unternahm, um dieselben plötzlich, d. i. von einer zur

¹⁾ Oest. bot. Zeitschr. XLVIII (1898) p. 41 ff. Der daselbst gebrauchte Ausdruck „Saison-Trimorphismus“ ist als unzutreffend anzusehen, da es sich um drei genetisch ungleichwertige Formen handelt, die nicht in eine Parallele gestellt werden können.

²⁾ Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenb. XLV (1903) p. 200.

³⁾ Allg. bot. Zeitschr. X (1904) p. 35.

⁴⁾ Mitteil. d. Bayer. bot. Gesellsch. No. 32 (1904).

⁵⁾ Die grünen Halbschmarotzer. IV. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. XXXVII (1902) p. 264 ff.; Kritisches zur Systematik der Gattung *Alectorolophus* l. c. XXXVIII (1903) p. 667 ff.

anderen Generation, hervorzurufen und damit die Wettsteinsche Thorie von der Entstehung des pflanzlichen Saison-Dimorphismus zu widerlegen, werden daher, wenn auch im anderen Sinne bemerkenswert und ergebnisreich, nach dieser Richtung hin nie anders als erfolglos bleiben können.

Saison-Dimorphismus kommt vorwiegend bei einjährigen (*Euphrasia*, *Alectorolophus*, *Odontites*¹⁾, *Melanopyrum*²⁾) und zweijährigen Pflanzen (*Gentiana*) vor, doch auch bei ausdauernden (*Campanula*, *Ononis*, *Galium*²⁾, *Typha*³⁾). Auch bei zwei Gräsern (*Hierochloë*⁴⁾ und *Sesleria*⁵⁾) sind Formen bekannt geworden, welche vielleicht auf Saison-Dimorphismus beruhen; indessen ist dies noch zweifelhaft, da es, wie mir Herr Professor Ascherson brieflich mitteilte, noch nicht sicher erwiesen ist, ob diese Formen constante sind und ob nicht vielleicht auf demselben Rhizom Frühlingsblütentriebe mit rudimentären und Herbstblütentriebe mit langen Laubblättern auftreten. Ueberhaupt ist wohl anzunehmen, dass bei den ausdauernden Gattungen die constante Differenzierung und namentlich deren aetiologischer Zusammenhang mit der Mahd nicht ebenso klar liegt, wie bei den ein- und zweijährigen Pflanzen.

Bemerkenswert ist das Verhalten einiger Gruppen von *Gentiana* (der *G. campestris* s. l. und der *G. amarella* s. l.), die von Murbeck⁶⁾ klar gestellt wurden. Jede dieser Gruppen setzt sich aus einer annuellen, monomorphen, und zwei biennen, saisondimorphen Arten zusammen; von der Gruppe der *G. campestris* ist ausserdem noch die bienne monomorphe Stammform (*G. islandica*⁷⁾) bekannt.

Wie man sieht, zeigt der pflanzliche Saison-Dimorphismus, abgesehen von der letzterwähnten kleinen Komplizierung, im Gegensatz zu dem vielgestaltigen Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge eigentlich recht einfache Verhältnisse.

Was nun das Wesen des Saison-Dimorphismus im Pflanzenreiche anbelangt, so habe ich schon weiter oben angedeutet, dass derselbe eine speziellen Fall einer Artbildung darstellt, wie sie in verhältnismässig neuer Zeit unter dem Einflusse der Kultur, also gewissermassen unter unseren Augen, von statten geht. Die Ausbildung neuer Arten im Pflanzen-

¹⁾ v. Wettstein, Derkschr. d. Kais. Ak. d. Wiss. math.-nat. Cl. LXX (1900) p. 305 ff. und J. Hoffmann, Oest. bot. Zeitsch. XLVII (1897) p. 113 ff.

²⁾ v. Wettstein l. c.

³⁾ Ascherson u. Graebner, Synopsis der mitteleurop. Flora I (1897) p. 277.

⁴⁾ l. c. II. 1. (1898) p. 30.

⁵⁾ l. c. II. 1. (1900) p. 319.

⁶⁾ Acta horti Bergiani, II No. 3 (1892).

⁷⁾ l. cit. und Wettstein in Dörfler, schedae ad herb. norm. Cent. XXXVIII (1898) p. 268 No. 3741.

reich erfolgt nach Wettstein¹⁾ auf folgenden Wegen: 1. Durch Hybridisation; 2. Verbreitung einer Art über Gebiete verschiedener klimatischer Beschaffenheit; 3. Unterbrechung der Vegetationszeit des Individuums durch äussere Ursachen; dazu 4. sprungweise Variation (Mutation, de Vries), welche sofort Neues in fertigem Zustande schafft²⁾. Der zu 3. erwähnten Kategorie gehört die Artbildung auf dem Wege des Saison-Dimorphismus an. Die Etappen, auf welchen dieselbe erfolgt, sind individuelle Variation hinsichtlich der Blütezeit (Asyngamie), Einwirkung der Selektion, fortschreitende Steigerung der günstigen Eigenschaften. Ich habe das Wesentlichste über diese Vorgänge bereits weiter oben besprochen und brauche daher hier nur noch zu erwähnen, dass die Artbildung auf dem Wege der saisondimorphen Gliederung der Art- oder Rassenbildung nahe steht, wie sie durch künstliche Zuchtwahl bei Tieren und Pflanzen im Zustande der Domestication stattfindet, nur mit dem Unterschiede, dass es sich beim Saison-Dimorphismus naturgemäss nicht um eine absichtliche, sondern eine unwillkürliche künstliche Zuchtwahl handelt³⁾. —

Ich komme nun zum 3. Abschnitt meiner Arbeit, nämlich zum Vergleiche des pflanzlichen und tierischen Saison-Dimorphismus nach Wesen und Bedeutung.

Zweifellos fällt beim oberflächlichen Zusehen eine grosse Aehnlichkeit zwischen beiden auf. Hier wie dort haben wir im typischen Fall eine primäre, ungegliederte Stammform, ein Relikt aus früheren Entwicklungsperioden, und zwei aus dieser Urform hervorgegangene, zeitlich getrennte und morphologisch verschiedene sekundäre Formen.

Indessen ist diese Aehnlichkeit nur eine äusserliche; ihrem Wesen nach sind beide grundverschieden. Bei den Schmetterlingen liegt eine besondere Form des Generationswechsels (Heterogonie) vor; zwei oder mehrere ungleiche Generationen einer und derselben Art wechseln mit einander in regelmässiger Folge ab. Die jeweilig vorhandene Form produziert eine ihr ungleiche Nachkommenschaft; erst nach zwei, drei oder mehreren Generationen kehrt die ursprüngliche Form wieder. Die Merkmale, welche die einzelnen Generationen unterscheiden, betreffen indifferente, für die Erhaltung der Art nicht notwendige oder wichtige Eigenschaften. Die Generationen einer Jahresreihe sind genetisch nicht völlig gleichwertig; die Winterform ist die gefestigtere, mit der monomorphen Urform identische oder ihr nahestehende, während die Sommerform die jüngere, weniger gefestigte, der Variation zugänglichere und daher zu Rückschlägen neigende ist.

¹⁾ Monogr. der Gatt. *Euphrasia*, Abschnitt über „Artbildung“ p. 37 ff.

²⁾ Wettstein, der gegenwärtige Stand unserer Kenntnis betreffend die Neubildung von Formen im Pflanzenreich. Sammelreferat. Ber. der deutsch-bot. Ges. XVIII p. 184 ff.

³⁾ Wettstein l. cit.

Ganz anders bei den Pflanzen. Hier hat sich eine Art durch Anpassung an die besonderen Verhältnisse der Wiesenkultur allmählich in zwei völlig getrennte, selbständig gewordene Arten gespalten, deren besondere Eigenschaften sich unmittelbar von Generation zu Generation vererben. Die Merkmale, welche diese Artenpaare unterscheiden, betreffen wesentliche, für den Fortbestand derselben wichtige und notwendige Eigenschaften. Beide Arten sind genetisch einander gleichwertig. Der pflanzliche Saison-Dimorphismus hat nicht das Geringste mit Generationswechsel zu tun; seine Entstehung beruht vielmehr auf einer besonderen Form der Artbildung durch Zuchtwahl.

Wettstein hat der Verschiedenheit des tierischen und pflanzlichen Saison-Dimorphismus an einer Stelle seiner Schriften Rechnung getragen¹⁾. Er erklärt jedoch dieselben gewissermassen nur für graduell verschieden, indem er das Hauptgewicht auf das Endergebnis beider, die Bildung neuer Arten, legt. Wie er ausführt, ist es beim ersteren zu einer Artbildung noch nicht gekommen, wenn auch eine solche im Bereiche der Möglichkeit liegt, während bei dem pflanzlichen Saison-Dimorphismus das Resultat der Artbildung schon erreicht sei. Es hat sich demgemäss die Anpassung an die wechselnden äusseren Einflüsse bei dem Schmetterling durch Entwicklung von verschiedenartigen Generationen, bei der Pflanze durch Teilung in Arten geäussert. Wettstein bezeichnet somit jenen Fall als Saison-Generations-Dimorphismus, diesen als Saison-Art-Dimorphismus.

Es mag mir verziehen werden, wenn ich dieser Anschauung des von mir hochgeschätzten Forschers nicht ganz beitrete. Gern will ich zugeben, dass auch bei den Schmetterlingen die Artbildung das Endergebnis der saisondimorphen Gliederung darstellt und dass vielleicht auch die eine oder andere Art bereits existiert, welche dem Saison-Dimorphismus ihre Entstehung verdankt, wenn auch das Wie einigermaßen problematisch erscheint. Indessen, was wäre damit gewonnen? Wir haben dann zwar in beiden Fällen das gleiche Resultat der Artbildung, aber die Wege, auf denen dies Ergebnis erreicht ist, sind, wie ich vorhin gezeigt habe, weit verschiedene und berühren sich auch nicht in einem Punkte.

Es erscheint mir nun nicht zulässig, zwei ihrem Wesen nach so verschiedene Dinge, wie es der tierische und pflanzliche Saison-Dimorphismus sind, mit dem gleichen Namen zu belegen. Das Wort „Saison-Dimorphismus“ ist für eine ganz bestimmte Erscheinung in der Zoologie seit langem fest eingebürgert, und ich möchte es bezweifeln, dass die Zoologen geneigt sein würden, diesen Ausdruck zu Gunsten des an sich gewiss treffenden, wenn auch etwas schleppenden Wortes „Saison-Generations-Dimorphismus“ aufzugeben. Was nun die Botaniker

¹⁾ Monographie der Gattung *Euphrasia* p. 47.

anbelangt, so haben weder Wettstein selbst, noch auch andere Forscher, welche sich mit den fraglichen Erscheinungen und ihren Trägern in neuester Zeit befasst haben, je den Ausdruck „Saison-Art-Dimorphismus“ in praxi in Anwendung gebracht, vielmehr findet man überall für die bezüglichen Verhältnisse auch im Pflanzenreich lediglich das Wort Saison-Dimorphismus angewandt. Man kann nun meiner Ueberzeugung nach nicht stillschweigend dahin übereinkommen, dass der Ausdruck „Saison-Dimorphismus“ im Tierreich diesen, im Pflanzenreich jenen Vorgang zu bedeuten habe; das Wort gerät dann in Gefahr, nicht mehr die prägnante Bezeichnung für eine ganz bestimmte Erscheinung zu sein, sondern ein Sammelbegriff zu werden. Ich möchte daher vorschlagen, den Ausdruck Saison-Dimorphismus (bzw. Tri- und Polymorphismus) lediglich für solche Fälle zu gebrauchen, in denen eine und dieselbe Art in zwei oder mehreren morphologisch verschiedenen, einander in regelmässiger Periode folgenden Generationen von gleichem Geschlechtwerte auftritt, deren Unterschiede nicht in wesentlichen Organänderungen bestehen; für die Artspaltung bei den Pflanzen, welche zur Entwicklung zweier korrespondierender, zeitlich differenter Parallelformen geführt hat, muss meines Erachtens unbedingt ein anderer Ausdruck gewählt werden, vielleicht „Saison-Diphylismus“¹⁾.

Die Notwendigkeit, die beiden abweichenden Begriffe auch äusserlich durch Beilegung verschiedener Bezeichnungen zu unterscheiden, tritt noch klarer zu Tage, wenn man berücksichtigt, dass der echte Saison-Dimorphismus, wie ich ihn soeben definiert habe, sehr wohl auch im Pflanzenreich vorkommen kann. Bekanntlich gelangt nicht selten bei einjährigen Pflanzenarten von kurzer Vegetationsdauer, welche im Frühsommer ihre Samenreife bereits beendet haben, in demselben Jahre noch eine zweite Generation zur Ausbildung, deren Entwicklung unter wesentlich anderen äusseren Verhältnissen, namentlich hinsichtlich der Temperatur, erfolgt, als bei der Frühjahrgeneration. Es wäre nun sehr wohl denkbar, dass hierdurch diese zweite Generation, sofern ihr Zustandekommen ein regelmässiges, alljährlich wiederkehrendes ist, im Laufe der Zeit auf dem Wege der direkten Anpassung abweichende morphologische Eigenschaften gewinnt, welche sich allmählich zu steigern und zu festigen vermögen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass solche Formen tatsächlich schon existieren; so machte mich Herr O. E. Schulz, der Monograph der Gattung *Cardamine*²⁾, darauf aufmerksam, dass bei einigen Arten dieser Gattung,

¹⁾ Die Wahl dieses Wortes erfolgte auf Grund eines Vorschlages des Herrn Professor Ascherson. Derselbe hat mich bei meiner Arbeit auf das Entgegenkommendste mit seinem wertvollen Rat unterstützt und mich dadurch zum aufrichtigsten Danke verpflichtet.

²⁾ Engler's botan. Jahrb. 32. Band (1903) 4. Heft p. 280.

156 W. Behrendsen: Ueber Saison-Dimorphismus im Tier- u. Pflanzenreich.

z. B. bei *C. parviflora*, häufig solche Spätsommer-Generationen auftreten, welche gewisse Verschiedenheiten gegenüber der normalen Frühjahrs-Generation aufzuweisen haben. Ferner teilte mir Herr Dr. Graebner mit, dass er bei einjährig-überwinternden Arten, wenn sie im Frühjahr ausgesät werden, in der Kultur im botanischen Garten einen dem tierischen analogen Saison-Dimorphismus beobachtet habe, so bei *Cerastium semidecandrum*, *Holosteum*, *Capsella*, *Erophila* u. a. Schliesslich verdanke ich Herru Prof. Ascherson einige Hinweise auf dimorphe Formen, welche sich den erwähnten anreihen lassen. Es sind dies Fälle, in denen dieselbe Art als ☉ und ☽ erscheint, Formen, welche einen grösseren oder geringeren morphologischen Unterschied zeigen. Dies ist z. B. bei *Senecio vernalis* der Fall, dessen ☉, als var. *glabratus* bezeichnete Form viel kahler ist, als die typische ☽. Ferner würden hierher die ☉☉ und ♀ Pflanzen gehören, welche schon im 1. Jahre blühen und dann sehr eigenartig erscheinen, wie *Hyoscyamus agrestis*, ferner *Juncus effusus* var. *pauciflorus*¹⁾ und *J. lamprocarpus* var. *setiformis*²⁾.

Es erscheint durchaus nicht ausgeschlossen, dass solche Formen constant bei denselben Arten auftreten; sicher handelt es sich bei ihnen nicht um Diphyllismus.

Es würde im hohen Grade interessant sein, durch Kulturversuche dieser Frage näher zu treten und diese verschiedenartigen Formen zu klären; ich glaube bestimmt, dass es auf diesem Wege gelingen wird, Fälle von echtem Saison-Dimorphismus auch im Pflanzenreiche nachzuweisen.

¹⁾ Ascherson u. Graebner, Synopsis, II. 2. p. 443.

²⁾ l. c. p. 478.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Botanischen Vereins Berlin Brandenburg](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [46](#)

Autor(en)/Author(s): Behrendsen Werner

Artikel/Article: [Ueber Saison-Dimorphismus im Tier- und Pflanzenreich. 142-156](#)