

Die Abhängigkeit des Geschlechtes von den Außenbedingungen.

Von Wilhelm Riede.

I. Einleitung.

Die Organbildung in der Ontogenie einer Pflanze setzt sich aus einer großen Anzahl von Einzelgeschehnissen zusammen. Die einzelnen Komponenten dieser komplexen Phänomene vollkommen klar zu erkennen, wird dem Menschen wohl nie gelingen. Aber manches Teilproblem der Entwicklungsmechanik ist schon der Lösung näher gekommen. Besonders durch die bahnbrechenden Arbeiten von Goebel und Klebs wurden viele Fragen der morphologischen Kausalwissenschaft weitgehend geklärt. Vornehmlich diesen beiden Forschern verdanken wir die Erkenntnis, daß die Entwicklung kein unabänderlicher, von vornherein in allen Teilen festgelegter Vorgang ist, daß sie vielmehr unter dem ständigen Einfluß der Außenwelt steht. Konnte ich früher einen neuen Beleg dafür erbringen, daß die Entwicklungsstufen einer Pflanze von der Umgebung abhängig sind ¹⁾, so will ich heute einen Fall zur Sprache bringen, der die Abhängigkeit der Sexualqualität von den äußeren Bedingungen von neuem beweist. Bei der Entwicklung eines Individuums von der Jugendform zur Folgeform und von der Folgeform zur Geschlechtsform ist eine Erhöhung der Konzentration der Nährstoffe und ein Überwiegen der organischen Stoffe über die anorganischen erforderlich. Die Entwicklung ist sozusagen eine Funktion des Stoffquotienten, d. h. des Verhältnisses der organischen Stoffe zu den anorganischen. Je größer dieser Quotient, desto höher die Entwicklungsstufe. Mit der Zunahme dieser Größe geht Weiterentwicklung, mit der Abnahme Rückentwicklung Hand in Hand. Eine Reihe von Versuchen mit *Zea Mays vulgaris*, die zunächst einem anderen Zweck dienten, ließen die Auffassung in mir

1) Flora 1921, Neue Folge, Bd. XIV, p. 30 ff.

reifen, daß auch die Entwicklung vom männlichen zum weiblichen Stadium auf dieselbe Ursache zurückgeführt werden muß. Von Goebel wurde diese Ansicht schon früher vertreten. Jedoch bestanden noch Unklarheiten. Es war bei den bisherigen Versuchen nicht entschieden worden, wie weit die Ergebnisse von der Beleuchtungsverminderung, wie weit von dem Nährsalzmangel beeinflußt waren. Ergänzende Versuche schienen notwendig.

Der homophytische, gemischtgeschlechtige Mais-Diplont ist einhäusig; er bildet zu verschiedenen Zeiten und in getrennten Zonen seine Sporen aus. Die Spitze des Hauptsprosses wird von der männlichen Infloreszenz eingenommen; sie besteht aus einer Hauptachse, an der Ährchenpaare in mehreren Längsreihen sich befinden, und aus einer Anzahl von Seitenachsen, die Paare von Ährchen in zweizeiliger Anordnung tragen. Der weibliche Blütenstand stellt einen Kolben dar; er ist die Spitze eines Kurztriebes, welcher in der Achsel eines etwa in der Mitte der Hauptachse befindlichen Blattes steht. An der fleischigen Achse stehen in 4—12 Längsreihen Paare von einblütigen Ährchen. Es können natürlich mehrere Kolben ausgebildet sein. Jede Maispflanze besitzt also den männlichen und weiblichen Potenzenkomplex. Beide sind in gleichem Maße entfaltungsfähig; es liegt gemischtgeschlechtige Tendenz vor. Eine Beeinflussung des Geschlechtes ist mithin hier leichter möglich als bei den diözischen Gewächsen, die mit getrenntgeschlechtiger Tendenz ausgestattet sind. Versuche über Geschlechtsbeeinflussung sind schon wiederholt mit Erfolg durchgeführt worden. So gelang es gynomonözische Individuen von *Satureia* weiblich und andromonözische von *Lilium* männlich zu machen¹⁾. Während in diesen Fällen eine Beeinflussung der diploiden Generation erzielt, die Entstehung von Makro- und Mikrosporen hervorgerufen werden konnte, ist die Beeinflussung der haploiden Generation, das Hervorlocken von weiblichen und männlichen Keimzellen, bei gemischtgeschlechtigen und bei einigen getrenntgeschlechtigen Archegoniaten gelungen. Hier handelt es sich um die Beeinflussung des Mais-Diplonten; der ebenfalls mit gemischtgeschlechtiger Tendenz versehene Haplont bleibt unberücksichtigt.

Da die Anlage der Maisblüte, wie auch bereits Goebel feststellte, zwittrig ist, wird die Entscheidung über die Ausbildung von Makro- oder Mikrosporen und von weiblichen oder männlichen Keim-

1) Correns, Jahrb. f. Bot. 1907, Bd. XLIV, p. 124ff. und 1908, Bd. XLV, p. 661; ferner H. d. N. 1913, Bd. IV, p. 974ff.

zellen nach Anlage der Makro- und Mikrosporophylle getroffen. Mit dem Heranwachsen des Sporophylls hat sich das Schicksal über das Geschlecht entschieden. Eine nachträgliche Änderung der Sexualität, wie sie bei *Begonia* und *Sempervivum* vorkommt (Mikrosporen im Makrosporangium bzw. Makrosporangien am Mikrosporophyll), konnte beim Mais nicht konstatiert werden. Die inneren Bedingungen in der Spitze des Hauptsprosses hemmen die Entwicklung der Makrosporophylle, die der Achselsprosse die Mikrosporophylle. Diese Innenzustände sind auch — natürlich neben den Erbfaktoren — an der rispigen bzw. kolbigen Ausbildung des Blütenstandes beteiligt. Sollten später infolge örtlicher Stoffanhäufung oder infolge Abnahme der Assimilate die inneren Bedingungen andere werden, so bilden sich weibliche Blüten an der Rispe und männliche Blüten am Kolben; unter Umständen treten Zwitterblüten auf. In den reduzierten Staubblättern geht die Entwicklung oft bis zur Ausbildung der Pollenmutterzellen, in den reduzierten Fruchtblättern nicht selten bis zur Entstehung der Samenanlage, seltener bis zur Bildung der Embryosackmutterzelle. Es finden sich alle graduellen Abstufungen der Degeneration. Es kann auch die Unterdrückung des einen Komplexes so früh erfolgen, daß er nicht mehr nachweisbar ist; die Anlage scheint eingeschlechtig. Der Ausbildungsbeginn des männlichen Blütenstandes erfolgt zu einer Zeit, wo das Verhältnis der Assimilate zu den Nährsalzen gerade die für die Blühreife notwendige Größe erhalten hat. Haben die Assimilate ein größeres Übergewicht über die Aschenbestandteile erlangt, so erfolgt die Ausbildung des weiblichen Blütenstandes. Der weibliche Blütenstand reißt die Hauptmasse der Assimilate an sich, so daß die Spitze des Hauptsprosses unter den für das Wachstum der männlichen Blüten günstigen Bedingungen verbleibt. Die durch die Außenwelt auf das Soma ausgeübten Einflüsse treten bei willkürlicher Änderung der Außenbedingungen besonders deutlich in die Erscheinung.

II. Wasserkulturen.

a) Diffuses Licht.

Von der Crone normal¹⁾: Ausbildung normal. Männlicher Endstand, weiblicher Seitenstand.

Von der Crone ohne Kali: Wachstum stark gehemmt. Die Blätter werden dunkelgrün; sie trocknen von der Spitze und vom Rand her ein. Die Terminalinfloreszenz ist männlich, trägt jedoch an der

1) In dieser wie in allen folgenden Reihen wurden sechs Versuche ausgeführt. Als Versuchsobjekt diente eine reine Linie von *Zea Mays vulgaris*.

Basis einen oder mehrere weibliche Seitenäste. Achselblütenstände rudimentär. — In der stark kalibedürftigen Maispflanze kommt es infolge des Kalimangels zu einer Ernährungsstörung, wodurch die Assimilationsflächen besonders stark in Mitleidenschaft gezogen werden. So üben die Nährsalze einen entscheidenden Einfluß aus; es gewinnt das männliche Geschlecht die Oberhand. In den basalen Seitenzweigen der Spitzeninfloreszenz treten, da die Produktion der Assimilate vorübergehend gesteigert wird, Innenbedingungen auf, die eine Begünstigung des weiblichen Geschlechts bewirken.

Von der Crone ohne Eisen: Auf Kosten der im Samen enthaltenen Eisenmenge entstehen zunächst einige grüne Blätter. Alle späteren Blätter sind chlorotisch. Indifferenter Sproßscheitel. Unentwickelte Achselprodukte. — Der Mangel an Assimilaten ist so groß, daß Blühreife nicht eintritt.

Leitungswasser: Langsames, geringes Wachstum. Schwache weibliche Terminalinfloreszenz. Achselprodukte bleiben der geringen Baustoffmenge wegen unentwickelt. — Die Überlegenheit der Assimilate tritt der äußerst geringen Nährsalzzufuhr wegen schnell ein und gibt die Veranlassung für das auf einem sehr frühen Stadium einsetzende Blühen.

Destilliertes Wasser: Sehr starke Entwicklungshemmung. Geringes Wachstum. Unverzweigte weibliche Terminalinfloreszenz, die auf einem frühen Stadium der Entwicklung stehen bleibt. Indifferente Achselprodukte. — Die geringen Aschenbestandteile, welche der Same enthielt, sind bald aufgebraucht. Infolgedessen findet nur ein sehr geringes Wachstum statt. Der des Nährsalzmangels wegen weibliche Endstand stellt sehr bald sein Wachstum ein; allgemeine Erschlaffung setzt ein. Nährsalzdefizit, reichliche Wasserzufuhr und Mißverhältnis zwischen organischen und anorganischen Stoffen sind von wesentlichem Einfluß.

b) Abgeschwächtes Licht.

Von der Crone normal: Der weibliche Lateralkolben entfaltet sich später. Das Zeitintervall zwischen der Entfaltung der männlichen und weiblichen Blüten ist vergrößert. Manchmal bleibt der Kolben unentwickelt oder unentfaltet. — Infolge der Beeinträchtigung der Assimilation kommen die für die Entwicklung der weiblichen Blüten notwendigen Innenbedingungen spät, sehr spät oder gar nicht zustande. Die männliche Infloreszenz ist sehr gut entwickelt.

Von der Crone ohne Kali: Unverzweigter männlicher Spitzenstand. Indifferente Achselanlagen. — Die geringe Lichtmenge und der durch den Kalimangel bedingte Krankheitszustand der Blätter halten den Überschuß an Assimilaten auf geringer Höhe.

Von der Crone ohne Eisen: Steril. Indifferente Anlage am Sproßscheitel.

Leitungswasser: Unverzweigter androgyner Terminalstand. Achselinfloreszenzen rudimentär. — Die Nährsalzaufnahme wie die Assimilation stark herabgemindert. Jedoch ist der Mangel an Aschenbestandteilen größer. Nach Verbrauch organischer Stoffe für die weiblichen Blüten, haben sich die inneren Bedingungen geändert; es entstehen männliche Blüten. Es erfolgt infolge der Änderung des Innenzustandes eine Umkehrung der Entwicklung.

Destilliertes Wasser: Steril. Unter Umständen ist eine weibliche reduzierte Spitzeninfloreszenz vorhanden. — Die geringe Baustoffmenge bewirkt einen baldigen Entwicklungstillstand, die relative Assimilatenmenge Entwicklung der Makrosporophylle.

Die Ergebnisse der Wasserkulturen beweisen den Einfluß der Außenfaktoren. Großer Überschuß an Assimilaten läßt die weiblichen, geringerer die männlichen Blüten zur Entwicklung kommen. Die Monöcie geht bei Variierung der Außenbedingungen in Polyöcie über. Die Protandrie läßt sich durch Änderung des Milieus in Protogynie umwandeln. Bei schlechter Ernährung kann nicht nur Verweiblichung der Maispflanze eintreten, wie Werth annimmt, sondern es ist auch eine Vermännlichung möglich. Bei ganz bestimmten inneren Bedingungen, die durch verschiedene äußere Bedingungen herbeigeführt werden können, muß der eine oder andere Vorgang sich vollziehen. Von anderer Seite wurde eine Vermännlichung durch Verwendung von unterschwefelsaurer Magnesia in der Nährlösung erzielt. Die Untersuchungen, die den Einfluß der einzelnen Nährstoffe klarstellen sollen, sind nicht abgeschlossen. Kulturen in Zuckerlösungen, Asparaginlösungen¹⁾ und Nährlösungen der verschiedensten Zusammensetzung unter besonderer Berücksichtigung von Stickstoff und Phosphor müssen über diese Frage Klarheit bringen: Das Verhältnis vom Stickstoff zum Phosphor spielt sicherlich eine wesentliche Rolle. Die Beobachtung, daß sauer reagierende

1) Mit Asparagin ernährte Warmhauspflanzen schritten nach 4 Wochen — nach Anlegung des 6. Blattes — zur Blütenbildung; diese etwa 20 cm hohen Pflanzen hatten einen ♀ Terminal- und zwei ♀ Lateralkolben ausgebildet. Die ohne organische Stoffe, in fast sterilem Substrat gehaltenen Maispflanzen blühten erst in der 9. Woche; auch sie waren rein ♀.

Lösungen eine Verweiblichung bewirken, bedarf der Nachprüfung. Vielleicht ist der Reaktion des Substrates besonderer Wert beizumessen.

III. Freilandversuche.

Die Freilandversuche wurden mit derselben Rasse von *Zea Mays vulgaris* ausgeführt. Den Pflanzen wurde durch Dichtsaat die Möglichkeit zu voller Entwicklung genommen. Die Hemmung ist eine ganz verschiedene. Die einen Individuen vermögen, da sie zuerst keimen und den Boden mit ihren Wurzeln durchsetzen, zu verhältnismäßig ansehnlichen Pflanzen heranzuwachsen. Je später die Keimung erfolgt, je geringer der zur Verfügung stehende Bodenraum ist, um so stärker wird die Entwicklungshemmung sein. Je nach dem Grade der Hemmung wird nun die Geschlechtsqualität ausfallen. Man kann, abgesehen von einigen Zwischenformen, sieben Typen von Hungerpflanzen unterscheiden, die in der Regel schon durch ihre Größe kenntlich sind.

Gruppe	Mittlere Sproßhöhe	Geschlecht des Terminalstandes			Geschlecht des Achselstandes			Relative Häufigkeit in Proz.
		Basis	Mitte	Spitze	Basis	Mitte	Spitze	
I	55	♂	♂	♂	♀	♀	♀	25
II	40	♂	♂	(♂)	♀	(♀)	[♀]	2
III	31	♂	(♀)	[♀]	(♀)	[♀]	—	16
IV	25	(♀)	[♀]	—	♀	(♀)	[♀]	24
V	19	♂	♂	♂	[♀]	—	—	1
VI	12	—	—	—	—	—	—	17
VII	8	—	—	—	—	—	—	15

♀, ♂ entfaltet; (♀), (♂) nicht entfaltet; [♀], [♂] nicht entwickelt; — indifferent.

Die größten Pflanzen der Dichtsaat zeigen vermöge ihres gutentwickelten Wurzelsystems und ihres ausreichenden Lichtgenusses normales Wachstum. Bei der zweiten Gruppe tritt die geringere Versorgung mit den Bodennährstoffen zutage. Der terminale Blütenstand wird weiblich. Da der Stoffverbrauch bei der Blütenbildung sehr stark ist und Ersatz bei der geringeren Beleuchtung nicht so schnell beschafft werden kann, wird der Überschuß an Assimilaten geringer. Die Spitze des Terminalstandes wird männlich. Der Seitenkolben wird besser mit Assimilaten versorgt, so daß hier eine Änderung des Geschlechtes nicht eintritt. Es muß auch hier an ein Überwiegen der Erbanlagen über die inneren Bedingungen vielleicht gedacht werden. Bei dem Achselblütenstand entfaltet sich nur die Basis. Eine kurze Zwischenzone des Endstandes ist mit Zwitterblüten besetzt. Die Gruppe III hat noch geringere Wurzel Ausbildung. Wenn auch die assimilatorische Tätigkeit infolge Beschattung absolut geringer ist, so macht sich doch ein relatives

Überwiegen der Assimilate geltend. Der Endblütenstand, der meistens keine Seitenachsen anlegt, bildet nur männliche Blüten aus. Ist ein Seitenzweig angelegt, so zeigt er in zweizeiliger Anordnung weibliche Blüten. Die allerletzten Blüten können unter Umständen männlichen Charakter erhalten. Die kleine, nicht entfaltete Achselinfloreszenz ist rein weiblich. Die Assimilate überwiegen und fördern die Ausbildung der weiblichen Blüten. In Gruppe IV findet eine völlige Verweiblichung der Pflanzen statt, weil das Wurzelsystem sehr schwach ist und der Stoffquotient bald einen hohen Wert erreicht. Die Beeinträchtigung der Nährsalzaufnahme ist stärker als die der Assimilation. Bemerkenswert ist die durch innere Bedingungen veranlaßte Förderung des Seitenstandes. Die nächsten beiden Gruppen sind durch ihr schwaches Sproßsystem und ihr ganz kümmerliches Wurzelsystem charakterisiert. Die Kraft zur Bildung eines axillären Sprosses besitzen sie nicht. Während in der Gruppe V der relative Überschuß an Assimilaten nur gering ist und deshalb die Spitze nach Anlegung einer Anzahl weiblicher Blüten männliche entwickelte, ist die Gruppe VI nur imstande, mit dem geringen zur Verfügung stehenden Material weibliche Blüten zur Entwicklung zu bringen. In demselben Augenblick, wo die Assimilatenmenge für die weiblichen Blüten aufgebraucht ist, tritt auch schon infolge der allgemeinen Erschlaffung ein völliger Stillstand der Entwicklung ein. Die Überlegenheit der Assimilate über die Nährsalze ist dadurch gewährleistet, daß die Beeinträchtigung des Wurzelsystems eine weit stärkere ist als die des Sproßsystems. Im Ausnahmefall können einige männliche Blüten vorhanden sein. Die letzte Gruppe tritt nicht in Blühreife ein. Die Schwächung der Individuen ist eine so starke, daß der Zustand des Überwiegens der Assimilate nicht erreicht wird. Bald fehlt die Kraft zu jeglicher Neubildung. Die Pflanzen leiden unter dem Mangel an Nährsalzen, Wasser und Assimilaten.

Da alle übrigen Freilandversuche dieselben Ergebnisse zeitigten, will ich sie übergehen. Bei Kulturen auf nährstoffarmem Boden verschiebt sich die Zahl der relativen Häufigkeit — veranlaßt durch die verhältnismäßig stärkere Wirkung der Assimilate — zugunsten der letzten Gruppen. Bei Schattenkulturen nimmt infolge des größeren Einflusses der Nährsalze die Prozentzahl der ersten Gruppen zu; es treten hier, wenn auch sehr selten, rein männliche Individuen auf.

Um die Wirkung der Bedingungskomplexe des Bodens und der Luft festzustellen, läßt sich in manchen Fällen ein Vergleich zwischen Sproß- und Wurzelsystem mit Erfolg anwenden. Die Stärke der Ausbildung der assimilierenden und der die Bodensalze aufnehmenden

Flächen, die Menge der assimilierenden und der absorbierenden Teile wird unter Berücksichtigung der Außenbedingungen die Geschlechtsreaktion verständlich machen. In einfacher, wenn auch nicht genauer Weise läßt sich dieses Verhältnis durch die Feststellung der Frischgewichte von Sproß und Wurzel ermitteln. Es seien die bei einer Anzahl Schattenpflanzen gemachten Bestimmungen angeführt.

Sexualqualität	Endstand	Seitenstand	Gewichtsquotient S : W
Nicht blühend . . .	—	—	2
Rein männlich . . .	♂	—	2,5
Männlich + weiblich .	♂	♀	3,5
Rein weiblich . . .	♀	—	5

Bei den Wägungen wurden Blüten- bzw. Fruchtstände ausgeschaltet. Natürlich muß man bei dem Vergleich der Gewichtsquotienten vorsichtig sein. So lassen sich Pflanzen, die unter verschiedenen Bedingungen standen, nicht ohne weiteres in Parallele stellen. Lichtmenge und Nährsalzmenge, die infolge der bestehenden Verhältnisse sehr verschiedene sein können, sind stets zu berücksichtigen.

IV. Einzelversuche.

Zu diesen Versuchen wurden vier reine Linien von *Zea Mays dentiformis* verwendet. Mit diesen Rassen waren im Freiland dieselben Resultate wie mit der Rasse von *Zea Mays vulgaris* erzielt worden. Alle Dentiformisrassen sind durch starke basale Verzweigung ausgezeichnet. Es läßt sich nun die Beobachtung machen, daß diese grundständigen Sprosse androgyne oder, wenn auch selten, rein weibliche Terminalinfloreszenzen ausbilden. Manchmal ist der Endkolben von Hüllblättern umgeben wie der normale Seitenkolben. Diese Basalsprosse legen den terminalen Blütenstand zu einer Zeit an, wo die Assimilate eine bedeutende Überlegenheit über die Bodensalze erlangt haben; der Endstand muß deshalb weiblich werden. Wenn nach bedeutendem Stoffverbrauch der Vorrat an Kohlehydraten geringer wird, kommen alsdann männliche Blüten zur Entwicklung; die Achse ist zu einem Kolben geworden, der unten weibliche und oben männliche Blüten trägt. Diese androgyne Infloreszenz ist in manchen Fällen rispig verzweigt. Die Seitenäste tragen in zweizeiliger Anordnung am Grunde weibliche, an der Spitze männliche Blüten. Die Beobachtung, daß Randpflanzen fast regelmäßig androgyne oder im Ausnahmefall sogar rein weibliche Spitzenstände an den grundständigen Seitenzweigen entwickeln, zeigt deutlich den Einfluß des Lichtes. Die C-Assimilation ist bei den Rand-

pflanzen besonders stark. Auch bei sehr weitem Standraum ist der Prozentsatz der androgynen Spitzen der Basalzweige ein hoher. Ist die Bewurzelung dieser Zweige gut, so ist die Geschlechterverteilung normal; d. h. es wird ein männlicher Endstand und ein weiblicher Seitenstand angelegt. Die Versorgung mit Nährsalzen wird eine bessere, der starke Überschuß an C-Assimilaten tritt in der selbständig gewordenen Pflanze erst später ein. Experimentell läßt sich die Androgynie durch Beschneiden des Wurzelsystems der Seitenzweige herbeiführen, die normale Geschlechterverteilung dagegen durch Reduzierung der Blattflächen. Werden gleichalte und gleichgestaltete Seitensprosse zum Vergleich in einem Fall in der Wurzelbildung gehemmt und im anderen nicht, so tritt im ersten Fall Androgynie, im zweiten normale Ausbildung ein. Schneidet man den Hauptsproß in einem frühen Entwicklungsstadium ab, so bilden sich Seitenzweige mit normaler Geschlechterverteilung. Kappt man die Hauptachse später, so ist ein hoher Prozentsatz der Spitzen androgyn. In der Literatur finden sich entgegengesetzte Beobachtungen angegeben. Müller und Blaringhem haben durch Beseitigen des Hauptsprosses an den Seitensprossen androgyn Terminalinfloreszenzen, Werth dagegen eine normale Geschlechteranordnung erzielt. Der Zeitpunkt des Eingriffes, ebenso Licht und Bodenbeschaffenheit sind von entscheidender Bedeutung. Die Menge der gespeicherten Assimilate und die Stärke der Bewurzelung unter Voraussetzung der Möglichkeit der Nährsalzaufnahme sind für das Geschlecht bestimmend. Entfernt man auf einer frühen Entwicklungsstufe die obere Hälfte des Hauptsprosses und verhindert die Seitenzweige an der Entwicklung, so wird die oberste Achselinfloreszenz androgyn. Die Durchführung der Verletzung in einem noch jüngeren Stadium würde die Entstehung einer rein männlichen Achselinfloreszenz herbeigeführt haben. Störung der Assimilation, ununterbrochene Nährsalzzufuhr ändern die inneren Bedingungen. Jedoch läßt sich der Vorgang auch durch Korrelation erklären. Der oberste Achselsproß übernimmt die Funktion der Spitze, nachdem die inneren Hemmungen ausgeschaltet sind. Daß aber die Ernährungsbedingungen ausschlaggebend sind, läßt eine Versuchspflanze erkennen, bei der das Wurzelsystem verkleinert und die Achselsprosse beseitigt waren. Die Spitzeninfloreszenz wurde weiblich.

Blaringhem erzielte eine teilweise Vermännlichung einer Achselinfloreszenz durch Torsion der Hauptachse um 360°. Blaringhem nimmt an, daß durch besondere Eingriffe die Pflanze in einen Zustand des Irrewerdens gerät und dann abnorme Formen auf Grund vor-

handener Potenzen entstehen. Ich glaube, daß wir auch ohne diesen „Zustand“ auskommen. Im Experiment von Blaringhem ist der Zustrom der Nährsalze besonders stark, die Versorgung mit Assimilaten dagegen gehemmt.

Durch Gewächshauskultur wird die Protandrie verstärkt. Das Zeitintervall zwischen dem männlichen und weiblichen Stadium wird vergrößert. In sehr vielen Fällen kommen die Kolben gar nicht zur Entfaltung. Alle Autoren geben für den Mais Protandrie an, nur Kerner allein Protogynie. Ich nehme an, daß Kerner Pflanzen beobachtete, die eine sehr geringe Nährsalzzufuhr besaßen; sei es, daß sie sehr trocken, sei es, daß sie auf einem außerordentlich geringwertigen Boden standen. Im Experiment läßt sich Protogynie und Protandrie durch die Wahl der Außenbedingungen erzielen.

Daß für das Gelingen der Versuche der richtige Zeitpunkt gewählt werden muß, ein zu spätes Eingreifen erfolglos bleiben muß, da die Entwicklung nicht mehr abgeändert oder gehemmt werden kann, ist selbverständlich. Ebenso muß man mit einer verschiedenen Plastizität der Maisrassen rechnen. Übereinstimmend lassen auch diese Versuche den Einfluß der Bedingungskomplexe des Bodens und der Luft einwandfrei erkennen.

V. Androgynie als Atavismus.

Iltis glaubte die Androgynie als einen Atavismus auffassen zu müssen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir in den Pflanzen mit androgynen Infloreszenzen eine Form vor uns haben, die ein unseren theoretischen Forderungen entsprechendes phylogenetisches Stadium der Maispflanze darstellt. Denn mit Recht nehmen wir wohl an, daß die Urform des Maises einen zwittrigen Endstand besaß, aus dem sich die androgyn Terminalinfloreszenz entwickelte. Aus dieser ging dann, von allen Zwischenformen abgesehen, durch räumliche Scheidung die heutige Form hervor. Die ursprüngliche Zweizeiligkeit der Hauptachse ging in Mehrzeiligkeit über. So kann man mithin bei der androgynen Infloreszenz mit gewissem Recht von einem Rückschlag sprechen. Iltis nimmt an, daß latente Potenzen existieren, die unter besonderen Verhältnissen aktiv werden. Alle nicht in die Erscheinung tretenden Potenzen als atavistische aufzufassen, scheint mir nicht zulässig; denn es gibt gewisse Potenzen, die noch nie wahrgenommen wurden, da sie unter Einflüssen zur Entfaltung kommen, die bis jetzt noch niemals — weder in der Natur noch im Experiment — eingewirkt haben. Bei der Deutung von Modifikationen als Atavismen, als phylogenetische Reminiszenzen

muß man meines Erachtens sehr vorsichtig sein. Kombinationsatavismen und Mutationsatavismen ist vielleicht ein etwas größerer Wert beizumessen. Gräbner scheint es gelungen zu sein, aus stark heterozygotischem Material Homozygoten gezüchtet zu haben, die nur noch androgynе Blütenstände ausbilden. Man könnte von Isolierung einer atavistischen Form sprechen. Allerdings scheinen die Versuche nicht zu Ende geführt worden zu sein.

Es ist hier auch die Stelle, kurz darauf hinzuweisen, daß die Auffassung des weiblichen Kolbens als Verwachsungsprodukt von Seitenästen sich nicht aufrecht erhalten läßt. Alle für diese Deutung angeführten Gründe sind nicht stichhaltig. Die Auflösung des Kolbens in Seitenäste, die ab und zu beobachtet werden kann, spricht ebenfalls nicht für die Auffassung von Harshberger, Schumann und Schellenberg-Kirchner; denn sie ist durch Wachstumshemmung bzw. Zerstörung des Hauptvegetationspunktes und durch nachträgliches Heranwachsen der Seitenäste herbeigeführt. Durch Störung der Korrelationen wird diese Mißbildung erzeugt. Im Experiment läßt sich das leicht zeigen. Mir scheinen die androgynen Infloreszenzen ein sicherer Beweis für die Annahme, daß der Kolben, wie schon Goebel auseinandersetzte, als Hauptachse mit verkümmerten Seitenachsen zu deuten ist. Rispen- und Rispenkolben sind homologe Gebilde.

Von Iltis wurde auch die Ansicht vertreten, daß die Androgynie im ursächlichen Zusammenhang mit dem Erreger des Maisbrandes, *Ustilago Maydis*, stünde. Da in allen von mir beobachteten Fällen nie Maisbrand auftrat, kann die Ustilagoinfektion nicht als Veranlassung der Androgynie gelten. Androgynе Formen stellen durch Ernährungseinflüsse bedingte Modifikationen dar.

VI. Die Zweckmäßigkeit der Reaktionen?

Werth, der, wie schon erwähnt, nur eine Verweiblichung der Maispflanze beobachten konnte, bezweifelt eine Lösung der Frage auf rein mechanistischem Wege und begnügt sich mit der Feststellung, daß das Verhalten ökologisch verständlich ist. Den Pollen könne die Pflanze von einer anderen Pflanze entlehnen, die Samenanlage aber nicht. Ist dieses Verhalten ganz abgesehen davon, daß eine extreme Hungerpflanze auch vermännlicht werden kann, wirklich so zweckmäßig? Selbstbestäubende Zwitterblüten würden entschieden von größerem Nutzen sein. Die Unzweckmäßigkeit, Zwitterblüten anzulegen und dann nur ein Geschlecht zu entwickeln, ist doch nicht von der Hand zu weisen. Schädlich wird Inzestzucht erst nach einer Anzahl von Generationen.

Am zweckmäßigsten wären kleistogame Blüten. Durch Kleistogamie wäre bei größter Stoffersparnis und größter Sicherheit die größte Samenzahl gewährleistet. Bedenken wir aber nun, daß eine Vermännlichung wie eine Verweiblichung der Maispflanze möglich ist, so vermögen wir der Auffassung vom zweckmäßigen Reagieren uns nicht anzuschließen. Und gehen wir alle konstatierten Reaktionen einmal durch, so werden wir bei vielen keinen Nutzen und bei manchen sogar unter Umständen einen Schaden feststellen können. Es gibt nutzlose Reaktionen, die dem Individuum nicht schädlich sind, im Organismenreich in Fülle. Da im Laufe der Phylogenie Pflanzen mit schädlichen Reaktionen der Vernichtung anheimfielen, sind solche mit unschädlichen und mehr oder weniger nützlichen Reaktionen übriggeblieben. Da eine große Anzahl von Bedingungen im Experiment gewählt werden können, die in der freien Natur niemals auftreten, so ist es nicht zu verwundern, daß wir unter Umständen völlig unzulässige Reaktionen finden. Ein den Zwecken dienstbares Reagieren gibt es nicht. Nach streng kausalen Gesetzen läuft das Geschehen ab. Jedes Lebewesen muß so auf die äußeren Einflüsse reagieren, wie es vermöge den ihm eigenen Potenzen reagieren muß. Für jede bestimmte Faktorenzusammenstellung gibt es nur eine Reaktion. Eine absolute Zweckmäßigkeit werden wir nie, eine relative in einer Anzahl von Fällen nachweisen. Die Frage nach dem Zweck können wir niemals objektiv entscheiden, da die Hauptfrage: Welches ist der Zweck der Lebewesen und der Dinge überhaupt? für uns wohl ein unlösbares Rätsel bleiben wird. Die Ursache des Geschehens läßt sich ermitteln, der Zweck nur annehmen. Die Wissenschaft vermag ihre Aufgabe, die Grenzen der Erkenntnis weiter hinauszurücken, nur durch mühsame, auf das Kausale gerichtete Forschungsarbeit zu lösen.

VII. Schlußbetrachtung.

Auf Grund von Freilandversuchen, bei denen sich nur eine geringe Zahl aller erdenklichen Kombinationen äußerer Faktoren realisieren läßt, ist die Bildung eines abschließenden Urteils über die Reaktionsmöglichkeiten eines Organismus nicht möglich. Der von Werth gezogene Schluß, daß es eine Vermännlichung beim Mais nicht gibt, ist nur innerhalb bestimmter Grenzen richtig. Durch die vorliegenden Versuchsergebnisse ist es zur Gewißheit geworden, daß auch eine Verweiblichung eintreten kann. Es scheint mir unberechtigt, an den Resultaten Goebels zu zweifeln. Die Maishungerpflanzen von Goebel standen unter dem Einfluß stark verringerter C-Assimilation

und relativ weniger stark beeinträchtigter Nährsalzaufnahme; die Bildung der männlichen und die Unterdrückung der weiblichen Blüten ist deshalb ohne weiteres verständlich.

Alle Versuche haben überzeugend gezeigt, daß das Geschlecht von den Außenfaktoren abhängig ist. Alle die Assimilation heraufsetzenden Faktoren begünstigen die Entwicklung der weiblichen, alle die Nährsalzaufnahme fördernde die der männlichen Blüten. Es handelt sich nicht um auslösende, sondern um trophische Reize. Bei einem bestimmten Zuckerüberschuß werden die männlichen, bei einem etwas höheren die weiblichen Blüten zur Entwicklung gebracht. Die Anlage der Blüte ist zwittrig; durch sehr frühes Unterdrücken eines Geschlechtes kann sie eingeschlechtig erscheinen. Der größere oder geringere Überschuß an organischen Stoffen wirkt nun nicht direkt auf die Meristeme ein. Wir müssen annehmen, daß bestimmte innere Sekrete, Hormone, bei bestimmten inneren Bedingungen gebildet werden. Je nach dem Verhältnis der organischen zu den anorganischen Substanzen werden Wuchshormone, männliche oder weibliche Geschlechtshormone erzeugt. So entstehen z. B. bei optimalem Zuckerüberschuß Reizstoffe, welche die weiblichen Geschlechtsorgane im Wachstum fördern. Eine definitive Lösung dieser schwierigen Fragen ist vorläufig nicht zu erwarten. Die Versuche sind fortzusetzen, damit wir der Lösung dieser Probleme näherkommen. Es muß unser Ziel sein, die Stoffe morphogenetischer Wirkung, die vegetativen und reproduktiven Hormone, sowie die Orte und die letzten Erreger der Sekretion zu ermitteln. Vielleicht sind sehr einfache, vielleicht aber auch ganz komplizierte Stoffe als Hormone tätig.

Die bisherigen Ergebnisse seien nochmals kurz zusammengefaßt. Der normale Entwicklungsgang einer Pflanze ist ein Spezialfall der zahlreichen Entwicklungsmöglichkeiten. Durch die Außenbedingungen wird eine dieser Möglichkeiten verwirklicht. In der Ontogenie ist die Höherentwicklung das Ergebnis intensiver C-Assimilation und verhältnismäßig geringer Nährsalzaufnahme. Das Verhältnis der C-Assimilate zu den Aschenbestandteilen ist entscheidend. Die Quantität der Blüten ist von der Baustoffmenge, die Qualität von der Größe des Stoffquotienten abhängig. Bei optimaler Größe dieses Quotienten werden die weiblichen, bei infraoptimaler die männlichen Blütenorgane entwickelt. Die Rhythmik der Blütenbildung ist modifizierbar. Das Zeitintervall zwischen männlichem und weiblichem Stadium wird durch Einschränkung der C-Assimilation verlängert, durch Nährsalzentzug verkürzt. Bei relativer Nährsalzarmut geht die Protandrie in Protogynie über. Die unter

gewöhnlichen Verhältnissen auftretende Monöcie geht bei Abänderung der Außenfaktoren in Polyöcie über. Alle erzielten Mais-Formen stellen Modifikationen dar. Das Auftreten neuer Genotypen wurde durch die Außeneinflüsse nicht herbeigeführt. Die androgyne Infloreszenz ist eine durch Ernährungseinflüsse bewirkte Modifikation; eine direkte Abhängigkeit dieser Erscheinung von dem Maisbranderreger besteht nicht. Die Reaktionen können unter Berücksichtigung der der Pflanze zu Gebote stehenden Mittel nicht als zweckmäßig angesehen werden. Der Maiskolben ist morphologisch als Hauptachse mit verkümmerten Seitenachsen zu deuten. Für die Praxis bieten die Ergebnisse in bezug auf Züchtung und Anbau sowohl bei Korn- als auch bei Futtergewinnung beachtenswerte Hinweise.

Der Mitteilung liegen Versuche zugrunde, die in den Jahren 1920 und 1921 im Botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Bonn-Poppelsdorf angestellt wurden¹⁾.

Literatur.

- Benecke, W., Bot. Zeitung 1906, Jahrg. 64, II. Abt., Nr. 7, p. 6.
 Blaringhem, O., Mutation et traumatismes . . . Paris 1908.
 Correns, C., Jahrb. f. w. B. 1907, Bd. XLIV, p. 124ff. und 1908, Bd. XLV, p. 661ff.; Handw. d. Naturw. 1913, Bd. IV, p. 974ff.
 Fischer, H., Flora 1905, Bd. XCIV, p. 478.
 Goebel, K., Einleitung in die exp. Morph. 1908, p. 5ff. und 117ff. Dasselbst die ältere Literatur. Biol. Zentralbl. 1910, Bd. XXX, p. 695.
 Graebner, P., Ber. d. D. bot. Ges. 1912, Jahrg. 33, p. 10ff.
 Harshberger, J. W., Contr. f. t. Pennsylvania botanical laboratory 1897, I, p. 77.
 Iltis, H., Zeitschr. f. ind. Abst. u. Ver. 1911, Bd. V, p. 38ff.
 Klebs, G., Flora. Neue Folge 1918, Bd. XI, p. 128. Dasselbst die ältere Literatur.
 Loew, O., Flora 1905, Bd. XCIV, p. 124.
 Noll, F., Sitzber. d. Niederrh. G. f. Nat. u. Heilk., Jahrg. 1907, p. 3. Bonn.
 Müller, K., Bot. Zeitung 1858, Jahrg. 16, Nr. 40, p. 217.
 Flora 1921. Neue Folge Bd. XIV, p. 30ff. und p. 81.
 Riede, W., Flora 1921. Neue Folge, Bd. XIV.
 Schellenberg, H. C. und Kirchner, O. in Kirchner, Loew, Schröter, Lebensg. d. Bl. 1912, Lief. 15, p. 213.
 Schumann, K., Festschr. f. Ascherson 1904, p. 137.
 Werth, E., Mitt. d. Biol. Reichsanst. 1920, Heft 18, p. 11 ff.

1) Auch die Birke scheint ein günstiges Objekt für Geschlechtsuntersuchungen zu sein. Einige Beobachtungen ergaben, daß Sonnenbäume fast rein ♀, Schattenbäume fast rein ♂ sind. Das Verhältnis der ♂ zu den ♀ Blüten nimmt nach der Spitze hin zugunsten der ♂ zu; die Geschlechtsverhältniszahl $\frac{\text{♂}}{\text{♀}}$ wird größer.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [115](#)

Autor(en)/Author(s): Riede Wilhelm

Artikel/Article: [Die Abhängigkeit des Geschlechtes von den außenbedingungen
259-272](#)