Untersuchungen über den anatomischen Bau der Staub- und Fruchtblätter bei Lythrum Salicaria mit Beziehung auf das „Illegitimitätsproblem".

Von **G. Tischler.**

(Mit Tafel III und 8 Abbildungen im Text.)

In den letzten Jahren ist von verschiedenen Seiten versucht worden (Stevens 1912, Gregory 1914, Dahlgren 1916), die Resultate zytologischer und histologischer Gametophytenforschung bei heterostylen Pflanzen für das seit Ch. Darwin (1862, 1877), H. Müller (1875) u. a. bekannte und vielfach dargestellte „Illegitimitätsproblem" zu verwerten. Haben wir hier doch eine besondere und in verschiedenen Abstufungen vorhandene Äußerung von Selbststerilität, die auch in der morphologischen Ausbildung der Staub- und Fruchtblätter resp. einzelner ihrer Teile einen Ausdruck gefunden hat. Dies wurde bereits von den ersten Entdeckern der diesbezüglichen Tatsachen ökologisch gedeutet und die Erscheinung benutzt, um eine Erklärung für die mangelnde Autogamie anzubahnen.

Wir brauchen an dieser Stelle altbekanntes über „di"- und „trimorphe" Blüten nicht zu wiederholen. Wir erinnern nur daran, daß nach der geltenden Ansicht allein „zusammengehörende" Pollenkörner und Fruchtblätter eine zum vollen Erfolg führende „legitime" Befruchtung gewährleisten. Ein äußeres Anzeichen dafür, daß auch die Fruchtblätter in gewissen Größenverhältnissen ihrer Zellen den verschieden großen Pollenkörnern „angepaßt" erscheinen, pflegt man in der verschiedenen Größe der Narbenpapillen — wenigstens bei gewissen Heterostylen — zu sehen: der langgriffligen Form kommen die größten, der kurzgriffligen die kleinsten zu. So ist's bei Primula, so soll's auch bei Lythrum Salicaria sein.

Bisher hat aber noch niemand einen wirklichen Nutzen der Papillengröße für die „entsprechenden" Pollenkörner nachgewiesen. Und allen Versuchen, einen solchen zu erschließen, ist seit Correns'

(1889) klaren Auseinandersetzungen bei Primula eigentlich der Boden entzogen. Dieser Forscher führt nämlich aus, daß (pag. 270) sich die Längen der Narbenpapillen „wohl als Anpassung an die Dicke der Körner auffassen lassen, aber nur in dem Sinne, das Auffangen der Körner zu erleichtern. Zur Erklärung der weniger günstigen Resultate illegitimer Kreuzung kann diese Anpassung nichts beitragen . . . Man könnte nur annehmen, die langen Papillen ließen die kleinen Körner, die kurzen Papillen die großen nicht so gut keimen, als die ihrer eigenen Größe entsprechenden.“ Aber gerade diese Möglichkeit sei schon durch Strasburger (1886) widerlegt. So sei höchstens daran zu denken, daß die großen Narbenpapillen eventuell besser zum Festhalten des großen Pollens dienten; allein auch diese „Anpassung“ könne nur sehr unvollkommen sein, da die einen Körner nicht leichter oder nicht schwerer als die anderen auf der Narbe blieben. Völlig hat Correns bekanntlich den durch Delpinos Vermutung aufgekommenen Irrtum zurückgewiesen, als wenn die Größe der Pollenkörner eine Anpassung „an die Länge des bei legitimer Befruchtung zurückzulegenden Griffelweges“ wäre, nachdem schon Darwin (1877, pag. 217) Zweifel an Delpinos Erklärung geäußert hatte.

Nichtsdestoweniger pflegen die Blütenbiologen nach wie vor im Anschluß an H. Müller zu betonen, daß es verständlich erscheine, wenn Narbenpapillen, Griffellängen und Pollenkörner von so ungleichen Dimensionen nicht in gleichem Grade für einander „passen“ können. Und noch einer der Führer moderner Blütenbiologie, v. Kirchner (1911, pag. 151) schließt sich dieser Auffassung vollinhaltlich an. Ja selbst Neger (1913), der durchaus bestrebt ist, stets nach Möglichkeit die kausalanalytische Seite der Anpassungsprobleme zu betonen und die „Gelegenheitsanpassungen“ scharf von den „direkten“ zu sondern, spricht (pag. 594) davon, daß „der für hochinserierte Narben bestimmte Pollen (aus hochinserierten Antheren stammend) auch durch etwas beträchtlichere Größe ausgezeichnet und durch reichere Versorgung mit Reservestoffen besser geeignet (v. m. gesp.) sei, den langen Weg in langen Griffeln zurückzulegen als der Pollen aus tiefinserierten Staubgefäßen.“

Indes sind Versuche, diesen scheinbar gut fundierten Ökologismus kausal aufzuklären, relativ selten gemacht worden. Eigentlich kommt nur v. Nägeli (1884) in Betracht, welcher (pag. 162) dachte, daß sich die ungleiche Größe der Pollenkörner (und wir dürfen wohl hinzufügen: eventuell auch der Narbenpapillen) vielleicht „einfach aus

der bei den Vegetationsorganen allgemein gültigen und auch bei Fortpflanzungsorganen zuweilen eintreffenden Erscheinung erklären" lasse, „daß bei übrigens gleicher Beschaffenheit höher gelegene Teile stets rascher sich entwickeln und eine beträchtlichere Größe erreichen als die entsprechenden tiefer gelegenen Teile". Bei Neger, der sich bemüht hat, alles wichtige Material zusammenzutragen, um das Zustandekommen der Ökologismen „physiologisch" zu erklären, finden wir nichts über unser Problem und nur pag. 637 eine zusammenfassende und sehr resignierte Diskussion darüber, wie allgemein die Ökomorphosen der zoidiogamen Blütenanpassungen entstanden seien, aus der wir leider spezielle Erklärungen nicht entnehmen können. Wir stehen also vor einem Dilemma. Der tatsächlich bei gewissen Pflanzen nachzuweisenden Korrespondenz verschieden großer Pollenkörner und Narbenpapillen steht kein greifbarer Nutzen dieser „Anpassung" gegenüber. Der Ökologismus müßte also erst bewiesen werden. Und da wollen wir einmal radikal fragen: Ist er denn überhaupt vorhanden? In unserer Skepsis werden wir noch bestärkt, wenn wir sehen, daß es trimorph-heterostyle Gewächse gibt, die daneben kleistogam sein können, also gerade bei der sonst verpönten illegitimen Bestäubung Samen produzieren. Das gab schon Darwin (1877, pag. 277 ff.) für Oxalis und Biophytum an.

Für dimorph-heterostyle Spezies haben nun Stevens (1912) bei Fagopyrum und (in geringerem Maße) bei Houstonia, sowie Dahlgren (1916) bei Primula gezeigt, daß höchstens unbedeutende Größenunterschiede der Chromosomen von der heterotypen Teilung an als Unterschiede in Frage kämen, keinesfalls aber an eine tatsächliche Scheidung zweier Chromosomenkomplexe zu denken sei, die als Grundlage für eine Scheidung zweier genotypisch verschiedener „Erbqualitätenträger" vorausgesetzt werden müßte. Und Dahlgren (1916, pag. 10) sagt zusammenfassend: „Ich halte es für wahrscheinlich, daß die verschiedene Größe der Chromosomen und Kerne der beiden Formen . . . kein morphologischer Ausdruck verschiedener Vererbungseigenschaften ist." Schon vorher (Tischler 1915, pag. 238) hatten wir selbst den trophischen Charakter dieses Phänomens betont.

Es wird auffallen, daß bisher noch keine trimorphe Spezies studiert wurde, die doch allein an ein und demselben Individuum zwei sehr verschieden große Pollenkornsorten produziert. Wenn hier wirklich an eine Scheidung der „Erbqualitäten" zu denken wäre, die, nach allem was wir wissen, normal bei der Reduktionsteilung erfolgen würde,

müßte die genotypisch einheitliche Pflanze doch aus sämtlichen Pollenmutterzellen der größeren wie der kleineren Antheren noch beiderlei Pollenkornsorten bilden und in ersteren würden dann die „kleiner bleibenden", in letzteren die „zu größeren bestimmten" degenerieren, etwa wie sich das Correns (1916) bei der Bildung von zweierlei sexuell different determinierten Pollenkornformen zunächst dachte. So könnte wenigstens eine Scheidung eintreten und auch diese nur, wenn das Individuum in mindestens einem Gen heterozygot wäre (s. a. Dahlgren 1916, pag. 9).

Untersuchungen von Barlow (1913) haben ja in der Tat gezeigt, daß zwar die langgriffligen Individuen von Lythrum Salicaria und Oxalis Valdiviana homozygotisch, die mittel- und kurzgriffligen aber homo- und heterozygotisch sind[1]).

Wenn wir den mittelgroßen und kleinen (gelben) Pollen von Lythrum als eine Sorte nehmen und diesem den großen (grünen) als eine zweite gegenüberstellen, wozu wir in gewisser Beziehung ein Recht hätten (Tischler 1917 b), da erstgenannter Pollen Fett, letztgenannter Stärke als Reservestoff führt, so würde unsere Annahme von einer Spaltung der „Erbqualitäten" wenigstens bei den mittel- und kurzgriffligen heterozygoten Formen immerhin möglich sein.

Ich studierte zu diesem Zwecke eingehend die Teilungen der Pollenmutterzellen, aber ein Unterschied ließ sich bei Lythrum ebensowenig wie bei den von Stevens und Dahlgren untersuchten heterostyl-dimorphen Spezies herausfinden. Die vier Abkömmlinge einer Pollenmutterzelle hatten untereinander gleich große Kerne und Chromosomen. Freilich ist die Chromosomenbeurteilung, sowohl was die Zahl als auch was die Größe anlangt, bei dieser Spezies sehr schwierig. Ich habe mir große Mühe gegeben zu einem Resultat zu kommen, das jeden Zweifel ausschließt, kann mich aber nicht völlig befriedigt zeigen. Indes ist es mir ziemlich sicher, daß die haploide Zahl 24 ist. Man wolle auf Taf. III die Fig. 1a—1d näher vergleichen. Hier handelt es sich um Diakinesestadien der kleinsten Stamina eines langgriffligen Individuums. Im ganzen sind auf den vier Schnitten 17 Zellen zur Abbildung gekommen. Die Zellen I, II, III, IV, und XI, XIV, XVII haben nur angeschnittene oder gar keine Kerne mehr. Im übrigen zählte ich für

1) Ganz Ähnliches gilt nach Bateson und Gregory (1905) auch für die dimorphe Primula sinensis. Hier sind die langgriffligen Pflanzen homo-, die kurzgriffligen homo- und heterozygot (vgl. dazu Tischler 1917b, pag. 462—463).

		Schnitt a		Schnitt b		Schnitt c		Schnitt d			
Zelle	I	= 15	+	—		—		—	=	—	
„	II	= 10	+	—		—		—	=	—	
„	III	= 1	+	—		—		—	=	—	
„	IV	= —		—		—		—	=	—	
„	V	= 17	+	7		—		—	=	24	
„	VI	= 22	+	2		—		—	=	24	
„	VII	= 24		—		—		—	=	24	
„	VIII	= 11	+	—	+	13		—	=	24	
„	IX	= 12	+	—	+	12		—	=	24	
„	X	= —		—		3	+	21	=	24	
„	XI	= —		—		—		1	=	—	
„	XII	= —		—		17	+	7	=	24	
„	XIII	= —		—		8	+	16	=	24	
„	XIV	= —		—		—		6	=	—	
„	XV	= —		—		7	+	16	=	23	(ein Chromosom scheint zu fehlen)
„	XVI	= —		—		4	+	18	=	22	(zwei Chromosomen scheinen zu fehlen)
„	XVII	= —		—		—		15	=	—	

NB. Die Figur 1 b lag im Schnitt 1 c (in einer anderen optischen Ebene) in den grau getönten Partien.

Der Grund, warum ich nicht völlig von diesem anscheinend eindeutigen Resultat befriedigt bin, ist der, daß ich die einzelnen sichtlich verschieden großen Chromosomen in den einzelnen Kernen nicht identifizieren konnte. In einigen fiel mir nur ein besonders großes bivalentes Chromosom auf. Dies müßte, streng genommen, überall vorhanden sein, und davon konnte ich mich nicht überzeugen. Außerdem sind manche von den kleineren Chromosomen nur nach sehr gewissenhafter Prüfung von Chromatinkörnchen zu scheiden. Die von Winge (1917) neulich gerügte Möglichkeit einer objektiv falschen Zählung, da man unwillkürlich nach „schönen“ Zahlen suche, mag auch hereinspielen, soviel Selbstkritik ich mich auch anzuwenden bemühte. Das Ideal, alle 24 Chromosomen in jedem Kern nach Größe und Form zu unterscheiden, wurde leider auch nicht im entferntesten erreicht. Das aber sehen wir hier schon mit Sicherheit: die Kerne selbst sind nicht alle untereinander gleichgroß und noch weniger ihre Chromosomensätze. Trophische Einflüsse spielen also bereits hier eine Rolle.

Mehr anmerkungsweise sei noch der diploiden Zahl gedacht. Diese aber gelang es mir trotz der vielen somatischen Teilungen, die ich ansah, noch schwieriger festzulegen, da die Chromosomen ganz außerordentlich zusammen verklumpen. Schließlich habe ich mit $^1/_{14}$ Winkel-Ölimmersion, ganz starken Okularen und völlig ausgezogenem Tubus gearbeitet und die Linearvergrößerung auf 2800—2900 gebracht. So wurde auch Fig. 2 gezeichnet, in der man deutlich 48 Chromosomen

sieht. Meistens wurde diese Zahl nicht erreicht, mehr als 48 Chromosomen sah ich aber nirgends.

Daß die Größe der Chromosomen zur Kerngröße und diese zur Zellgröße bei sonst gleichen äußeren und inneren Verhältnissen in fester Proportion steht, lehren die Erfahrungen, welche zur Aufstellung der bekannten Regel von der „Kernplasmarelation“ führten. Um nun die extrem verschiedenen Pollenkörner an einem und demselben Individuum gleich nach ihrer Bildung miteinander vergleichen zu können, mußte ich mittelgrifflige Exemplare nehmen. Da es sicher sehr schwer ist, genau gleiche Stadien zu determinieren, wählte ich sie im Leptonema, der Synapsis und unmittelbar nach der homöotypen Mitose, wo der Pollen noch von der verschleimten Membran der Pollenmutterzellen zusammengehalten wird und die Chromosomen noch als gesonderte Zentren zu erkennen sind. In Fig. 3a und 3b sehen wir Leptonema und Synapsis bei den kleinsten, in Fig. 4a und 4b desgleichen bei den größten Pollenmutterzellen. Größenunterschiede sind zwar vorhanden, aber nicht sehr bedeutend. Für die jungen Pollenkörner, die in Fig. 5 und 6 gezeichnet sind, habe ich, um möglichst verschiedenes nebeneinanderzustellen, Tetraden von dem größten Pollen kurzgriffliger und solche von dem kleinsten langgriffliger zur Anschauung gebracht.

In den von mir untersuchten mittelgriffligen Exemplaren maßen bei dem ganz jungen Pollen, der noch von der gemeinsamen Pollenmutterzellmembran umgeben war, von den drei in einem Mikrotomschnitt jeweils zusammenliegenden Zellen einer Tetrade (in μ ausgedrückt) beispielsweise die Zellen und Kerne wie folgt — es werden die mittleren Durchmesser von je zwei Messungen angegeben:

a) bei den größten Stamina.

$Z_I = 9{,}8\ \mu$	$Z_I = 9{,}8\ \mu$	$Z_I = 7{,}4\ \mu$	$Z_I = 5{,}6\ \mu$
$K_I = 4{,}7\ \mu$	$K_I = 4{,}7\ \mu$	$K_I = 4{,}3\ \mu$	$K_I = 4{,}3\ \mu$
$Z_{II} = 10{,}2\ \mu$	$Z_{II} = 9{,}8\ \mu$	$Z_{II} = 8{,}2\ \mu$	$Z_{II} = 7{,}8\ \mu$
$K_{II} = 4{,}7\ \mu$	$K_{II} = 4{,}7\ \mu$	$K_{II} = 4{,}3\ \mu$	$K_{II} = 4{,}7\ \mu$
$Z_{III} = 9{,}8\ \mu$	$Z_{III} = 9{,}8\ \mu$	$Z_{III} = 8{,}2\ \mu$	$Z_{III} = 7{,}4\ \mu$
$K_{III} = 4{,}7\ \mu$	$K_{III} = 5{,}2\ \mu$	$K_{III} = 4{,}3\ \mu$	$K_{III} = 4{,}3\ \mu$

b) bei den kleinsten Stamina.

Das bedeutet aber, daß sowohl die Zell-, wie vor allem die Kerninhalte nicht sehr verschieden in ihrer Größe bei beiden Pollenkornsorten sind, wenn auch der größere Pollen etwas im Wachstum gefördert ist.

Im vollkommen reifen Pollen maß ich z. B. für mittelgrifflige Blüten folgende Größen. (Ich gebe dabei wieder in mittleren Durch-

messern an, bin mir aber klar, daß diese eigentlich noch weniger exakt sind, als vorhin, da hier die Kerne, zumal die generativen, sehr langgestreckt sind und das Mittel aus zwei Maßen für Länge und Breite noch sehr von dem „idealen" differieren mag. Für die Größenordnungen, die in Betracht kommen, ist dieser Fehler aber ziemlich belanglos.)

a) bei den größten Stamina.		b) bei den kleinsten Stamina.	
I. Pollen . . .	= 34 μ	I. Pollen . . .	= 18,5 μ
Inhalt . . .	= 32,8 μ	Inhalt . . .	= 17 μ
vegetativer Kern	= 5,5 μ	vegetativer Kern	= 5,4 μ
generativer Kern	= 4,3 μ	generativer Kern	= 3,9 μ
II. Pollen . . .	= 33,2 μ	II. Pollen . . .	= 18 μ
Inhalt . . .	= 30,8 μ	Inhalt . . .	= 14,4 μ
vegetativer Kern	= 6,2 μ	vegetativer Kern	= 6,3 μ
generativer Kern	= 4,9 μ	generativer Kern	= 4,5 μ
III. Pollen . . .	= 32,8 μ	III. Pollen . . .	= 17,5 μ
Inhalt . . .	= 30,8 μ	Inhalt . . .	= 15,2 μ
vegetativer Kern	= 5,4 μ	vegetativer Kern	= 4,5 μ
generativer Kern	= 4,1 μ	generativer Kern	= 3,3 μ

Mit anderen Worten: Während die Kerne in beiden Pollenkornsorten ziemlich gleiche Größe zeigen, unterscheiden sich die Zellgrößen jetzt außerordentlich. Es läßt sich dabei nicht bestimmen, wie viel von dem Inhalt auf Zytoplasma, wie viel auf die Reservestoffe (Stärke, Fett) kommt, so daß wir über eine eventuelle Verschiebung der Kernplasmarelation nichts aussagen können.

Unter den völlig reifen größten Pollenkörnern finden sich immer einige im Wachstum zurückgebliebene vor. An einem solchen maß ich z. B.: Zelle = 17,8 μ, Inhalt = 15,8 μ, vegetativer Kern = 4,5 μ, generativer Kern = 3,2 μ. Die Maße entsprechen also ganz denen des kleinsten Pollens.

Unser Resultat harmoniert aufs beste mit den Beobachtungen von Correns (1889, pag. 270), wonach bei Primula acaulis die generativen Zellkerne der beiden Formen in den Pollenschläuchen keine Größendifferenzen zeigten; von den vegetativen sagt unser Autor dagegen nichts aus.

Es scheint mir, als ob Dahlgren (1916) zu anderen Schlüssen für Primula officinalis gekommen ist. Er erwähnt zwar im Text nichts davon. Aus seinen klaren Zeichnungen kann man aber deutlich ersehen, daß dem größeren Pollen weit größere vegetative und generative Kerne zukommen als dem kleineren. Wenn man seine Fig. 21 und 22, Taf. I (Pollen in Tetradenanordnung) miteinander vergleicht,

kann man auf der Zeichnung als mittlere Durchmesser für die Kerne 8,5 resp. 11 mm, für die Zellen 13,5 resp. 17,5 mm messen. Nimmt man zum Volumvergleich die dritten Potenzen, erhält man als Quotienten für das Kernverhältnis 2,17, für das der Zellen 2,18. Die Volumina sind bei dem größeren Pollen also schon ungefähr doppelt so groß wie bei dem kleineren.

Für den reifen Pollen müssen wir bei der Berechnung berücksichtigen, daß die Fig. 23 und 27 nicht bei gleicher Größe gezeichnet sind, nämlich erstere bei Vergrößerung 1450, letztere bei 1300. Bringen wir auch diese auf erstere Größe, ergäbe das für die vegetativen Kerne 10 und 5 mm, für die generativen 5 und 3,6 mm, für die Zellinhalte 37 und 22,3 mm mittleren Durchmesser. Bei einem Vergleich der dritten Potenzen aber

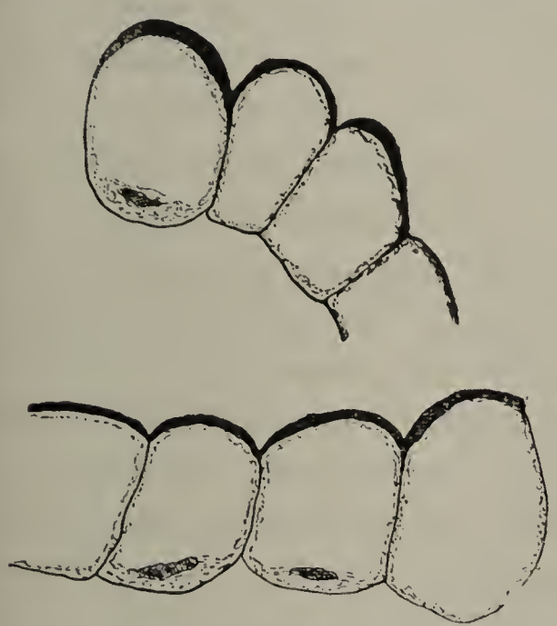


Fig. 1. Mittelgriffliges Individuum, größte Stamina. Epidermiszellen vom oberen Rande der Anthere. Vergr. 800.

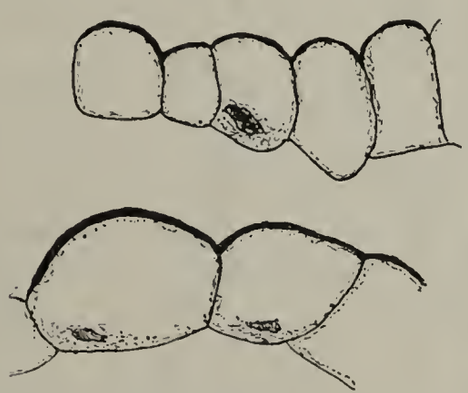


Fig. 2. Mittelgriffliges Individuum, kleinste Stamina. Epidermiszellen vom oberen Rande der Anthere. Vergr. 800.

würden sich die Volumina der beiden vegetativen Kerne wie 8:1, die der generativen Kerne wie 2,6:1, die der Zellinhalte wie 4,6:1 verhalten.

Es liegt mir nun völlig fern, Dahlgren aus diesen nicht ausdrücklich dafür gezeichneten Bildern Schlüsse unterzuschieben, die in unserer Frage bindend sind. Aber zum mindesten möchte ich für Primula die Frage erneut zur Diskussion stellen, ob die Kerngrößen in der Tat bei beiden Formen annähernd gleich und nur die Zellgrößen ungleich sind oder nicht.

Bei Lythrum Salicaria sehen wir jedenfalls völlig deutlich, daß allein die Zellgrößen der kleineren Körner im Wachstum sehr stark gehemmt sind, und wir dürfen diese Hemmung wohl auf verschieden starke Ernährung zurückführen.

Das nächste Ziel wird für uns nun sein, zu ergründen, wie diese Ernährungshemmung zustande kommt, und ob die Pollenkörner die einzigen Zellen sind, die in den beiderlei Antheren in der Größe so stark differieren. Zur letzteren Frage kann ich gleich bemerken, daß ich nur noch an gewissen Epidermiszellen Unterschiede nachwies; doch waren sie nicht sehr scharfe. An bestimmter Stelle, und zwar am oberen Rand der Anthere in unmittelbarer Nähe des Konnektivs, waren bei den größeren Staubblättern die Zellen wie in Textfig. 1, während sie in den kleineren wie in Textfig. 2 aussahen. Der Unterschied liegt auf der Hand: das eine Mal haben wir es mit breiten, hohen, fast papillösen, das andere Mal mit kleineren und deutlich flacheren zu tun.

Fig. 3a. Fig. 3b.

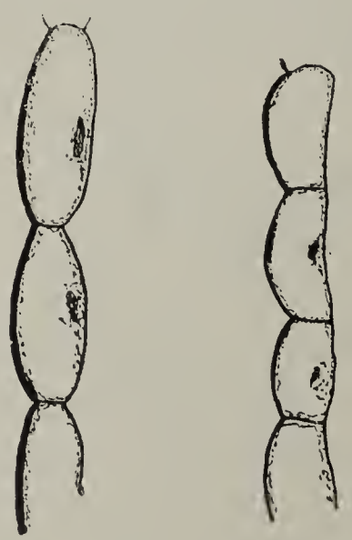


Fig. 3a. Mittelgriffliges Individuum. Epidermiszellen vom seitlichen Antherenrande der größten Stamina. Vergr. 800.
Fig. 3b. Desgl. der kleinsten Stamina. Vergr. 800.

Auf die gezeichneten Formen lege ich kein großes Gewicht, sie wechselten im einzelnen. Wichtig ist mir nur, daß in einer und derselben Blüte zur gleichen Zeit sich die Epidermiszellen an angegebener Stelle in Form und Größe noch mehr unterscheiden können, als das die Zellen der beiderlei Archespore tun. Daß nicht etwa durchweg den Epidermiszellen der größeren Antheren die Zellgrößen wie in Textfig. 1 zukommen, lehrt uns gleich die Betrachtung der unmittelbar an diese nach unten anschließenden Oberhautzellen der Seitenränder. Sie sind flach, und in keiner Weise papillös (Textfig. 3a und b). Auch an lebendem Material überzeugt man sich leicht von der verschieden stark ausgeprägten Tendenz zur Papillenbildung allein oder doch hauptsächlich am oberen Antherenrande.

Wie leicht den Epidermiszellen eine Papillenform aufgezwungen werden kann, das lehrt z. B. die vor kurzem publizierte Beobachtung Küsters (1917, pag. 13), wonach bei Blättern von Coleus die oberseitigen Epidermen je nach Vorhandensein oder Fehlen von Anthocyanen in der Vakuolenflüssigkeit papillös oder flach sein können. Hier ist jedenfalls der verschieden hohe osmotische Druck die Ursache der Formverschiedenheit. Daß allgemein die ungleiche Wasserzufuhr von entscheidender Bedeutung in dieser Richtung sein kann, besagten schon die Ausführungen Küsters (1916, pag. 357): „Pflanzen, die an wasserreichen Lokalitäten wachsen, haben häufig größere, höhere (v. m. gesp.) Epidermiszellen als die an trockenen Standorten wachsenden,

und die Vergrößerung der Epidermiszellen gibt diesen die vom Standpunkt der physiologischen Anatomie aus oft behandelte papillöse Form (v. m. gesp.)".

Machen wir einen Querschnitt durch die Knospe einer mittelgriffligen Blüte, in der wir also die extremsten Staubblätter haben, so sehen wir schon im jugendlichen Stadium, daß gerade in puncto Wasserversorgung beide Filamentgruppen sich scharf unterscheiden. Trotzdem (Textfig. 4) eine deutliche Sonderung in Xylem und Phloem noch nicht eingetreten war, erkennen wir auf den ersten Blick, daß die Leitbündel der größeren Staubblätter wesentlich größer sind als die der kleineren, und daß ferner schon jetzt die Zahl der Gefäße etwas beträchtlicher ist. Die gezeichneten Bilder stammen natürlich aus ein und derselben Blüte und zwar ziemlich nahe dem Grunde der Filamente. Man kann bei einem Durchmustern sämtlicher zwölf Staubblätter überall allein schon nach der Leitbündelgröße sagen, welcher der beiden Staubblattsorten sie zugehören. In den völlig ausgewachsenen Staubblättern, zur Zeit der Antherenreife, sind die Differenzen noch weit ausgeprägter. Unsere Textfig. 5 mag das näher illustrieren; zwar wechselt die Zahl der Gefäße ebenso wie die der Gesamtzellen überhaupt, aber die von uns wiedergegebenen dürfen wir als völlig typisch ansehen: d. h. die kleineren Leitbündel besitzen nicht mehr als 2—3 Gefäße resp. Tracheiden, die größeren das 3—4fache davon, ganz abgesehen von ihrer stärkeren Gesamtentwicklung.

Fig. 4a. Fig. 4b.

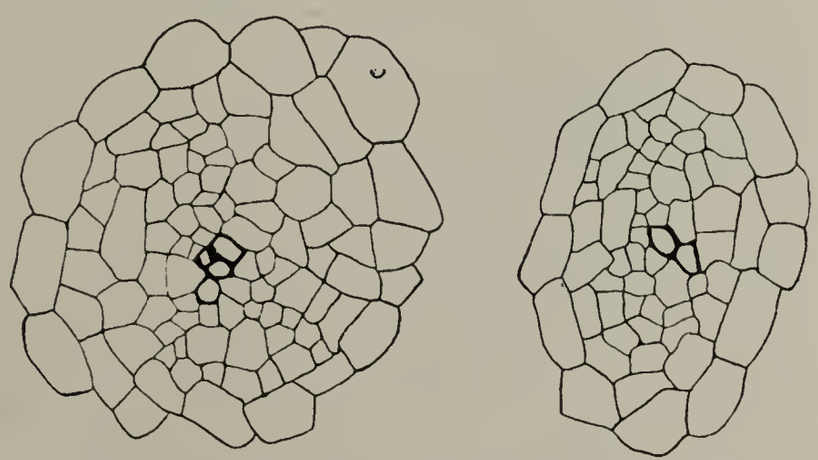


Fig. 4a. Mittelgriffliges Individuum. Leitbündel aus dem Filament eines der größten Stamina (nahe der Basis geschnitten) zur Zeit der Tetradenbildung der Pollen-Mutterzellen. Vergr. 600.

Fig. 4b. Desgl. Leitbündel aus dem Filament eines der kleinsten Stamina. Vergr. 600.

Solch ungleich große Gefäßbündel werden aber notwendigerweise auch ungleiche Mengen Wasser und darin gelöste Stoffe transportieren müssen. Und es erübrigt sich eigentlich noch besonders zu betonen, daß auf diese Weise die „größten" Staubblätter gegenüber den „kleinsten" außerordentlich in der Wasserversorgung wie der Gesamternährung bevorzugt sind. Wir können letztere, verglichen mit ersteren

als „Hemmungsbildungen“, als Paravarianten im Detto-Küster'schen Sinne, auffassen (s. Küster 1916). Wir werden uns dabei aber davor zu hüten haben, den Begriff der Hemmung mit dem des einfachen Stehenbleibens auf einer Entwicklungsstufe gleichzusetzen. Das lehrt uns hier besonders eindringlich die Chemie der Pollenkörner. An anderer Stelle (Tischler 1917 b) führten wir aus, daß allgemein zuerst ein „Stärkestadium“ existiert, daß dieses aber gerade bei dem kleinen Pollen, den wir soeben als Hemmungsbildung auffaßten, nur einen Übergang zum „Fettstadium“ bedeutet. Vom rein chemischen Standpunkt könnte man also sagen, gerade die Pollenkörner, welche im Stärkestadium bis zum Auskeimen beharren, sind in ihrer Entwicklung den anderen gegenüber gehemmt. Nun kennen wir aber Hem-

Fig. 5a.

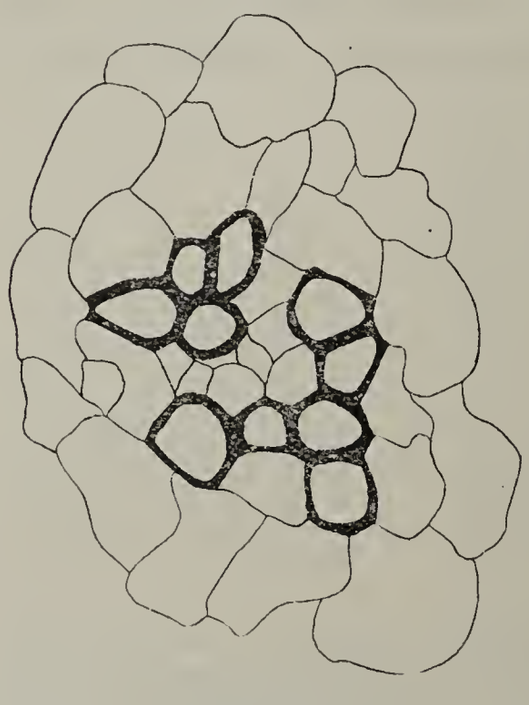


Fig. 5b.

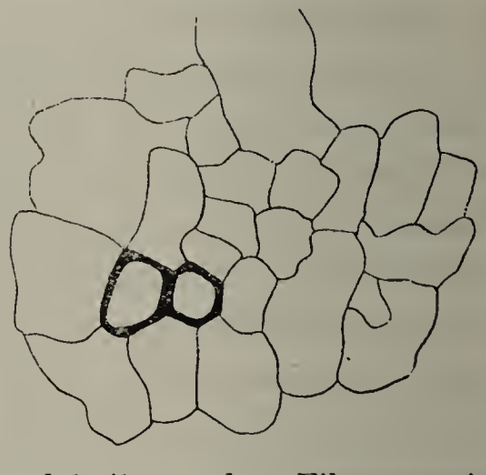


Fig. 5a. Mittelgriffliges Individuum. Leitbündelteil aus dem Filament eines der größten Stamina mit zahlreichen Gefäßen (nahe der Basis geschnitten) zur Zeit der völlig reifen Anthere. Vergr. 1200.

Fig. 5b. Desgl. Leitbündelteil aus dem Filament eines der kleinsten Stamina mit nur zwei Gefäßen. Vergr. 1200.

mungen, die trotzdem in ganz bestimmter Hinsicht spätere Entwicklungsstadien vorzeitig wegnehmen, während sie in allem übrigen nicht mehr die volle Ausbildung zeigen. Eine Rose z. B., die im 1. Lebensjahr blüht, ist in puncto „Blühen“ gegen eine gleichalterige normale Rose entschieden gefördert. Und doch werden wir von einer Hemmung im Gesamtverhalten sprechen dürfen. So ist auch hier die Entwicklung der Anthere infolge der weniger genügenden Versorgung mit Wasser und Nährstoffen, also durch die schlechtere Gesamternährung, gehemmt; trotzdem wird das Stärkestadium des Pollens rasch „übersprungen“. Ja wir können jetzt vielleicht gerade diese uns früher rätselhaft gebliebene Tatsache verstehen lernen. Fr. Weber (1909) hat bei seinen

Versuchen, die Fettbildung ökologisch zu erklären, darauf hingewiesen [1]; daß eventuell „im Vorhandensein von Fett an Stelle der stark quellbaren Stärke oder des osmotisch kräftig wirkenden Zuckers eine Anpassung an unzureichende Wasserversorgung“ zu sehen sei, und er hat diese Vermutung mit einigen Gründen gestützt. Wir wollen nun nicht in den Fehler verfallen, etwa überall in dem Fettpollen jetzt einen besonderen Ökologismus zu sehen. Aber der Gedankengang Weber's erlaubt vielleicht auch ein kausal-analytisches Verständnis derart, daß Wassermangel in der Tat die Fettbildung beschleunigen könnte. Wir wissen ja so wenig Exaktes über den Prozeß der Fettbildung auf Kosten der Kohlehydrate, daß jeder Fingerzeig benutzt werden muß. Also, um es noch einmal kurz zu sagen: der große Pollen, der reichlich ernährt wird, behält die Kohlehydrate als Reservestoff, der kleine „gehemmte“ setzt die Stärke nach Abbau in Fett um.

Ein starkes Indizium dafür, daß unser Gedankengang richtig ist, ja ein Indizium, das fast Beweiskraft hat, liegt in der Tatsache, daß die beiderlei Sorten von Filamenten in den langgriffligen Blüten sich anders verhalten. Hier, wo wir ja die „größten“ Antheren mit ihrem Stärkepollen nicht haben, unterscheiden sich auch die Leitbündel kaum voneinander und jedenfalls nicht in dem uns interessierenden Punkte. Die Zahl der Gefäße — natürlich müssen wir sie nahe der Filamentbasis betrachten — ist bei beiden nahezu identisch, und das stimmt für alle 12 Stamina einer Blüte. Ich zählte in den von mir genusterten Präparaten je 2—4 kleine Gefäße, somit ungefähr soviel wie in den kleinsten Leitbündeln der mittelgriffligen Blüten. Differenzen, die mir eine Identifizierung der Stamina, ganz abgesehen von der Lage erlaubten, waren sichtlich unbedeutender Natur, wie z. B. größerer Gerbstoffgehalt der Epidermiszellen bei den Mittelgroßen. Das mag variieren und hat vielleicht nur für einen speziellen Fall Gültigkeit. Die Hauptsache ist eben die: in den langgriffligen Blüten fehlt die bei den mittelgriffligen so ausgesprochene Leitbündeldifferenzierung. Und die „mittleren“ und „kleinen“ Filamente verhalten sich, was Wasserversorgung anbelangt, einander im wesentlichen gleich.

Daher dürfen wir wohl den Schluß ziehen, daß mit sehr großer Wahrscheinlichkeit der „größte“ Pollen in seiner chemischen Eigenart durch das Mehr an zugeleiteten Stoffen ebenso kausal bedingt ist wie der „mittlere“ und „kleinere“ durch das Weniger dieser Stoffe. Oder wir können dasselbe auch in der Form ausdrücken: bei sehr starker

---

1) Den Hinweis verdankte er, wie er angibt, seinem Lehrer K. Linsbauer.

Zuleitung von Nährstoffen wird im Pollen der sonst zu beobachtende Stoffumsatz sistiert, die enzymatische Tätigkeit, welche die Stärke löst und die gelösten Kohlehydrate zur Fettbildung benutzt, findet sich nicht ein. Wer möchte hier nicht an Klebs' Ausführungen denken (z. B. 1917, pag. 407—408), wonach bei zu starker Anhäufung gewisser Nährstoffe eine „Inaktivierung" der Fermente, speziell der Diastase, eintreten kann.

Erst bei der Keimung würde dann durch den äußeren Reiz, der auf das Pollenkorn ausgeübt wird, die Hemmung überwunden (vgl. auch unsere Ausführungen 1917 b.) —

Die fraglichen Lythrum-Individuen unterscheiden sich also primär im Leitbündelbau ihrer Filamente. Die chemische Differenzierung des Pollens, die als „Merkmal" besonders in die Augen fällt, würde nach unseren Ausführungen dann sekundär bedingt sein. Leider sind mir nie solche Fälle zu Gesicht gekommen, wie sie Koehne anführt (vgl. Tischler, 1917 b, pag. 461). Dieser Forscher hat zweimal an kurzgriffligen Exemplaren sämtliche 12 sich untereinander äußerlich nicht unterscheidenden Staubblätter mit gelbem Pollen aufgefunden. Es würde sehr interessant sein, zu sehen, wie sich bei diesen offenbar sehr seltenen Ausnahmen die Leitbündel der Filamente verhalten.

Die „mittelgroßen" und „kleinen" Pollenkörner sind untereinander so ähnlich, daß spezifische Unterschiede bei ihrer Wasserversorgung nicht in Betracht kommen. Die geringen Größendifferenzen können sich auch im Pollen innerhalb einer und derselben Anthere vorfinden. Wir werden uns also nicht wundern, wenn wir in dem Bau der entsprechenden Filamentleitbündel keine solch wahrnehmbaren Verschiedenheiten wie zwischen den vorher genannten beobachten.

Hans Winkler (1907) hat in seiner grundlegenden Abhandlung „Über die Umwandlung des Blattstieles zum Stengel" bekanntlich gezeigt, daß gerade die wasserleitenden Gewebe sich in ihrer Masse verändern lassen, und teleologisch könnte man fragen, warum denn etwa die mittleren und kleinen Staubblätter ihren vollen Wasserbedarf nicht auch durch zweckentsprechende Wachstumsregulationen innerhalb der Filamente decken könnten, wie das in Winkler's Versuchen der Fall war. Darauf ist zu erwidern, daß hier noch ein Kambium existierte, welches neue wasserleitende Zellen erzeugen konnte und daß der Anreiz dazu höchstwahrscheinlich durch eine Transpirationssteigerung gegeben werden mußte. In unserem Falle haben wir für diese keinen Anhaltspunkt und ein Kambium fehlt auch. Das Organ muß sich eben, bildlich gesprochen, mit dem vorhandenen einrichten. Warum freilich

die einen Filamente sich schwächer als die anderen in derselben Blüte entwickeln, das hängt, wie Klebs sich ausdrücken würde, von ihrer „spezifischen Struktur" ab, oder wie wir in alter Weise auch sagen könnten, dazu müßten wir phylogenetische Gesichtspunkte heranziehen.

Nach diesen Bemerkungen wenden wir uns zu einigen den unseren analogen Erscheinungen. Und da werden wir zuerst an die nichtheterostylen, aber heterantheren Gewächse denken. Bei ihnen bezieht sich, wie wir (Tischler, 1917 b, pag. 472) näher ausführten, die Hemmung im allgemeinen nur auf die Größe der Anthere. Aber es gibt doch auch Pflanzen, z. B. gewisse Cassia-Arten, die Größenunterschiede in den reifen Pollenkörnern aufweisen. Das Interessante ist, daß bei Hemmung in der Funktion doch selbst eine Größenzunahme gegen die „normalen" zu beobachten sein konnte (Cassia Fistula, C. bacillaris). Der Gegensatz dieser Heterantheren zu den Heterostylen kann vielleicht so definiert werden, daß bei letzteren die Funktion des Pollens nicht gelitten hat, während bei ersteren ein Übergangsstadium auf dem Wege nach dem „Staminodialwerden" erreicht ist.

Ähnliche Hemmungen wie bei Lythrum sind auch bei gewissen diözisch werdenden Arten beschrieben. Wir wollen hierauf noch weiter unten zu sprechen kommen, möchten hier aber schon auf gewisse Übereinstimmungen aufmerksam machen, wobei wir bereits einige für die Narbenpapillen beschriebenen Phänomene vorwegnehmen. Sie zeigen sich bei dem in der Entwicklung gehemmten Geschlecht. Ich greife z. B. das von Heckel (1890) beschriebene Solanum Duchartrei als gutes Beispiel heraus, von dem der Autor für die „physiologisch ♂ Blüten" sagt: die Narbe zeige sich in ihnen „couvert de papilles courtes et sèches, tandis que dans la fleur physiologiquement femelle le style long est terminé par un stigmate très capité, de couleur vert et couvert de longues papilles humides". Es ist hier eine „condition hétérostylée unisexuée" geschaffen. Trotzdem scheinen „les ovules . . . semblables dans les deux ovaires et également développés." Wir kennen auch dafür bei manchen Heterostylen ein vollkommenes Analogon, so bei der daraufhin viel untersuchten Primula (s. ausführlich bei Dahlgren 1916).

Recht gut endlich lassen sich zum Vergleich die bei der Kleistogamie beschriebenen Erscheinungen heranziehen. Goebel (1904) hat, von breiter Basis ausgehend, bewiesen, daß wir es auch hier mit Hemmungsbildungen im Vergleich zu den chasmogamen Blüten zu tun haben und Fräulein Ritzerow (1908), seine Schülerin, hat diese Gedanken noch weiter ausgeführt. Schon Rößler (1900) hatte für die

kleistogamen Blüten der Oxalis Acetosella (pag. 493) eine mit Größenunterschieden der Pollenkörner verknüpfte Heterantherie angegeben, während noch Darwin (1877, pag. 158) ausdrücklich bemerkt, daß die Pollenkörner der chasmo- und kleistogamen Blüten nicht in der Größe differieren. Außer den Größenunterschieden gegenüber dem Pollen der chasmogamen Blüten beobachtete Rößler fernerhin eine schwächere Entwicklung der Exine: „die Skulptur der kleistogamen Pollenkörner ist nicht so grob wie die der chasmogamen“ (vgl. dazu Tischler 1917 b, pag. 475). Und Fräulein Ritzerow hat nun für eine ganze Anzahl kleistogamer Gewächse im Prinzip ähnliches gesehen; eine Verkleinerung des Pollens wird z. B. für Aristida gracilis (pag. 167), Sporobolus vaginiflorus (pag. 169), Halimium glomeratum (pag. 175), Ononis columnae (pag. 191), Houstonia spec. (pag. 204, vgl. dazu die Bemerkung auf pag. 203) und Specularia perfoliata (pag. 207) erwähnt. Die kleiner gewordenen Pollenkörner sind Hemmungsbildungen, und die Hemmung ist da noch weiter gegangen, wo nur zwei statt der vier Pollensäcke vorhanden oder gar wo die Staubblätter ganz zu Staminodien geworden sind. Dafür führen Goebel wie Fräulein Ritzerow zahlreiche Beispiele an.

Goebel hat die kleistogamen Blüten bekanntlich mit den „Kümmerzwergen“ (Sierp 1914) verglichen. Namentlich Gauchery (1899) verdanken wir sehr ausführliche Untersuchungen über deren Struktur. Er hebt hervor, daß bei ihnen stets eine starke Leitbündelreduktion im Vergleich zu den „normalen“ Individuen zu beobachten ist (s. z. B. die instruktiven Figuren für Rumex Acetosella, Papaver Rhoeas, Euphorbia stricta, Nicandra physaloides, Erigeron canadensis)[1]). Das gleiche ist ja nun auch bei unseren „gehemmten“ Filamenten nachzuweisen.

Hand in Hand mit der Veränderung der Pollenkörner kann eine Veränderung in gewissen Teilen der Fruchtblätter gehen und zwar vorzugsweise in der Narbe. Und damit hätten wir eventuell wieder ein Analogon zu den Verhältnissen bei den Heterostylen. Ich zitiere Rößler (1900, pag. 496), der für Oxalis Acetosella sagt: „Sind ferner die Narbenpapillen der chasmogamen Blüte lang schlauchförmig, so

1) Herr Geheimrat v. Goebel hatte die Freundlichkeit, mich darauf aufmerksam zu machen, daß schon vor Gauchery die deutschen Forscher Frank und Sorauer (vgl. die Zusammenfassungen bei Frank, A. B., Die Krankheiten d. Pflanzen, 2. Aufl., Bd. I, pag. 271 ff., 1895 und Sorauer, P., Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 3. Aufl., Bd. I, pag. 139 ff., 1909) zu gleichen Resultaten gekommen waren. Ich bedauere diese Angaben übersehen zu haben, um so mehr als sie auch bei Sierp (1914) pag. 56 zitiert sind. (Anmerkung bei der Korrektur.)

sind sie hier ganz kurz", und ich weise ferner auf Bilder hin, wie sie Fräulein Ritzerow in ihren Fig. 31 und 32 für Houstonia, in Fig. 35 und 36 für Specularia gibt.

Wenn wir uns jetzt zu den Fruchtblättern unseres Lythrum Salicaria hinwenden, so begeben wir uns dabei des Vorteils, den wir bei einem Vergleich der Pollenkörner hatten. Denn wir können ja nun nicht mehr nur ein Individuum betrachten, sondern müssen mindestens zwei miteinander vergleichen. Wir sind also in der gleichen Lage wie bei dem Pollen- und Narbenvergleich der Heterostyl-dimorphen. Das ist ein Übelstand, der, da es sich um sehr modifizierbare Zellen handelt, nicht allzuleicht genommen werden darf. Sehen wir aber einmal zu, ob wir trotzdem einen Analogieschluß wagen dürfen.

Daß alle Teile der Fruchtblätter außer den Narbenpapillen in den drei Formen durchschnittlich gleichgroße Zellen haben, scheint man stets stillschweigend vorausgesetzt zu haben. Und diese Voraussetzung ist auch richtig. Mit aller Deutlichkeit sieht man aber dabei (Tischler 1917a), daß die vielen Samenanlagen sehr ungleich an Größe sind, da sie sich offenbar gegenseitig die Nahrung wegnehmen. Infolgedessen finden wir starke Verschiedenheiten auch in der Größe der Embryosäcke und ihrer Zellen[1]). Diese Differenzen können aber innerhalb eines und desselben Fruchtknotens größer sein als zwischen Fruchtknoten verschiedener Formen. Auch Dahlgren (1916) war für Primula zu dem gleichen Resultat gekommen. Er weist schon auf das theoretisch Bedeutsame hin, daß sich somit Pollenkörner und Eizellen verschieden verhalten. Wir haben völlige Gleichheit aber auch, was die Zellen der Fruchtknotenwandung und des Griffels anlangt. Ja selbst die Leitbündel machen keine Ausnahme. Das wird uns nicht verwundern, soweit es sich um die Bündelteile innerhalb des eigentlichen Fruchtknotens handelt. In Analogie zu den Verhältnissen bei den Filamenten erwartete ich aber zunächst stärkere Unterschiede in der Bündelausbildung der Griffel. Diese sind in jugendlichen Stadien noch nicht einheitlich, weisen vielmehr deutlich ihre Herkunft aus zwei Fruchtblättern auf und fusionieren

1) An anderer Stelle (1917a) führten wir aus, daß diese Embryosäcke sekundär vierkernig geworden sind. Wir zeigten es auch entgegen den Angaben von Hofmeister und Guignard für die nahverwandte Gattung Cuphea. Inzwischen fand ich nun eine Notiz von B. Jönsson (Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. Lunds Univ. Årsskr. 1880, XVI, pag. 45—46), der bereits das vorzeitige Zugrundegehen der Antipoden bei Cuphea Zinnapanii beschrieben hat. Dadurch gewinnt meine Annahme, daß Hofmeister und Guignard sich geirrt haben, an Wahrscheinlichkeit. (Anmerkung bei der Korrektur.)

erst im Laufe der Entwicklung zu einem soliden Gebilde. Selbst ein besonderer Griffelkanal ist in der Mitte dann nicht vorhanden. An seiner Stelle finden wir nur ein „Leitgewebe", das aus langgestreckten englumigen Zellen besteht, deren Wände intensiv Farbstoffe speichern, und das so benannt ist, weil es die Pollenschläuche abwärts zu leiten bestimmt ist. Mit den in Vierzahl vorhandenen Gefäßbündeln hängt es in keiner Weise zusammen. In unserer Mikrophotographie (Textfig. 6)[1] können wir die Zellen des Leitgewebes gut bis in den Narbenkopf verfolgen, während die Gefäßbündel bereits in den Ecken der Narbe endigen, die von den springbrunnenstrahlförmig verlaufenden Reihen des Leitgewebes umschlossen werden (bei c). Wie die Endigungen der Bündel hier aussehen, mag uns noch Textfig. 7 zeigen. Man sieht, hier ist kein wesentlicher Unterschied in Form oder Anordnung auch der letzten Tracheiden.

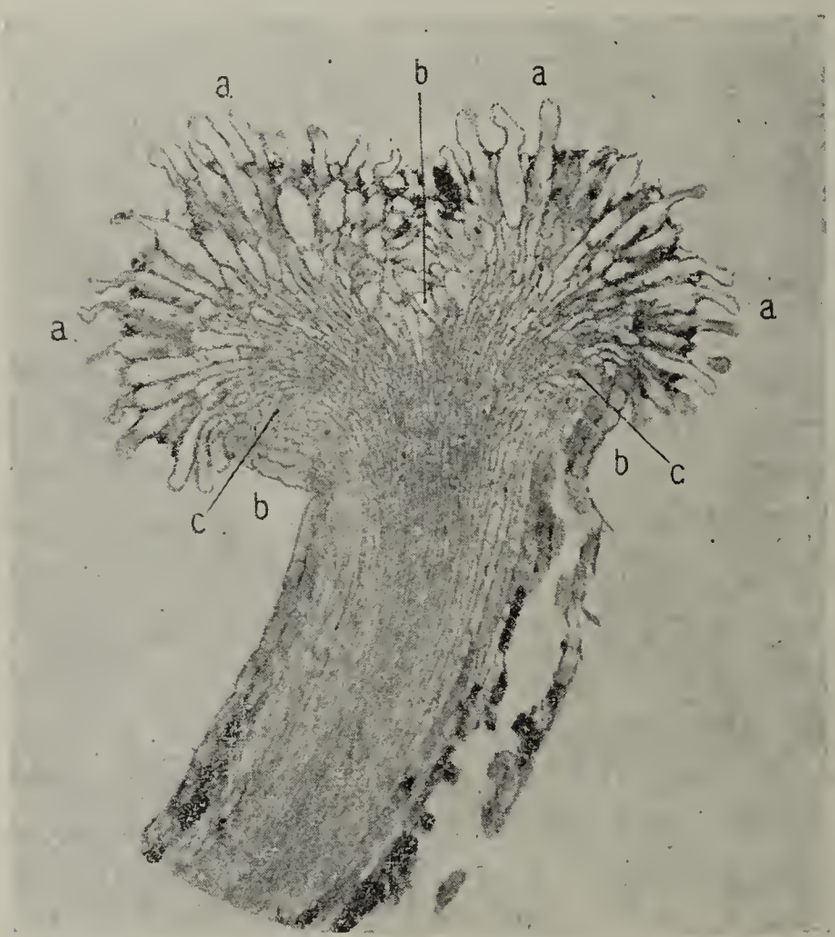


Fig. 6. Mikrophotographie. Langgriffliges Individuum. Längsschnitt durch die Narbe und den obersten Griffelteil; bei a die Narbenpapillen als Endzellen der Reihen des Leitgewebes, bei b die sonstigen Epidermiszellen des Narbenkopfes, bei c die Stellen in denen die Gefäßbündel endigen. Vergr. 75.

Ganz instruktiv sind ferner die Querschnitte durch die Narbe in Textfig. 8a und b. Ersterer ist unmittelbar am Ende des Leitgewebes geführt, während letzterer etwas tiefer liegt und die Zone des Leitgewebes in scharfer Begrenzung gegen das äußere Parenchym aufzeigt. Bilder der verschiedengriffligen Individuen zeigen auch im Leitgewebe keine spezifischen Differenzen.

Mit der ähnlichen Ausbildung der Gefäßbündel in den drei Griffel-

1) Herr Kollege Linde-Braunschweig hatte die große Freundlichkeit, mir die Mikrophotographien anzufertigen. Auch an dieser Stelle möchte ich ihm dafür noch herzlichsten Dank sagen.

formen stimmt nun gut, daß die mittelgroßen und die kleinen Griffel nicht als Hemmungsbildungen im gleichen Sinne bezeichnet werden können wie die entsprechenden Filamente. Denn sie pflegen dafür erheblich breiter als die langen Griffel zu sein, zum mindesten unterhalb der Narbe. Als „Paravarianten" dürfen wir sie auch ansehen, aber als solche, die ihr Wachstum in anderer Richtung entwickelt haben. Aus irgendeinem „ererbten" Grunde können sie normal nicht in die Länge wachsen; sie verwenden ihre Nährstoffe vielmehr für ein Wachsen in die Breite.

Die Endzellen der Reihen des Leitgewebes sind, wie unsere Mikrophotographie in aller Deutlichkeit zeigt, die Narbenpapillen (Textfig. 6 bei a). Wir dürfen ihre Form unbedenklich in ähnlicher Weise uns zustande gekommen denken wie vorhin die bei Küster (1916) zitierten Fälle, vor allem, weil wir auch sehen, daß die dazwischen liegenden Epidermis zellen (bei b) erheblich kleiner sind oder gar keinen Papillencharakter mehr haben.

Fig. 7a.

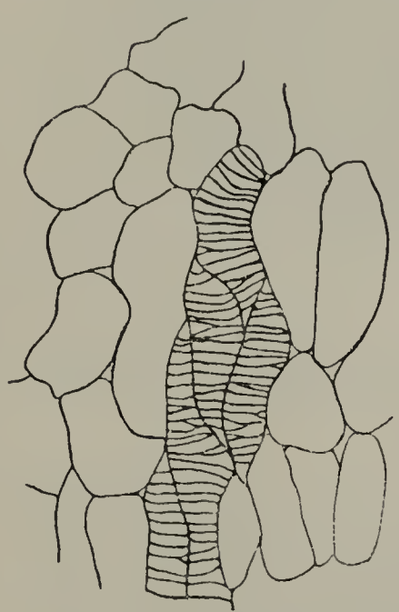


Fig. 7b.

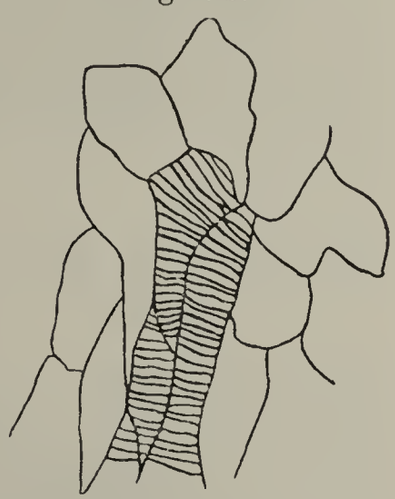


Fig. 7a. Endigungen der Gefäßbündel im Griffel eines langgriffligen Individuums. Vergr. 600.
Fig. 7b. Desgl. eines kurzgriffligen Individuums. Vergr. 600.

Daraus können wir schließen, daß wahrscheinlich bestimmte Stoffe, die mit den „leitenden" Zellen befördert werden, die unmittelbaren Veranlasser der Zellform sind. Wir werden an gelöste Kohlehydrate in erster Linie denken, strotzen doch die Narben hier voll Glykose. Daß die eigentümliche „charakteristische" Flaschenform der Narbenpapille in sehr ähnlicher Ausbildung auch sonst innerhalb der Blüte vorkommt, lehren uns Bilder von gewissen Epidermiszellen der Kelchblätter, die man auf Querschnitten durch die erwachsenen Blüten leicht auffinden kann.

Somit werden wir bei der Betrachtung des morphologischen Bildes zu dem Analogieschluß gedrängt, daß außer den Zellen der Gefäßbündel noch andere Zellen Stoffe in den Narbenkopf transportieren müssen. Wenn wir im Gebiet der Fruchtblattgewebe bleiben, so wird uns beim

Anschauen der langgestreckten Zellen des Leitgewebes die Ähnlichkeit mit denjenigen Zellen auffallen, welche häufig die Verbindung des Gefäßbündelendes mit dem Embryosack herstellen und unmittelbar an die Antipoden ansetzen. Und wir könnten den Vergleich noch weiter führen. Wie die Antipoden oft eine besondere Birnform oder sonst eine unter dem Einfluß der gesteigerten Wasser- und Nährstoffaufnahme zustande gekommene Gestalt annehmen (vgl. Lötscher 1905, pag. 229 ff., Huß 1906), so hier die Narbenpapillen.

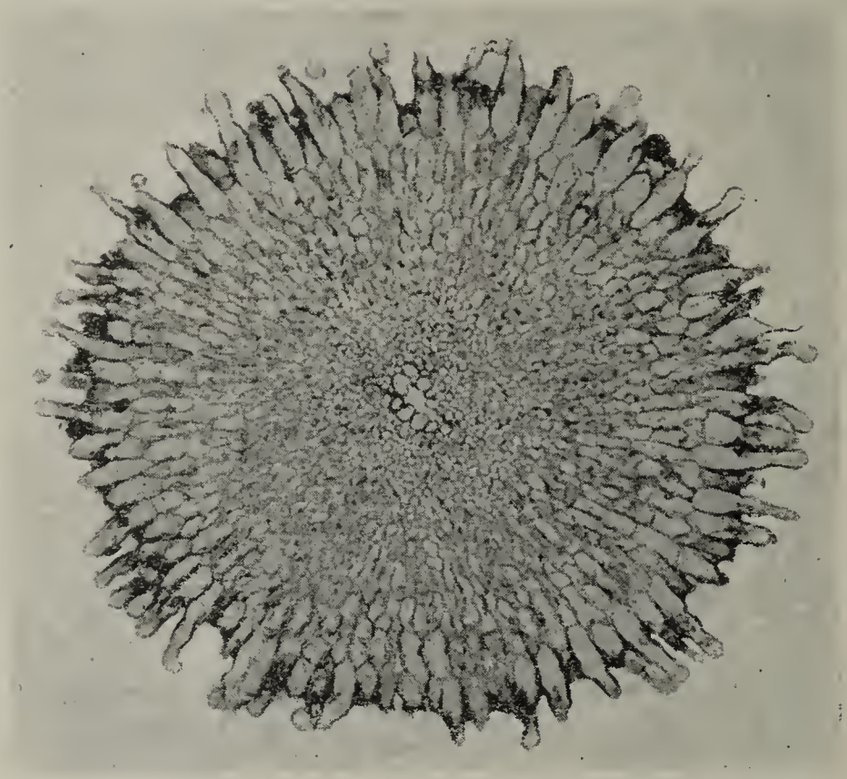


Fig. 8a. Mikrophotographie. Langgriffliges Individuum. Querschnitt durch die Narbe unmittelbar am Ende des Leitgewebes geführt. Vergr. 75.

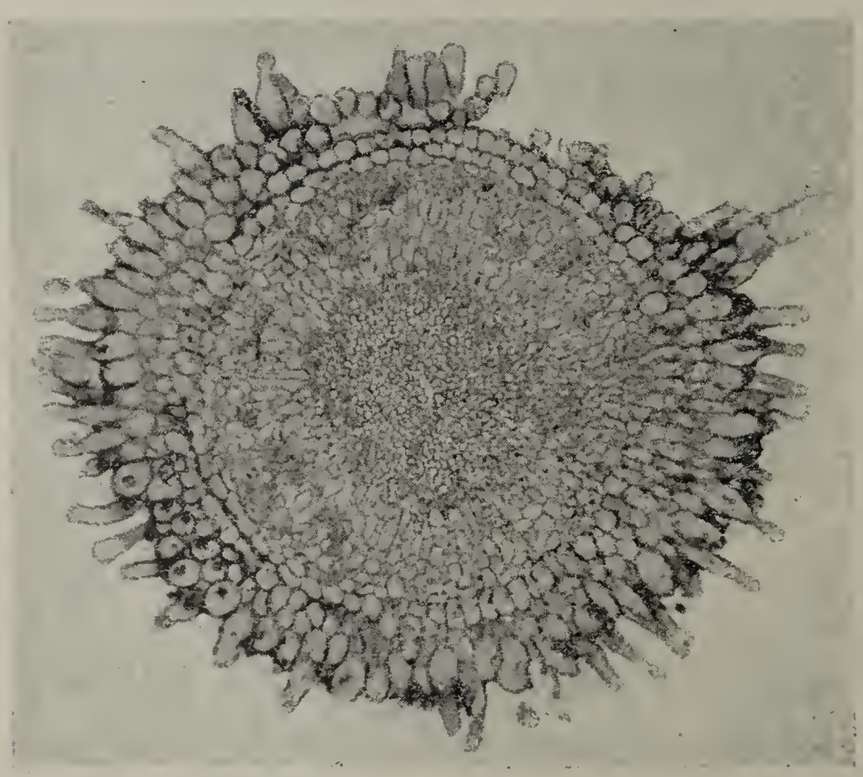


Fig. 8b. Desgl. etwas tiefer geschnitten. Das zentral gelegene Leitgewebe und das die Gefäßbündelendigungen enthaltende äußere Parenchym sind scharf gesondert. Vergr. 75.

Ob es freilich zulässig ist, unseren auf morphologischen Daten aufgebauten Schluß zu ziehen, ist eine andere Sache. Der physiologische Beweis von dem Charakter der Leitgewebezellen steht allgemein noch aus. Jedoch ist es wohl erlaubt und beruht auf alter Erfahrung, gerade bei solch spezialisierten Zellen aus der Zellform gewisse Rückschlüsse auf die Funk-

tion zu ziehen. Ich möchte meinen, daß wir eventuell selbst die bisher allein angenommene „Bestimmung“ des Leitgewebes, den Pollenschläuchen ein bequem zu durchwachsendes Gewebe zu präsentieren, als sekundär annehmen dürfen. Sehen wir doch immer mehr in unseren „anti-lamarckistisch“ gewordenen Zeitläuften, wie eine ökologische Einrichtung nicht zum Nutzen für „fremde“ Zellgewebe geschaffen ist, sondern wie eine entwicklungsphysiologisch ganz unabhängig davon determinierte Erscheinung erst später ökologisch verwertet wird. Und der Pollenschlauch ist doch für die Gewebe des Griffels und der Narbe auch etwas „Fremdes.“

Nach diesem Ausblick in zur Zeit noch unerforschte Gebiete bliebe uns jetzt noch übrig, die Narbenpapillen der drei Blütenformen bei Lythrum in ihrer Größe miteinander zu vergleichen. Hermann Müller (1873, pag. 193) wies zuerst darauf hin, daß ähnlich den Verhältnissen bei Primula die Papillen „der langgriffligen Form auffallend länger und mit ihren freien Enden weiter auseinanderstehend sind als die der mittel- und kurzgriffligen, die sich voneinander nicht so sehr unterscheiden. Bei allen drei Formen bestehen nämlich die Narbenpapillen aus langen, beiderseits gerundeten Zellen, deren Ende durch eine halsförmige Einschnürung als kugeliges oder elliptisches Köpfchen abgesetzt erscheint. Bei der langgriffligen Form sind diese Zellen $\frac{40-60}{300}$ mm lang und stehen, da sie unter der halsförmigen Einschnürung etwa zur doppelten Dicke des freien Endes anschwellen, mit ihren freien Enden ungefähr ebensoweit auseinander, als diese freien Enden selbst dick sind; bei der mittelgriffligen Form sind diese Zellen nur $\frac{30-50}{300}$ mm, bei der kurzgriffligen $\frac{25-45}{300}$ mm lang, und lassen bei beiden, da sie unter der halsförmigen Einschnürung nur weniger dicker sind als an ihrem freien Ende, zwischen ihren freien Enden sehr viel schmalere Zwischenräume. Daß Narbenpapillen, Griffellängen und Pollenkörner von so ungleichen Dimensionen nicht in gleichem Grade für einander passen können, erscheint selbstverständlich.“ (!)

In Dezimalen übertragen, würden demnach die Zellängen für die drei Papillenformen nach H. Müller 0,133—0,2 mm, 0,1—0,167 mm und 0,083—0,15 mm betragen. Diese Angaben sind seitdem fast überall übernommen. Neuere Messungen kenne ich nicht. Trotzdem hätte man stutzig werden können, da man schon bei Darwin (1877, pag. 128) las: „Die Narbe des langgriffligen Pistills hat häufig (v. m. gesp.)

längere Papillen oder ist rauher als die des mittelgriffligen, und die letztere ebenso länger und rauher als die des kurzgriffligen, aber dieser Charakter ist, obgleich er in den zwei Formen von Primula veris usw. fixiert und gleichförmig ist, hier variabel (v. m. gesp.); denn ich habe mittelgrifflige Narben gesehen, welche rauher waren, als die der langgriffligen." In einer Anmerkung weist ferner Darwin noch auf den Gegensatz zu H. Müller hin und bemerkt dazu: „Dieser scheint gefunden zu haben, daß die Narbenpapillen in den drei Formen beständig in der Länge und Struktur differieren."

Tatsächlich sind H. Müller's Zahlen und andere gleichlautende Angaben (so z. B. bei Völker 1915) irreführend. Denn zu meiner großen Verwunderung kann die Differenz noch viel weniger ausgeprägt sein, als man selbst nach Darwin erwarten könnte.

Mein Material stammt von verschiedenen Standorten innerhalb des Rittergutes Losgehnen (Kr. Friedland) in Ostpreußen, sowie des Badeortes Cranz an der Samländischen Küste und wurde von mir im Juli und August 1917 in frischem Zustande untersucht. Ich habe stets mit dem Rasiermesser verschiedene Quer- und Längsschnitte von den Narben je einer Blüte angefertigt und nur diejenigen Zellen berücksichtigt, welche völlig unversehrt und turgeszent waren. Gemessen wurde mit einem Okularmikrometer, bei dem die Entfernung zwischen zwei Teilstrichen einer Länge von 0,00715 mm entsprach. Von jeder Narbe wurden 20 Papillen willkürlich ausgewählt. Ich gebe die Maße in Teilstrichen.

(Siehe Tabellen pag. 183.)

Wie man aus unseren Tabellen ersieht, habe ich nicht etwa beabsichtigt, durch Auszählung besonders großer Mengen von Papillen variationsstatistische Unterlagen zum Berechnen von M oder σ zu schaffen, sondern einfach nur zeigen wollen, wie außerordentlich stark die Zahlen transgressiv variieren. Sehen wir nach der Ursache dieser Variabilität, so scheint hauptsächlich die Gesamtausbildung der Blütengröße schuld daran zu sein, ob im allgemeinen die Papillen mehr nach den Teilstrichlängen 12 oder 33, also nach 0,086 mm oder nach 0,236 mm Länge gravitierten. Das darf nur sehr „cum grano salis" verstanden werden. Denn man findet ja in ein und derselben Narbe die stärksten Unterschiede. Und diese sind jedenfalls weit bedeutender als die zwischen den Papillen der verschiedenen Blütenformen. So hat uns der Zufall solche kurzgriffligen Narben in die Hand gespielt, die man nach H. Müller nur bei langgriffligen Pflanzen hätte erwarten können. Und ebenso ist es wohl Zufall, daß die untersuchten mittelgriffligen im all-

I. Langgrifflige Individuen.

Pflanzen a—d stammen aus Losgehnen, e—f aus Cranz.

	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	Teilstriche
a			2	2	3	8	1		1	2		1								Zahl der Papillen
b	2		2			8	2	4	1	1										
c				1	1	5	1	3	2	2		1	1	2			1			
d			2	1	4	4	1	3	4	1										
e								1	2		2		2	4	1	5		1	2	
f						5	1	1	3	1	2	1	2	2	1	1				
Sa.	2	0	6	4	8	**30**	6	12	13	7	4	3	5	8	2	6	1	1	2	

II. Mittelgrifflige Individuen.

Pflanzen a—c stammen aus Losgehnen, d—f aus Cranz.

	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	Teilstriche
a				5	1	5	3	4	2							Zahl der Papillen
b			1	1			3	3	4	3	1	1	1	1	1	
c			1		3	2	3	6	3		1	1				
d	1	2	2	6	2	1	2		4							
e									5	2	4	2	3	3	1	
f			1	5	4	3	2		2	2	1					
Sa.	1	2	5	**17**	10	11	13	13	**20**	7	7	4	4	4	2	

III. Kurzgrifflige Individuen.

Pflanzen a—d stammen aus Losgehnen, e—f aus Cranz.

	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	Teilstriche
a	2	1	3	2	3		8	1													Zahl der Papillen
b					1				1	1	3	4	2	3	1	1	3				
c									1	1	3	6	2	4	1	2					
d										1	1	1	2	2	2	3	5	1	1	1	
e			1	2			3		4	2	3	5									
f						1	2	1	2	1	4	5	1	2		1					
Sa.	2	1	4	4	4	1	**13**	2	8	6	14	**21**	7	11	4	7	8	1	1	1	

Zähle ich die drei Summen zusammen, erhalte ich:

	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	Teilstriche
Summa langgriffliger Individuen				2		6	4	8	30	6	12	13	7	4	3	5	8	2	6	1	1	2	Zahl der Papillen
Summa mittelgriffliger Individuen	1	2	5	17	10	11	13	13	20	7	7	4	4	4	2								
Summa kurzgriffliger Individuen			2	1	4	4	4	1	13	2	8	6	14	21	7	11	4	7	8	1	1	1	
Total	1	2	7	20	14	21	21	22	63	15	27	23	25	29	12	16	12	9	14	2	2	3	
	3		27		35		43		78		50		54		28		21		16		5		

gemeinen die kürzesten Papillen hatten. Ich habe außer den 18 oben beschriebenen Blüten mit ihren je 20 gemessenen Narbenpapillen noch eine größere Menge von Narben anderer Pflanzen geschnitten und untersucht, wenn auch nicht planmäßig gemessen. Ich kann demnach nur glauben, daß H. Müller zu geringe Materialmengen vor sich gehabt hat und diese zufällig mit der erwarteten Gesetzmäßigkeit stimmten. Ich habe jedenfalls andere Zahlen erhalten als er, und ein dritter Beobachter wird sicherlich wieder andere finden. Aber meine wenigen Messungen genügen schon, um das Material so zu gruppieren, daß eine einigermaßen symmetrische Kurve resultiert. Wir brauchen nur je zwei unserer Klassen zu einer zusammenzunehmen, so erhalten wir für die Totalität aller gemessenen Narbenpapillen die Reihe

3, 27, 35, 43, **78**, 50, 54, 28, 21, 16, 5.

Ein deutlicher Hauptgipfel ist hier schon vorhanden, nicht drei, denn der Nebengipfel bei 54 tritt gegenüber 78 stark zurück. Verglichen mit der binomialen wäre unsere Kurve nur etwas zu „flach", auch ist ihre Spitze etwas nach links verschoben, da der rechte Schenkel langsamer abfällt als der linke ansteigt. Aber es muß doch verwundern, daß schon die geringe Menge von 360 Papillen genügt, eine der binomialen ähnliche Kurve zustande zu bringen. Das beweist am besten, daß wir in der Papillenlänge ein leicht modifizierbares und nicht ein genotypisch wertvolles „Merkmal" haben. Außerdem dürfen wir nicht vergessen, daß auch die Breite eine sehr verschiedene ist, was eigentlich bereits von Behrens (1875, Taf. II, Fig. 22) in genügender Klarheit abgebildet wurde.

Lythrum Salicaria verhält sich also nicht so wie Primula, sondern eher wie Linum grandiflorum, für das Darwin (1877, pag. 220) eine starke Variabilität der Narbenpapillengröße angibt.

Mit dieser Konstatierung haben wir natürlich nicht an der Erscheinung des Trimorphismus überhaupt gerührt. Gaston Bonnier (1884) hatte seinerzeit ja auch an dieser „traditionellen" Auffassung Kritik geübt. Er glaubte an eine Polymorphie bei Lythrum, weil es sehr zahlreiche Übergänge zwischen den verschiedenen Formen geben sollte (pag. 242): „Il est bien facile de s'assurer qu'il n'y a pas trois formes de fleurs seulement chez cette espèce, mais une infinité." Und ganz ähnliche Übergänge gebe es bei den nirgends als trimorph bezeichneten Saxifraga granulata, Erodium cicutarium, Potentilla verna, Anemone Pulsatilla und Viola spec. Ja selbst anemophile Blüten zeigten Analoges (pag. 243) „Dès lors l'explication de la fécondation croisée doit être modifiée."

Diese Sätze Bonniers sind sicher übertrieben. Gewisse variationsstatistische Untersuchungen, wie die von Gain (1905) für Pulmonaria, haben schon jetzt ergeben, daß trotz weitreichender transgressiver Variabilität der Griffel- und Staubblattlängen, und wir dürfen wohl hinzufügen: auch der Pollenkörner und Narbenpapillen, „le libre croisement maintient sensiblement la constance des dimensions moyennes du style et de l'étamine, sans realiser la constance de la distance moyenne du stigmate a l'anthère". Wenn auch die Konstanz der Entfernung bei den Heterostylen nicht vorhanden ist, so ist für weitaus die meisten aber doch die Heterostylie selbst klar ausgeprägt, und ein Fall, wie der für Menyanthes trifoliata beschriebene, bei der in Grönland Homostylie gegenüber der sonst vorhandenen dimorphen Heterostylie vorkommt, ist jedenfalls selten (s. Knuth 1898, pag. 62; hier auch Angaben über sonstige „unvollkommen heterostyle" Pflanzen).

Speziell für Lythrum Salicaria wäre daran zu erinnern, daß diese Pflanze ein ungewöhnlich weites Areal besiedelt, nach Henslow (1877, pag. 392) außer in Europa auch in Südaustralien, Tasmanien, Südafrika, Süd- und Nordamerika, Japan, Nordost- und Zentralasien vorkommt und m. W. überall als heterostyl-trimorph beschrieben wurde. Auch bei Penzig (1890, pag. 477) finden wir keine Angabe über „abnorme Veränderungen" der Blüten in dieser Richtung.

Fragen wir uns weiter, warum die drei verschiedenen Formen von Lythrum unter gleichen äußeren Bedingungen sich verschieden entwickeln, so müssen wir auf eine verschiedene „spezifische Struktur" (Klebs) schließen, die „phylogenetisch" erworben sein muß. Wir können auch sagen, ihre „Erbformeln" müssen differieren. Ein sehr schönes Beispiel nun, wie ein bestimmtes Gen, das zunächst ganz unabhängig von der fraglichen Erscheinung sein kann, auf die Reduktion der Griffellängen einwirkt, verdanken wir Bateson und Gregory (1905). Sie fanden bei der gewöhnlich heterostylen Primula sinensis einzelne homostyle Exemplare. Die Pflanzen hatten die Stamina so lang wie sonst bei den kurzgriffligen Individuen, aber die Griffel waren gleichfalls nur so lang geworden. Es fiel den Autoren nun auf, daß die betreffenden Primeln eine ganz bestimmte Form des gelben Nagelfleckes auf den Petalen hatten, der hier außerordentlich vergrößert war. Dies „Merkmal" war rezessiv und das ihm zugrunde liegende Gen war völlig unabhängig von dem, daß die Griffellänge sonst beeinflußte. Aber überall, wo das Gen für den großen „Flush" mit dem für „langgrifflig" zusammenkam, da konnte der Griffel nicht „pass trough the anthers . . . Why the development of the yellow flush in these flowers should entail

the reduction of the style, we cannot in any way suggest". Aber die Tatsache der Beeinflussung ist eben nur „genetisch", oder was eigentlich das gleiche bedeutet, „phylogenetisch" zu verstehen.

Jede Beweisführung, die phylogenetische Daten diskutieren will, muß „vorläufig", d. h. bis wir die Erbformel wirklich „verstehen", indirekt sein. Das gilt also auch für die Versuche, die in bestimmten Pflanzengruppen bestehende Neigung zu Heterostylie mit der zu Diözie in Parallele zu setzen. Schon Darwin hat derartige Gedankengänge eingehend erörtert (1877, pag. 241 ff.). Und seitdem ist das öfter geschehen, noch jüngst von Dahlgren (1916, pag. 9). Wir wissen ja, daß es zwischen Hermaphroditen und Diözisten Übergänge gibt, welche gewisse Erscheinungen in der Reduktion des einen Geschlechtes ähnlich wie die Heterostylen zeigen. Und manchmal wurden letztere anfangs nur irrtümlich angenommen, wie bei Asperula scoparia oder Aegiphila odorata u. a. (nach Darwin 1877).

Wir dürfen aber nicht vergessen, daß es sich nur um eine Art „Parallelfall" (s. Baur 1917, pag. 209), nicht etwa um eine Art „Vorstufe zu echter Diözie" bei den Heterostylen handelt. Für Lythrum Salicaria sah das bereits Darwin. Rein morphologisch betrachtet, müßten die langgriffligen Individuen den am meisten weiblichen, die kurzgriffligen den am meisten männlich ausgebildeten entsprechen. Aus physiologischen Gründen, da sie nämlich die größte Zahl von befruchtungstauglichen Samenanlagen produzieren und da ihre Pollenkörner ein etwas geringeres Befruchtungsvermögen haben sollen als die „entsprechenden" in den anderen Blütenformen, will Darwin aber gerade die mittelgriffligen für die mit der stärksten weiblichen Tendenz ansehen.

Koehne (1885, pag. 43) macht schon darauf aufmerksam, daß relativ selten Diözisten und Heterostyle in unmittelbarer Verwandtschaft sind. Dagegen sind Kleistogame und Heterostyle öfters und speziell bei den Lythraceen, Oxalidaceen, Rubiaceen (Houstonia), Caryophyllaceen (Silene), Primulaceen (Hottonia) und Polygonaceen innerhalb einer und derselben Gattung (s. Kunth 1898) gefunden worden. In diesem Zusammenhang darf ich vielleicht auch darauf hinweisen, daß ich (wenigstens die kleinen) Pollenkörner bei Lythrum genau so innerhalb der reifen Anthere auskeimend gefunden habe, wie das bei den Kleistogamen so häufig der Fall ist.

Diese von den Systematikern erkannte Beziehung zwischen Vertretern der beiden genannten ökologischen Typen ist theoretisch insofern bedeutsam, als gerade die Kleistogamen extrem autogame, die Heterostylen

heterogame resp. selbststerile Arten sind. Bei konvergierender morphologischer Entwicklungsrichtung besteht also ein starkes Divergieren bezüglich der ökologischen[1]). Das läßt vermuten, daß die in Frage stehenden Ökologismen „Zufälligkeiten" darstellen, welche durch den morphologischen Aufbau bedingt sind.

Wir haben in unseren oben gemachten Ausführungen besondere morphologische „Anpassungen" bezüglich der Größe der Pollenkörner und Narbenpapillen geleugnet. Und wenn wir überhaupt noch Beziehungen zwischen morphologischem Bau und Notwendigkeit der Kreuzbefruchtung herstellen wollen, bleiben allein die ungleichen Längen von Filamenten und Griffeln bestehen, die gewissen Insekten, welche den Honig des Blütengrundes aufsuchen, die legitimen Kreuzungen erleichtern könnten. Ein ganz genaues Zusammenpassen der Stellen, an denen die verschiedenen Pollensorten den Leib der Insekten bepudern und derjenigen, mit denen die ungleich hohen Narben berührt werden, wie es jüngst noch Völker (1915) beschrieb, würde aber nur dann eintreten, wenn alle Blüten der verschiedenen Stöcke und ihre einzelnen Teile genau die gleiche Höhe hätten. Das ist aber nach meinen wie nach Gaston Bonniers (1884) Funden durchaus nicht der Fall.

Weit wichtiger als die morphologischen sind jedenfalls nach unserem Dafürhalten die physiologischen Anpassungen. Ihr Zustandekommen werden wir uns am einfachsten so zu erklären haben, daß parallel den Hemmungsbildungen in den Staub- und Fruchtblättern eine quantitative Veränderung gewisser „Reizstoffe" gegangen ist, wie sie Jost (1907) fordert, sei es, daß diese mit der geringeren Wasserversorgung in den „gehemmten" Staubblättern zusammenhängt oder in sonstwie anderer Art. Wir kommen somit auf anderem Weg wie Jost zu der gleichen Annahme als der wahrscheinlichsten: „Es würde zur Erklärung des Tatbestandes (scil. weil nicht die Länge des vom Pollenschlauch zurückzulegenden Weges und die Größe der Pollenkörner in Parallele zu setzen sind) genügen, wenn in den drei Griffelformen verschiedene Konzentrationen eines und desselben Stoffes vorhanden wären, und es würde damit in gutem Einklang stehen, daß auf den mittleren Griffeln viel eher eine illegitime Bestäubung von Erfolg ist als auf den extremen (Darwin). Selbstverständlich ist die Existenz einer größeren Komplikation möglich."

---

1) Vgl. auch Henslow (1877, pag. 363), welcher hier von Übergängen zwischen fremdbefruchteten und autogamen Spezies von Lythraceen (Lythrum, Nesaea, Cuphea) berichtet.

Sirks (1917) meint, daß schon bei isosmotischen Koeffizienten von Pollenschlauch und Zellen der Narbe resp. des Griffels das Wachsen des ersteren sistirt werden müsse, da ja nun nicht mehr das zum weiteren Fortschreiten des Schlauches nötige Wasser herbeigeholt werden könne. Wir (1917 b) haben uns indessen nicht von spezifischen Differenzen in der Höhe des osmotischen Druckes bei den betreffenden Zellen überzeugen können, so sehr wir darnach suchten. Neger (1913, pag. 632) sagt zwar summarisch: „Die Pollenkörner aus den längsten Staubgefäßen keimen in einer konzentrierteren Zuckerlösung als die aus den kurzen und mittleren. Bekanntlich ist der Pollen aus den langen Antheren bestimmt für die langen Griffel, und an diesen wird infolge stärkerer Verdunstung die Narbenflüssigkeit, welche die Keimung anregt, konzentrierter sein als an den kurzen Narben.“ Mir scheint aber dies Postulat noch absolut unerwiesen. Und ich möchte meinen, daß speziell vom Standpunkte der Möglichkeit einer Wasserentnahme die Pollenschläuche stets in allen drei Formen zu wachsen vermögen.

Dafür, daß nur quantitative und nicht qualitative chemische Differenzen die Illegitimität einer Kreuzung bei Lythrum Salicaria bedingen, scheint m. E. vor allem auch die Tatsache zu sprechen, daß das Nichtgelingen einer illegitimen Befruchtung ja doch kein absolutes ist, also nicht wie z. B. bei den selbststerilen Cardamine-Individuen, welche Correns (1912) prüfte. Das hat bekanntlich schon Darwin (1877) gezeigt. Und neuerdings ist durch Barlow (1913) gleiches erwiesen. Die ausführlichen Mitteilungen des letzteren stehen allerdings noch aus.

Lythrum Salicaria bietet uns endlich auch ein Beispiel dafür, daß die aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen Individuen in ihrer ganzen Konstitution schwächer sind, als die aus Kreuzbefruchtung entsprossenen. Die Einrichtungen, welche die Pflanze geschaffen hat, um die ungünstiger wirkende Selbstbefruchtung zu vermeiden, sind, wie wir zeigten, morphologisch unzureichend und allein chemisch für gewöhnlich genügend. In der Schädigung durch Selbstbefruchtung dürfen wir aber mit Baur (1917, pag. 311) wohl nur eine Sekundärerscheinung sehen.

Mit diesen Bemerkungen wollen wir unsere kausalanalytische Arbeit über Lythrum schließen. Die nächste Aufgabe würde es sein, festzustellen, ob bei Lythrum oder anderen Heterostylen das Experiment willkürlich die Gestaltungen in den Blüten verändern könnte. Die Hoffnung, in prinzipiell wichtigen Dingen hier „Neues“ zu erreichen, scheint zunächst sehr bescheiden zu bleiben, wenn wir die letzten Untersuchungen Güntharts (1917) durchlesen. Zwar konnten bei den

studierten Cruciferen „Blühzeit und Funktionsdauer der Fortpflanzungsorgane“ beeinflußt werden. Aber die eigentlichen morphologischen Verhältnisse blieben unverändert und dürften als „erblich fixierte Rassenmerkmale“ anzusehen sein. Ich habe nun selbst bereits derartige experimentelle Versuche an Primula eingeleitet und hoffe in absehbarer Zeit darüber berichten zu können.

Zusammenfassung.

1. Die Zahl der haploiden Chromosomen beträgt bei Lythrum Salicaria nahezu sicher 24, die der diploiden demnach 48. Die Chromosomen zeigen sehr ungleiche Größe. Etwaige Differenzen zwischen denen der verschiedenen Blütenformen sind als Ernährungsmodifikationen aufzufassen. Die genotypische Verschiedenheit der ungleichgriffligen Individuen findet in der Chromosomengröße somit kaum einen entsprechenden Ausdruck.

2. In dem reifen Pollen der ungleichgriffligen Individuen sind die Kerne bei gleicher Chromosomenzahl ziemlich gleichgroß. Dagegen unterscheiden sich die Zelleninhalte sehr in ihrer Größe. Der Pollen der kleinsten und mittleren Stamina ist gegenüber dem der größten als im Wachstum gehemmt aufzufassen.

3. Nicht nur die kleineren Pollenkörner, sondern auch die gesamten mittleren und kürzeren Stamina stellen, verglichen mit den längeren, Hemmungsbildungen dar. Die Hemmungen sind letztenfalls durch ungenügende Zufuhr von Wasser und Nährstoffen bedingt, da die Leitbündel in den Filamenten der mittleren und kürzeren Stamina erheblich schwächer ausgebildet sind als die der längeren in der gleichen Blüte.

4. Mit der geringeren Wasserversorgung muß man wahrscheinlich auch die Unterschiede in den Inhaltsstoffen der reifen Pollenkörner zusammenbringen, die bei den mittel- und kurzgriffligen Individuen beobachtet wurden (Fett- und Stärkepollen). Denn bei langgriffligen Individuen, welche nur einerlei Pollen haben (Fettpollen), ist kein in die Augen fallender Unterschied im Bau der Filamentleitbündel zu beobachten. Es würde also, falls unsere Annahme richtig ist, die bessere Versorgung mit Nährstoffen zu einer Inaktivierung der Diastase im reifenden Pollen führen und so das „Stärkestadium“ der im übrigen im Wachstum geförderten Pollenkörner bis zum Moment des Auskeimens erhalten.

5. Charakteristische Größenverschiedenheiten der Zellen in den Fruchtblättern der verschiedengriffligen Individuen sind weder in den Samenanlagen, noch in den Geweben der Fruchtknotenwandung oder

des Griffels vorhanden. Selbst die seit H. Müller allgemein angenommene Auffassung, daß die Narbenpapillen typisch in ihrer Größe differieren, ist nicht aufrecht zu erhalten. Mit leichter Mühe kann man z. B. kurzgrifflige Blüten finden, welche durchweg längere Narbenpapillen besitzen als andere mittel- oder langgrifflige. Bereits eine relativ geringe Zahl von Messungen der Narbenpapillen aus den Blüten verschiedener Blütenformen erlaubte diese in eine Kurve zu gruppieren, die der binomialen nahe kam. Eine dreigipfelige Kurve, wie sie bei typischer Verschiedenheit gefunden werden müßte, existierte in meinem Material wenigstens sicher nicht.

6. Die Größe der Narbenpapillen wird ebenso wie die anderer papillöser Epidermiszellen im wesentlichen durch die Zufuhr von Wasser und den darin gelösten Stoffen bestimmt.

7. Die etwaigen bei Heterostylen zu beobachtenden Hemmungsbildungen finden bei solchen Spezies, die auf dem Wege zur Diözie sind, manche Parallelen. Noch besser lassen sich vielleicht einige der bei kleistogamen Blüten beschriebenen Hemmungserscheinungen direkt mit denen der heterostylen vergleichen. Es wäre dazu zu bemerken, daß innerhalb der gleichen Pflanzenfamilien, ja der gleichen Gattung, u. a. bei den Lythraceen, Oxalidaceen, Rubiaceen, Caryophyllaceen, Primulaceen und Polygonaceen, Heterostylie und Kleistogamie vorkommen, während Heterostylie und Diözie seltener nebeneinander zu finden sind. Da die auf Heterostylie und Kleistogamie beruhenden Ökologismen aber absolut divergieren, handelt es sich doch im ersten Falle um extreme Einrichtungen für Heterogamie, im zweiten Falle um solche für Autogamie, kann allein die morphologische Entwicklung phylogenetisch verwendet werden; die dabei resultierenden Ökologismen sind völlig sekundärer Natur.

8. Eine morphologische „Anpassung“ der Pollenkörner an bestimmte Narben resp. Griffel existiert nicht. Allein durch chemische Arbeit kann demnach die meist vorhandene, aber nicht absolute Selbststerilität bei Lythrum Salicaria aufgeklärt werden.

Hohenheim (Württbg.), Botanisches Institut der landwirtschaftlichen Hochschule, den 23. November 1917.

Zitierte Literatur.

1913. Barlow, N., Preliminary note on heterostylism in Oxalis and Lythrum. Journ. of genetics, Vol. III, pag. 53—65. 1 Fig.

1905. Bateson, W. and Gregory, R. P., On the inheritance of heterostylism in Primula. Proc. Roy. Soc. London, B, Vol. LXXVI, pag. 581—586.

1917. Baur, E., Physiologie der Fortpflanzung im Pflanzenreich. Kultur der Gegenwart, Teil III, 4. Abt., Bd. III. I. Bot. Teil, pag. 281—328. Fig. 92—119. Leipzig und Berlin.

1875. Behrens, W. I., Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe einiger Pflanzenarten. Diss., Göttingen. 46 pag., 2 Taf.

1884. Bonnier, G., Sur les différentes formes des fleurs de la même espèce. Bull. Soc. bot. France, T. XXXI, pag. 240—244.

1889. Correns, C., Kulturversuche mit dem Pollen von Primula acaulis. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. VII, pag. 265—272.

1912. Ders., Selbststerilität und Individualstoffe. Festschr. d. mediz.-naturwiss. Ges. Münster i. W. zur 82. Vers. D. Naturf. u. Ärzte. 32 pag.

1916. Ders., Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biolog. Zentralbl., Bd. XXXVI, pag. 12—24. 1 Fig.

1916. Dahlgren, K. V. O., Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales. Akad. Abhandl. Upsala, K. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. LVI, Nr. 4. 80 pag., 3 Taf., 137 Fig.

1862. Darwin, Ch., On the two forms or dimorphic condition in the species of Primula and on their remarkable sexual relations. Proc. of the Linn. Soc. Bot., Vol. VI, pag. 77—97.

1877. Ders., Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Übers. von V. Carus. Stuttgart. 304 pag., 15 Fig.

1905. Gain, E., Sur l'hétérostylie de la Pulmonaire officinale. Revue générale de Botan., T. XVII, pag. 272—276, Fig. 1—3.

1899. Gauchery, P., Recherches sur le nanisme végétal. Annal. sc. natur., 8. sér., Botanique, T. IX, pag. 61—156, pl. 1—4.

1904. v. Goebel, K., Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biolog. Zentralbl., Bd. XXIV, pag. 673—697, 737—753, 769—787. 14 Fig.

1914. Gregory, R. P., On the genetics of tetraploid plants in Primula sinensis. Proc. Roy. Soc. London, B, Vol. LXXXVII, pag. 484—492.

1917. Günthart, A., Über die Entwicklung und Entwicklungsmechanik der Cruciferenblüte und ihre Funktion unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. Beih. z. Botan. Zentralbl., Bd. XXXV, Abt. I, pag. 60—170. 51 Fig.

1890. Heckel, E., Une nouvelle espèce de l'Afrique tropicale Solanum Duchartrei. Revue générale. Botan., T. II, pag. 49—54, pl. 2.

1877. Henslow, G., On the self-fertilization of plants. Transact. Linn Soc., Ser. 2, Bot., Vol. I, pag. 317—398, tab. 44.

1906. Huss, H. A., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. (Diss., Zürich.) Beih. z. Bot. Zentralbl., Bd. XX, Abt. I, pag. 77—174, Taf. 4—9, 13 Fig.

1907. Jost, L., Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Ztg., Bd. LXV, pag. 77—117, Taf. 1.

1911. v. Kirchner, O., Blumen und Insekten. 436 pag., 159 Fig., 2 Taf. Leipzig und Berlin.

1917. Klebs, G., Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. Biolog. Zentralbl., Bd. XXXVII, pag. 373—415.

1898. Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie, Bd. I. 400 pag., 1 Porträttafel, 81 Fig. Leipzig.

1885. Koehne, Ae., Lythraceae monographice describuntur. Engler's bot. Jahrb., Bd. VI, pag. 1—48.
1916. Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl., 447 pag., 209 Fig. Jena.
1917. Ders., Die Verteilung des Anthocyans bei Coleusspielarten. Flora, Bd. CX, pag. 1—33, 26 Fig.
1905. Lötscher, P. K., Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. Flora, Bd. XCIV, pag. 213—262, Taf. 1—2.
1873. Müller, H., Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. 478 pag., 152 Fig. Leipzig.
1884. v. Naegeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 822 pag., 36 Fig. München und Leipzig.
1913. Neger, F. W., Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (Bionomie). 775 pag, 315 Fig. Stuttgart.
1890. Penzig, O., Pflanzenteratologie, Bd. I, 540 pag. Genua.
1908. Ritzerow, H., Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten. Flora, Bd. XCVIII, pag. 163—212, 36 Fig.
1900. Roessler, W., Beiträge zur Kleistogamie. Flora, Bd. LXXXVII, pag. 479 bis 499, Taf. 16—17, 1 Fig.
1914. Sierp, H., Über die Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellengröße, mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LIII, pag. 55—124, 3 Fig.
1917. Sirks, M. I., Stérilité, auto-inconceptibilité et différenciation sexuelle physiologique. Archiv. Néerl. scienc. exact. et natur., Sér. B, Tome III, pag. 205—234.
1912. Stevens, N. E., Observations on heterostylous plants. Bot. Gaz., Vol. LIII, pag. 277—308, pl. 21—23.
1886. Strasburger, E., Über fremdartige Bestäubung. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVII, pag. 50—98.
1915. Tischler, G., Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. Progr. rei Botan., Bd. V, pag. 164—284.
1917a. Ders., Über die Entwicklung und phylogenetische Bedeutung des Embryosacks von Lythrum Salicaria. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. XXXV, pag. 233 bis 246, Taf. IV.
1917b. Ders., Pollenbiologische Studien. Zeitschr. f. Botanik, Bd. IX, pag. 417 bis 488, Taf. IV.
1915. Voelker, H., Kreuzbefruchtung beim Blutweiderich (Lythrum Salicaria L.) (Trimorphe Heterostylie). Natur, Bd. VI, pag. 323—325, 4 Fig.
1909. Weber, F., Untersuchungen über die Wandlungen des Stärke- und Fettgehaltes der Pflanzen, insbesondere der Bäume. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Kl., Abt. I, Bd. CXVIII, pag. 967—1031.
1917. Winge, O., Studier over Planterigets Chromosomtal og Chromosomernes Betydning. Diss., Købnhavn. 143 pp., 1 Taf., 46 Fig.
1907. Winkler, Hans, Über die Umwandlung des Blattstieles zum Stengel. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, pag. 1—82, 14 Fig.

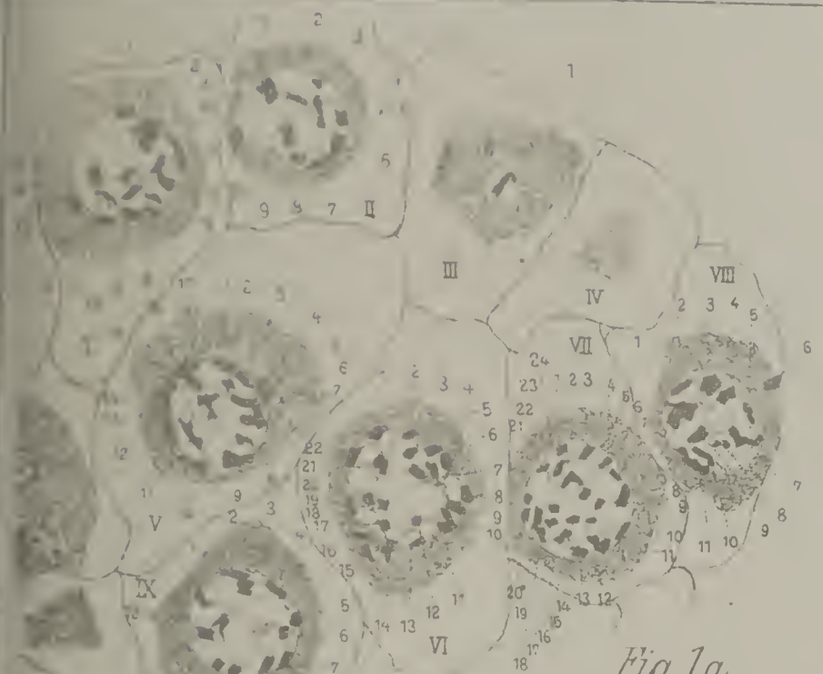


Fig. 1a.



Fig. 1b.

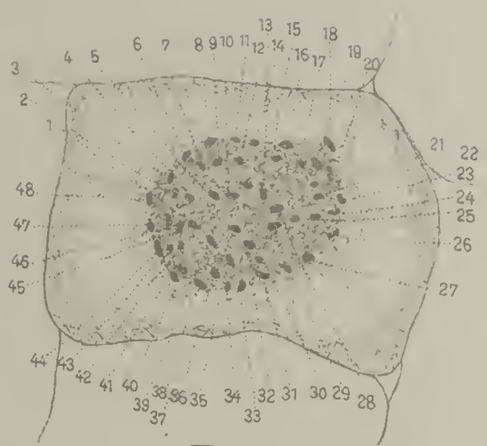


Fig. 2.



Fig. 1c.

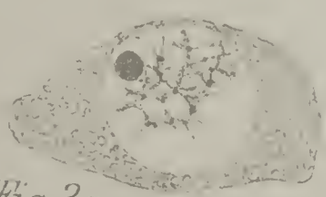


Fig. 3a.

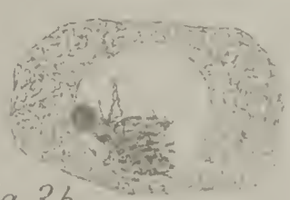


Fig. 3b.



Fig. 1d.

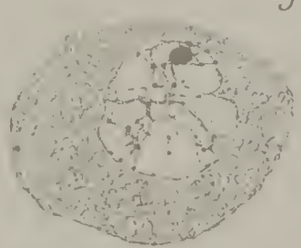


Fig. 4a.



Fig. 4b.

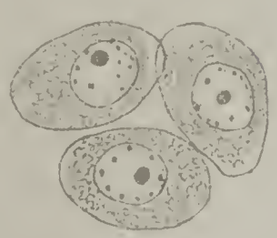


Fig. 5.

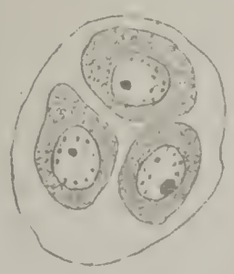


Fig. 6.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

H. Lauel lith. inst Berlin

Tafelerklärung zu Tafel III.

Die Figuren 1 und 3—6 sind bei einer Vergrößerung von ca. 1200, Fig. 2 desgl. bei ca. 2800 gezeichnet.

Fig. 1a—d. Langgriffliges Individuum, kleinste Stamina. Diakinese der Pollenmutterzellen. Aufeinanderfolgende Schnitte, um die Chromosomenzahl zu bestimmen (vgl. Text). Die römischen Ziffern bezeichnen die 17 abgebildeten Zellen, die arabischen die einzelnen Chromosomenpaare. In den meisten Fällen sind 24 haploide Chromosomen zu erkennen.

Fig. 2. Zelle aus einem jungen Blatte nahe dem Vegetationspunkt einer nichtblühenden Pflanze. Äquatorialplatte mit 48 diploiden Chromosomen.

Fig. 3a. Mittelgriffliges Individuum, kleinste Stamina. Leptonema.

Fig. 3b. Desgl. Synapsis.

Fig. 4a. Mittelgriffliges Individuum, größte Stamina. Leptonema.

Fig. 4b. Desgl. Synapsis.

Fig. 5. Kurzgriffliges Individuum, größte Stamina. Pollentetraden.

Fig. 6. Langgriffliges Individuum, kleinste Stamina. Pollentetraden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 111-112

Autor(en)/Author(s): Tischler Georg

Artikel/Article: Untersuchungen über den anatomischen Bau der Staub- und Fruchtblätter bei Lythrum Salicaria mit Beziehung auf das „Illegitimitätsproblem“. 162-193