

- Digitalisierte Fassung im Format PDF -

# Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den hheren Pflanzen

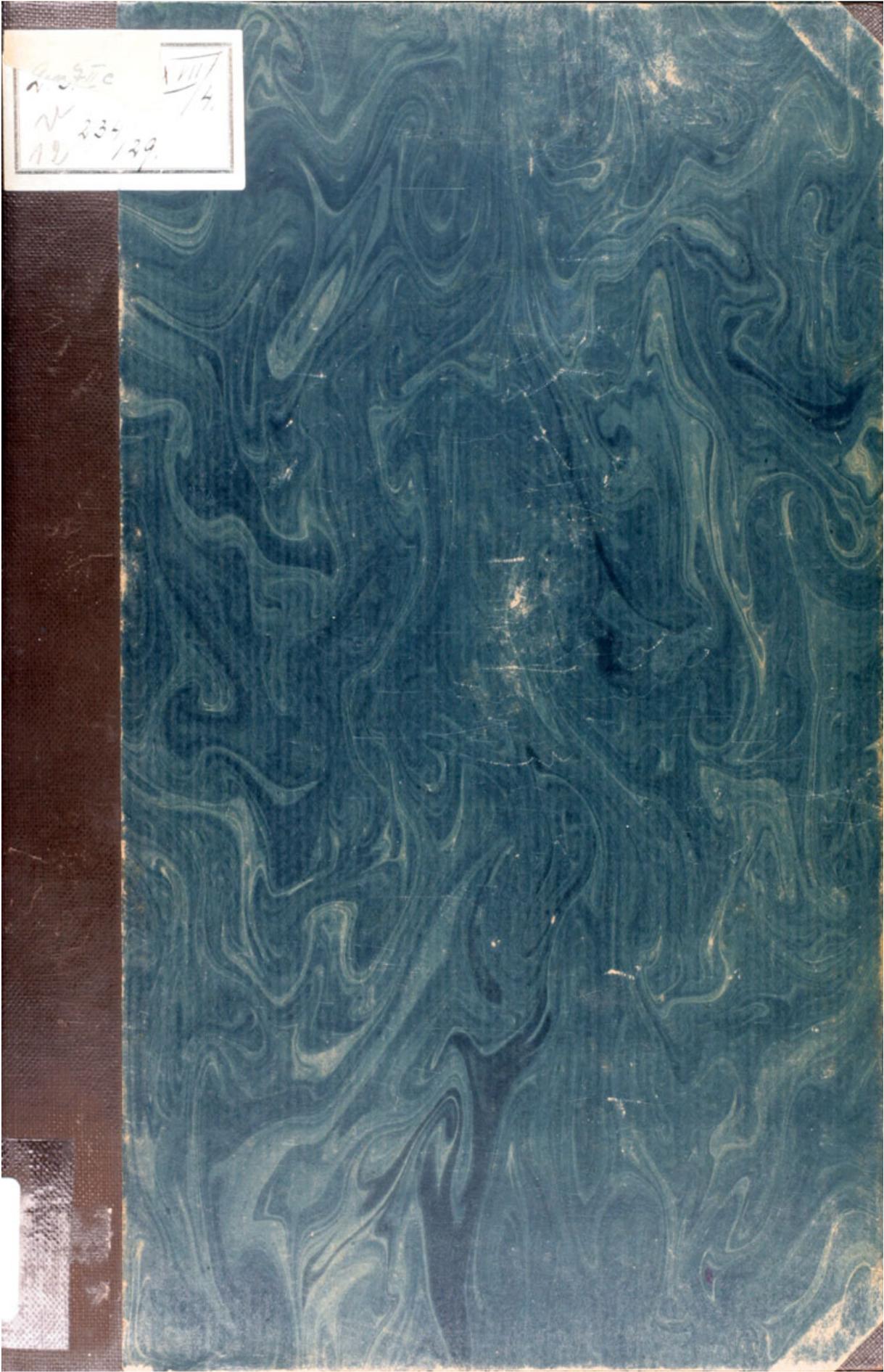
---

Carl Correns

Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib ([www.BioLib.de](http://www.BioLib.de)).

Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie (ViFaBio) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](#) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.

Am. Soc. VIII / 4  
N 234  
A 2 139



GNTI

Kaiser Wilhelm-Institut  
für Züchtungsforschung

234/29.

234/29.

Untersuchung über die  
Vererbung des Erbschickes  
bei den höheren Pflanzen



*Kaiser Wilhelm-Institut  
für Züchtungsforschung  
Gen. 711c*

# Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von  
E. Baur und M. Hartmann

---

Band II

C. Correns

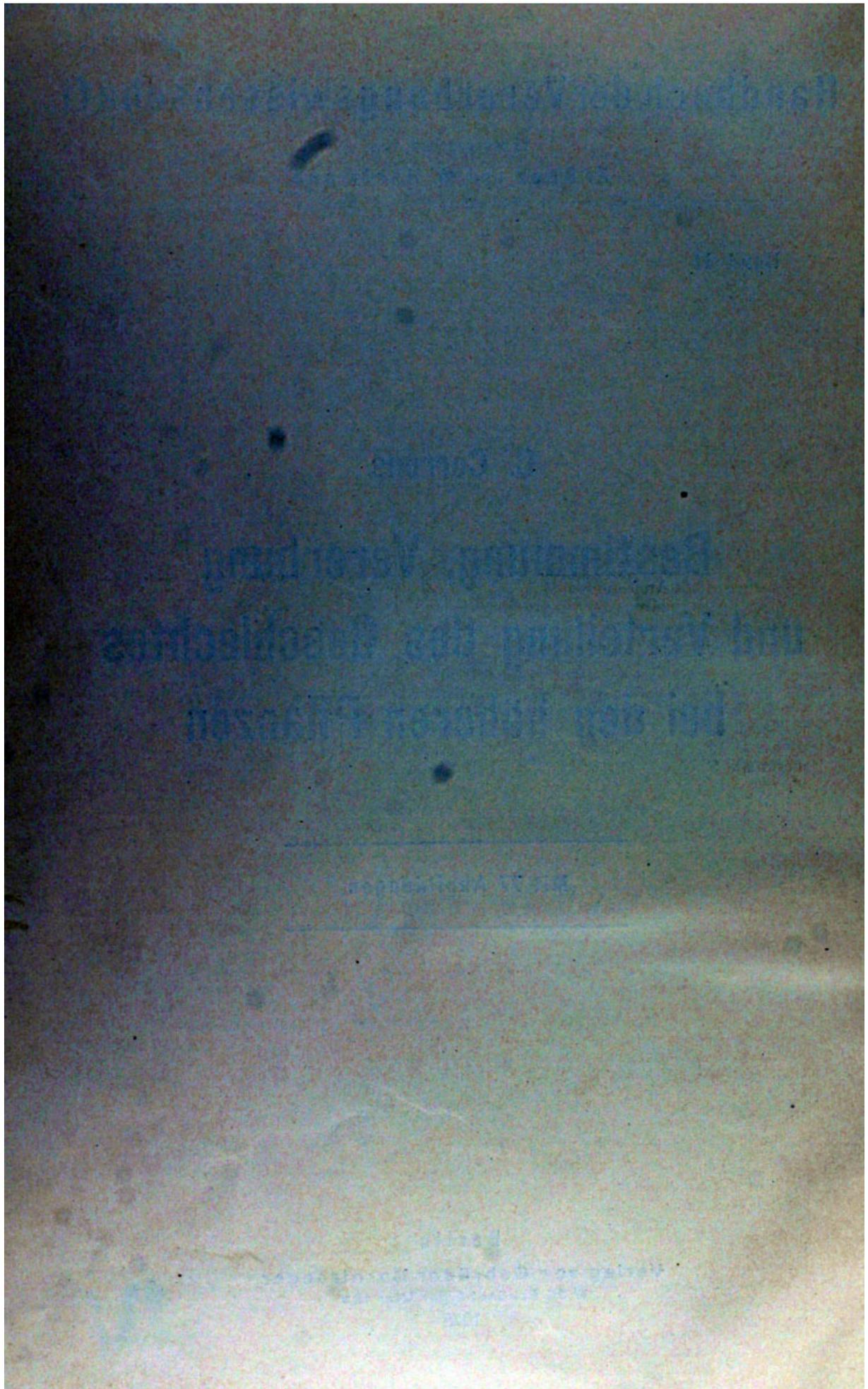
## Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen

---

Mit 77 Abbildungen

---

Berlin  
Verlag von Gebrüder Borntraeger  
W 35 Schöneberger Ufer 12a  
1928

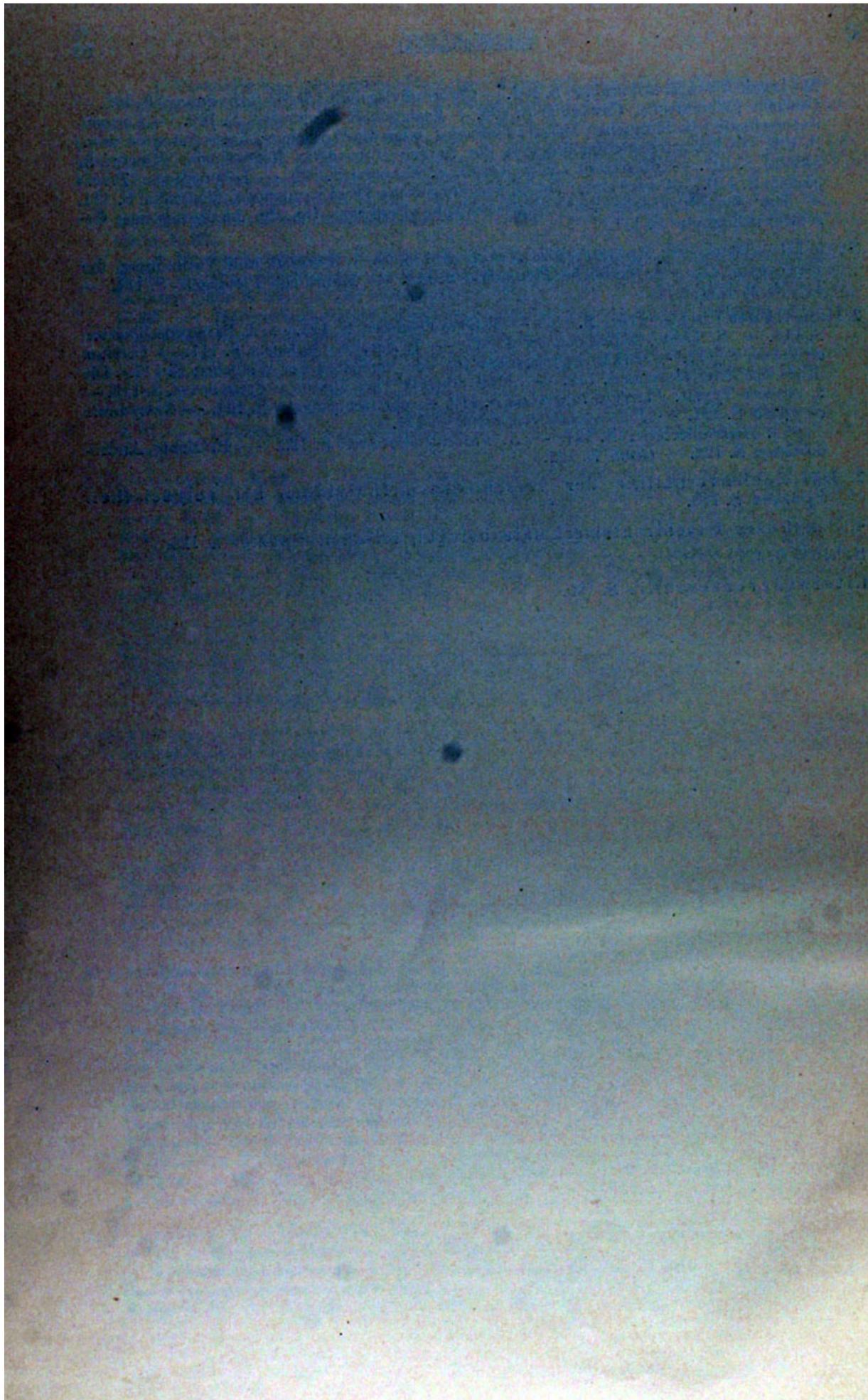


## Inhaltsübersicht

- Einleitende Bemerkungen. — Haploide und diploide Phase S. 1. — Gemischt- und getrenntgeschlechtig S. 2. — Morphologische oder physiologische Charakterisierung der Getrenntgeschlechtigkeit? S. 2. — Sexualphysiologisches Verhalten und Genotypus der Keimzellen S. 2. — Potenz, Tendenz, Valenz S. 3. — Die vier Stufen und die Terminologie BLAKESLEES S. 3.
- I. Stufe: Gemischtgeschlechtige Moose und isospore Farnpflanzen (*Funaria*- und *Pteris*-Typus) S. 4. — 1. Gemischtgeschlechtige Moose S. 4. — Die Bestimmung der Antheridien und Archegonien S. 5. — Die Verteilung von Antheridien und Archegonien S. 6. — Sekundäre Geschlechtscharaktere S. 7. — Das Geschlecht der diploiden Phase (des Sporophyten) S. 7. — 2. Gemischtgeschlechtige (isospore) Farngewächse S. 7. — Die zwei Prothallium-Typen CZAJAS S. 8. — Zusammenfassung für die Stufe I S. 8.
- II. Stufe: Getrenntgeschlechtige Moose (*Bryum*-Typus) S. 9. — Verbreitung der Diöcie bei den Moosen S. 9. — Die männlichen und die weiblichen Sporen S. 10. — Ihre Entstehung S. 11. — Beobachtungen an Sporentetraden S. 11. — Geschlechtschromosomen S. 11. — Geschlecht und Größe der Sporen S. 14. — Sekundäre Geschlechtsmerkmale S. 16. — Das Zahlenverhältnis der Geschlechter S. 18. — Die Geschlechtstendenz des Sporophyten bei Laubmoosen S. 18. — bei *Sphaerocarpus* S. 19. — Der Vorgang der Geschlechtsbestimmung S. 20. — Zusammenfassung für die Stufe II S. 21. — *Equisetum* S. 21.
- I. + II. Stufe: Individuen teils mit gemischtgeschlechtiger teils mit getrenntgeschlechtiger haploider Phase nebeneinander in derselben Spezies S. 22.
- III. Stufe: Heterospore Farnpflanzen und gemischtgeschlechtige Blütenpflanzen (*Selaginella*- und *Lilium*-Typus) S. 23. — Die Geschlechtsbestimmung ist phänotypisch S. 24. — Die genotypische Veranlagung der Staubblätter und Fruchtblätter S. 24. — Monströse Sippen S. 24. — Verhalten bei adventiver und apogamer Embryobildung S. 25. — Die Verteilung von Staub- und Fruchtblättern S. 26. — Übergänge von gemischtgeschlechtigen zu eingeschlechtigen Blüten S. 27. — Ungleiche Rückbildung von Staub- und Fruchtblättern S. 28. — Zwitterigkeit, Gynomonöcie, Andromonöcie, Trimonöcie und Monöcie S. 29. — Sekundäre Geschlechtsmerkmale S. 30. — Zahlenverhältnis und Stellung der verschiedengeschlechtigen Blüten und ihre Beeinflußbarkeit bei Monöcisten S. 31. — bei Gynomonöcisten und Andromonöcisten S. 33. — Die Nachkommenschaft der verschiedengeschlechtigen Blüten S. 40. — Zusammenfassung für die Stufe III. S. 41. — Das phylogenetische Verhältnis der II. und der III. Stufe zueinander S. 42.
- IV. Stufe: Getrenntgeschlechtige Blütenpflanzen (*Populus*-Typus) S. 42. — Verbreitung der Getrenntgeschlechtigkeit S. 42. — Einteilung der getrenntgeschlechtigen Pflanzen S. 43.
1. Diöcisten S. 43. — A. Die Festigkeit der Bestimmung des Geschlechtes S. 43. — Einwirkung der *Ustilago violacea* auf die Sileneen S. 43. — Verhalten bei vegetativer Vermehrung S. 45. — beim Propfen S. 45. — B. Der Mechanismus der Geschlechtsbestimmung S. 45. — Die Veranlagung und die Tendenz der Keimzellen S. 46. — Die Realisatoren S. 47. — Die Geschlechtsbestimmung S. 47. — Die vier Beweise für die Theorie:

1. Bastardierung getrenntgeschlechtiger Arten mit gemischtgeschlechtigen S. 49. — Die zugrunde liegende Idee S. 49. — Voraussetzungen S. 49. — Die *Bryonia*-Versuche S. 49. — Einwände S. 50. — Andere Versuche S. 50.
2. Geschlechtsgekoppelte Merkmale S. 52. — Geschlechtsgekoppelt und geschlechtskontrolliert S. 52. — Koppelung mit dem X-Chromosom S. 52. — Koppelung mit dem Y-Chromosom S. 54. — Weitere Fälle S. 55.
3. Konkurrenzversuche S. 56. — Die zugrunde liegende Vorstellung S. 56. — Der Hauptversuch mit *Melandrium* S. 56. — und *Rumex* S. 56. — Bestätigende Versuche S. 57.
4. Heterochromosomen S. 58. — Geschlechtschromosomen und Heterochromosomen S. 59. — Ihre Entdeckung im Pflanzenreich S. 59. — Zusammenstellung der bekannten Fälle S. 59. — Die verschiedenen Typen S. 59. — Verhalten bei Polyploidie S. 63. — Heterochromosomen und physiologisches Verhalten der Pollenkörner S. 63 und Größe der Pollenkörner S. 64. — Versuch TISCHLERS S. 65.
- Andere experimentelle Versuche, den Modus der Geschlechtsbestimmung im Rahmen der Theorie nachzuweisen S. 65. — 1. STRASBURGERS Versuch mit *Helodea* S. 65. — 2. NOLLS Versuch mit *Cannabis* S. 66.
- Welches Geschlecht ist heterogametisch? S. 66. — Versuche mit *Fragaria elatior* S. 67. — Cytologische Untersuchung S. 67. — BATESONS Umdeutung der *Bryonia*-Versuche S. 68.
2. Subdiöcisten S. 68. — Unterscheidung der Diöcisten und Subdiöcisten S. 68. — Beeinflussung der phaenotypischen Ausbildung des Geschlechtes S. 69. — *Mercurialis annua* S. 69. — *Cannabis sativa*, Versuche von MOLLIARD, SCHAFFNER, MC PHEE, S. 69. — *Cirsium arvense* S. 71. — *Valeriana dioica* S. 71. — *Silene Roemeri* S. 71. — Nachkommen der Subdiöcisten bei Selbstbefruchtung S. 72. — *Silene Roemeri* S. 73. — *Silene Otites* S. 73. — *Cirsium arvense* S. 74. — Erklärung des Verhaltens des heterogametischen Geschlechtes S. 74.
3. Die Natur der Realisatoren S. 75. — Auffassung von CORRENS S. 75. — Von NOLL und STRASBURGER S. 76. — Von R. GOLDSCHMIDT S. 76. — Einwände gegen die Theorie in ihrer allgemeinsten Form S. 76. — Zusammenwirken von Genen und Außeninflüssen S. 77. — Scheinbare Diöcie bei *Arisaema*-Arten S. 77. — Zusammenfassung für die Diöcisten und Subdiöcisten S. 78.
4. Sekundär gemischtgeschlechtige Pflanzen S. 79. — Unterscheidung von primärer und sekundärer Gemischtgeschlechtigkeit S. 79. — Gründe dafür S. 79. — Einteilung der sekundär gemischtgeschlechtigen Pflanzen S. 79.
1. Gynandromorphe S. 80. — Gynandromorphe *Salix*-Sträucher nach HERIBERT NILSSON (Genetik) S. 80. — nach RAINIO (Morphologie) S. 81. — *Myrica Gale* S. 84. — Ein *Melandrium*-Gynandromorph S. 84.
2. Deuterohermaphroditen S. 85. — Vergleich mit den Subdiöcisten S. 86. — Deuterohermaphroditen bei *Melandrium* S. 86. — Die Abstufungen: Andro- Eu- und Gynohermaphroditen S. 86. — Das genetische Verhalten der Deuterohermaphroditen bei *Melandrium* S. 87. — Abweichendes genetisches Verhalten S. 88. — Der männliche Chromosomensatz bei den *Melandrium*-Zwittern S. 90. — Deuterohermaphroditen bei *Vitis vinifera* S. 90.
5. Das Zahlenverhältnis der Geschlechter S. 92. — Das mechanische Verhältnis 1:1 S. 92. — Die Ursachen der Abweichungen S. 92. — Proximales und distales Verhältnis S. 93. — Versuche mit *Melandrium*, Einfluß der Konkurrenz S. 93. — des Alters der Keimzellen S. 93. — Einfluß von Alkoholdämpfen auf die Pollenkörner S. 93. — Versuche mit *Cannabis* S. 94. — Die erfolglosen Versuche, das Geschlecht des Embryo zu beeinflussen S. 94. — Ihre Bedeutung S. 95. — FORSBERGS Angaben für *Juniperus communis* S. 95. — Der Wert von Zählungen der Geschlechter S. 97. — Zusammenstellung größerer Zählungen S. 97. — Fehlerquellen S. 99. — Die biologische Bedeutung des Zahlenverhältnisses S. 99. — Thelygenie und Arrhenogenie S. 100. — Thelygenie der *Melandrium*-Männchen S. 100. — Ihre Erklärung durch (sub-)letale Faktoren im X-Chromosom S. 101. — *Silene Römeri* usw. S. 101. — Arrhenogenie der *Melandrium*-Männchen S. 102. — Mögliche Erklärung durch (sub-)letale Faktoren im Y-Chromosom S. 102. — Zusammenfassung für das Geschlechtsverhältnis S. 102.
6. Sekundäre Geschlechtsmerkmale S. 102. — 1. Geschlechtsgekoppelte Merkmale S. 102. — 2. Geschlechtskontrollierte Merkmale S. 103. — A. Primäre Merkmale S. 103. — B. Sekundäre Merkmale S. 103. — Phaenotypische Modifikationen derselben Gene durch die verschiedenen Realisatoren S. 103. — Beispiele für die haploide Phase S. 104. — Beispiele für die diploide Phase S. 104. — Habitusunterschiede und morphologische

- Merkmale (*Ginkgo*, *Asparagus*) S. 104. — Chlorophyllgehalt (*Mercurialis annua*) S. 105. — Gewicht (*Mercurialis*, *Cannabis*) S. 105. — Fasergehalt (*Cannabis*) S. 106. — Längenunterschiede (die Männchen länger: *Cannabis*, oder die Weibchen: *Rumex Acetosa* usw.) S. 106. — Keimungsgeschwindigkeit der Samen (*Cannabis*, *Melandrium*, *Mercurialis annua*) S. 107. — Blütenzeit (*Silene Otites*, *S. Roemeri*) S. 109. — Lebensdauer (*Trinia glauca*) S. 110. — Osmotischer Druck und organische Trockensubstanz (*Cannabis*) S. 111. — Die MANOILOFFSche und BERNATZKISCHE Reaktion für die biochemischen Geschlechtsdiagnose S. 111.
- Stufe III + Stufe IV: Polyöcische Arten S. 113. — 1. Formen und Vorkommen der Polyöcie S. 113. — Weibliche Pleogamie S. 114. — Männliche Pleogamie S. 114. — Triöcie S. 114.
2. Genetik der Polyöcisten S. 115. — I. Gynodiöcisten S. 115. — A. Paragynodiöcisten S. 115. — B. Echte Gynodiöcisten S. 117. — 1. *Satureia hortensis* S. 117. — *Cirsium oleraceum* S. 117. — Erklärungsversuche für das Verhalten der Weibchen S. 117. Die Rolle des Eizellplasmas S. 118. — „Male sterility“ bei *Linum usitatissimum*. S. 118. — 2. Andere Typen: *Plantago lanceolata* S. 119. — *Cirsium palustre* S. 121. — *Campanula carpatica* S. 121. — *Polemonium coeruleum* S. 121.
- II. Androdiöcisten S. 121. — A. Parandrodiöcisten S. 122. — B. Echte Androdiöcisten S. 122. — *Geum* S. 122.
3. Das Zahlenverhältnis der verschiedenen Individuen bei polyöcischen Spezies S. 123.
4. Sekundäre Geschlechtsmerkmale bei polyöcischen Spezies S. 125.
- Schluß S. 127.
- Literaturverzeichnis S. 130.



## Einleitende Bemerkungen

Wir haben uns auf die Kormophyten — Moose, Farne, Gymnospermen, Angiospermen — zu beschränken und besprechen sie in dieser ansteigenden Richtung. Der Mangel eines sicheren Anschlusses nach unten läßt die getrennte Behandlung der HOFMEISTERSchen Reihe berechtigt erscheinen. Die Moose stehen ihrerseits wieder, wie schon GOEBEL hervorgehoben hat, isoliert da; so wenig wie nach unten, zu den Thallophyten, sind nach oben, zu den Farn-  
gewächsen, wirkliche Bindeglieder bekannt. Sie sind auch für das Verständnis der Geschlechtsbestimmung bei den Blütenpflanzen nicht nötig; was ihre unterste Stufe lehrt, finden wir bei den isosporen Farnpflanzen wieder, und die Weiterentwicklung ihrer Sexualität führte in eine Sackgasse. Trotzdem, oder gerade deswegen, erfordern sie in mehrfacher Hinsicht eine eingehende Besprechung.

Für den Leser, der nicht Botaniker ist, sei etwas über den Entwicklungsgang der Pflanzen, die hierher gehören, vorausgeschickt, speziell über das Verhalten der Chromosomen, und im übrigen auf Bd. I A oder irgendein Lehrbuch verwiesen.

Bei einem Moose hat die eigentliche Pflanze, die geschlechtliche Phase („Generation“), der Gametophyt, von der Spore ab über Protonema und Thallus oder beblättertes Pflänzchen bis zu den Spermatozoiden und der unbefruchteten Eizelle, den einfachen Chromosomensatz, „ $n$ “; sie ist haploid. Die befruchtete Eizelle hat dagegen den doppelten Satz, „ $2n$ “, eben infolge der Befruchtung; sie ist diploid, und das ist auch die daraus hervorgehende „Moosfrucht“, die ungeschlechtliche Phase („Generation“), der Sporophyt. Die erste Teilung der Sporenmutterzellen in der Kapsel des Sporophyten ist dann die Reduktionsteilung und setzt die Chromosomenzahl wieder auf die Hälfte,  $n$ , herab. Wir haben also im Entwicklungsgang eine haploide und eine diploide Phase, die haploide ist die reichere.

Bei einem gewöhnlichen, „isosporen“ Farnkraut ist der haploide Gametophyt, das aus der Spore entstehende Prothallium, stark reduziert, aber noch selbständig. Der aus der befruchteten Eizelle entstandene diploide Sporophyt ist das eigentliche „Farnkraut“. Die Reduktionsteilung erfolgt in den Sporangien des Sporophyten; die Sporen sind wieder haploid. Die haploide Phase ist hier der diploiden gegenüber arm.

Bei anderen, „heterosporen“ Farngewächsen ist der haploide Gametophyt, das Prothallium, noch stärker reduziert und bleibt in der keimenden Spore stecken, die ihre Entwicklung noch im Sporangium auf dem diploiden Sporophyten, beginnen kann. Die haploide Phase tritt also noch weiter hinter der diploiden zurück.

Bei den Blütenpflanzen (Gymnospermen und Angiospermen) ist die haploide Phase noch stärker reduziert und einerseits auf das Pollenkorn und das, was es noch bilden kann, andererseits auf den Embryosack und seinen Inhalt beschränkt. Die diploide Phase, der Sporophyt, reicht von der befruchteten

Eizelle über den Embryo und die eigentliche Pflanze bis zur Teilung der Pollenmutterzellen und der Embryosackmutterzellen.

Im folgenden unterscheiden wir vor allem zwischen gemischtgeschlechtigen und getrenntgeschlechtigen Pflanzen. Da der erste Ausdruck schon mißverstanden worden ist, sei dazu folgendes bemerkt.

Noch jetzt wird oft bei den Blütenpflanzen in erster Linie unterschieden, ob die Blüten beiderlei Keimzellen hervorbringen oder nur einerlei, entweder männliche oder weibliche. Erst dann werden die Pflanzen mit eingeschlechtigen Blüten wieder eingeteilt in monöcische, „einhäusige“ und diöcische, „zweihäusige“. Die genetische Untersuchung hat aber, wie wir noch sehen werden, gelehrt, daß der Hauptunterschied darin liegt, ob das Individuum beiderlei Keimzellen (im physiologischen Verhalten) hervorbringt oder nur einerlei, und dann getrenntgeschlechtig ist. Ob dagegen im ersten Fall die beiderlei Keimzellen in derselben Blüte, zwittrig, oder in verschiedenen Blüten, monöcisch, gebildet werden, ist vom genetischen Standpunkt aus zunächst gleichgiltig. Wir fassen deshalb beides, zwittrig und monöcisch und die möglichen Blütenkombinationen zwittriger und eingeschlechtiger Blüten auf derselben Pflanze als gemischtgeschlechtig zusammen.<sup>1)</sup>

Das gleiche gilt auch für die Moose; hier tritt der Unterschied zwischen gemischtgeschlechtig (synöcisch, paröcisch, heteröcisch, autöcisch) und getrenntgeschlechtig sogar besonders scharf hervor.

Ob eine Blüte mit Staubblättern und Fruchtblättern wirklich zwittrig oder ob sie eingeschlechtig ist, läßt sich im Zweifelsfalle nur an ihrem physiologischen Verhalten, nicht an ihrem morphologischen, entscheiden. Ist ihr Pollen untauglich zur Befruchtung, oder setzt der Fruchtknoten nicht an — immer unter Berücksichtigung der allenfalls durch Selbststerilität geschaffenen Bedingungen und der Bastardsterilität —, so ist die Blüte eingeschlechtig, auch wenn z. B. die cytologische Untersuchung anscheinend ganz normale Samenanlagen aufweisen sollte. Nur so läßt sich eine wirkliche Grenze zwischen zwittrigen und eingeschlechtigen Blüten ziehen, und sind Widersprüche, wie sie die Literatur hie und da bietet, zu vermeiden.

Hingewiesen werden muß noch auf eine sehr notwendige, aber durchaus noch nicht allgemein anerkannte Unterscheidung. Das physiologische Verhalten der Keimzellen, ob sie als Eizellen im Embryosack oder als generative Zellen und Spermakerne im Pollenkorn und Pollenschlauch funktionieren, ist etwas ganz anderes als der Genotypus, die Tendenz, die sie bei der Befruchtung besitzen und übertragen.

Für Eigenschaften, die nichts mit dem Geschlecht zu tun haben, wird das ohne weiteres zugegeben werden. (Geschlechtsgekoppelte und geschlechtskontrollierte Vererbung sind natürlich ausgenommen.) Niemand wird daran zweifeln wollen, daß die Eizellen mit dem Gen für rot, die der spaltende Bastard

1) In der zoologischen Literatur ist „monöcisch“ im Sinne von „gemischtgeschlechtig“ vorgeschlagen worden, ohne Rücksicht auf den althergebrachten, scharfumschriebenen Sinn, den das Wort in der botanischen Literatur hat. Mir scheint nichts im Weg zu stehen, auch im Tierreich die Ausdrücke gemischt- und getrenntgeschlechtig zu gebrauchen. Will man „internationale“ Namen, so kann man für gemischtgeschlechtig *synöcisch* und für getrenntgeschlechtig *heteröcisch* sagen, indem man Ausdrücke, die für die Moose geschaffen sind, in weiterem und zum Teil verändertem Sinne gebraucht. *Diöcisch* ist ein engerer Begriff als *heteröcisch*.

zwischen *Mirabilis alba* und *M. rosea* bildet, parthenogenetisch zur Entwicklung gebracht, rosablühende Individuen geben würden, wie die Eizellen ohne dieses Gen weißblühende, und daß sich die Pollenkörner ebenso verhalten würden. Es kann aber ebensowenig einem Zweifel unterliegen, daß aus der Eizelle einer gemischtgeschlechtigen Pflanze auf diesem Wege eine gemischtgeschlechtige und keine weibliche hervorgehen würde (vgl. S. 111 und 222). Daß es sich um Merkmale der Verteilung der Sexualorgane handelt, kann also an sich keinen Unterschied bedingen.

Bei konsequenter Verfolgung kommt man dann zur Überzeugung, daß sich auch bei einer getrenntgeschlechtigen Pflanze das Geschlecht eines parthenogenetisch entstandenen Nachkommen nach der Tendenz der Keimzelle und nicht nach ihrer sexualphysiologischen Stimmung richten müßte. Ein männchenbestimmendes Pollenkorn würde dann eine männliche Pflanze, ein weibchenbestimmendes eine weibliche Pflanze geben. (Im Tierreich sehen wir den Unterschied zwischen Tendenz und physiologischem Verhalten ja besonders drastisch bei der Honigbiene, deren unbefruchtete (aber befruchtbare) Eier die Drohnen geben.)

Vorausgeschickt sei endlich noch, daß hier unter „Potenzen“ mit DRIESCH und KLEBS alle Fähigkeiten zusammengefaßt sind, die der Organismus unter den verschiedenen äußeren Bedingungen überhaupt zeigen kann. Unter Tendenz ist der Teil der Potenzen zu verstehen, der unter den gerade gegebenen Bedingungen entfaltungsbereit ist. Valenz endlich ist die Stärke, die eine Tendenz beim Zusammentreffen mit einer andern zeigt, schon bei der Vereinigung der zwei Keimzellen oder weiterhin bei der Entwicklung des Organismus.

Wir unterscheiden nach dem Verhalten der Individuen vier Stufen, die eine phylogenetische Reihe bilden, mit Ausnahme der zweiten, die, wie wir sehen werden, einen Seitenast darstellt. Ziehen wir die Spezies in Betracht, so stoßen wir auch auf Kombinationen von Stufen (I mit II und III mit IV).

BLAKESLEE (1906) schlug seiner Zeit eine neue Terminologie vor, um den Übelstand zu vermeiden, daß die Ausdrücke „zwittrig“, „einhäusig“, „zweihäusig“ bald auf die haploide, bald auf die diploide Phase angewendet werden. Wenn die haploide getrenntgeschlechtig, die diploide gemischtgeschlechtig ist, nennt man ja ein Moos dioecisch, eine Blütenpflanze aber gemischtgeschlechtig, z. B. zwittrig. Man hält sich eben nur an die Phase, die in die Augen fällt, und dies ist bei einem Moose die haploide, bei einer Blütenpflanze die diploide.

BLAKESLEE verwendete für die haploide Phase die Bezeichnung „Thallus“, für die diploide „Phytum“ und unterschied:

homothallisch	= haploide Phase gemischtgeschlechtig,
heterothallisch	= haploide Phase getrenntgeschlechtig,
homophytisch	= diploide Phase gemischtgeschlechtig,
heterophytisch	= diploide Phase getrenntgeschlechtig.

Dann sind drei Kombinationen verwirklicht:

	haploide Phase:	diploide Phase:	unsere Stufe:
1	homothallisch	homophytisch	I
2a	heterothallisch	homophytisch	II
2b	heterothallisch	homophytisch	III
3	heterothallisch	heterophytisch	IV,

wobei die geförderte Phase durch Sperrdruck hervorgehoben ist.

Die Terminologie leidet an dem Übelstand, daß die „heterothallische“ Phase bei 2a und 2b nicht nur quantitativ ungleich ausgebildet — darauf wäre

kein Gewicht zu legen —, sondern genotypisch grundverschieden ist, wie wir sehen werden.<sup>1)</sup> Ich beschränke mich deshalb darauf, die vier Typen je nach einem oder zwei charakteristischen Beispielen zu benennen.

Eine neuere, eingehendere und umfassende Darstellung des Stoffes, der in diesem Abschnitte des Handbuches behandelt wird, fehlt meines Wissens. Von kürzeren Zusammenfassungen aus der letzten Zeit erwähne ich FR. VON WETTSTEIN (1924 b), EMERSON (1924), SHARP (1925) und das Lehrbuch von BAUR (1922). Auf einem wesentlich abweichenden Standpunkt stehen BÖRNER (1924) und SCHÜRHOFF (1925, 1926), auf die hiermit noch besonders verwiesen sein mag.

Im folgenden konnten im wesentlichen die Grundlinien beibehalten werden, die ich unter den Stichworten „Geschlechterverteilung und Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen“ im Handwörterbuch der Naturwissenschaften Bd. IV, 1913 gegeben habe. Nur ist nun nicht mehr, wie dort, versucht, die getrenntgeschlechtigen Moose (Stufe II) in die phylogenetische Entwicklungsreihe einzuzwängen, die von den gemischtgeschlechtigen Moosen und den isosporen Farnen zu den heterosporen Farnen und den gemischtgeschlechtigen Blütenpflanzen führt.

Die Literatur wurde, so gut es mir möglich war, bis zum 1. Juli 1927 berücksichtigt. Arbeiten, deren Inhalt sich inzwischen sicher als falsch herausgestellt hat, sind meist übergangen.

Angaben über sekundäre Geschlechtscharaktere sollten nicht wegbleiben; das Gegebene ist aber lückenhaft und es sei ausdrücklich auf GOEBEL (1910, 1913 u. f.) verwiesen. Manches beruht gerade hier auf eigenen, unveröffentlichten Untersuchungen, die auch sonst öfters herangezogen sind.

Man wird sich gewiß darüber wundern, daß ich nicht versucht habe, in dem Abschnitt, der die getrenntgeschlechtigen Blütenpflanzen behandelt, eine einheitliche Formulierung des genotypischen Verhaltens durchzuführen, sondern gewöhnlich die Ergebnisse der Autoren in ihrer eigenen Ausdrucksweise wiederzugeben habe. Es schien mir zur Zeit noch kaum möglich, hier etwas bleibendes zu schaffen, so sehr ich den heuristischen Wert solcher Theorien anerkenne. Lehrreich in dieser Hinsicht ist u. a. eine Arbeit von H. MÜLLER-THURGAU und KOBEL (1924), die für den Weinstock zwei völlig verschiedene Deutungen des genetischen Verhaltens geben (S. 91), die beide den vorliegenden Tatsachen gleich gut entsprechen. Wir wissen noch zu wenig. Ich habe überhaupt mehr in der Mitteilung der Tatsachen als der Theorien meine Hauptaufgabe gesehen. Daß auch ältere Arbeiten, selbst vor 1900, berücksichtigt sind, möge einem alten Manne zu gut gehalten werden.

## I. Stufe

### Gemischtgeschlechtige Moose und isospore Farnpflanzen (*Funaria*- und *Pteris*-Typus)

#### 1. Gemischtgeschlechtige Moose

Hier liegen die Verhältnisse am einfachsten und, wie wir annehmen dürfen, am ursprünglichsten unter allen Kormophyten. Als Beispiel wählen wir das überall gemeine Laubmoos *Funaria hygrometrica*.

1) Daß sie bei manchen Thallophyten im Stiche läßt — der *Fucus*-Thallus ist z. B. ein „Phyllum“ — ist schon wiederholt hervorgehoben worden.

Es werden hier nur einerlei Sporen gebildet, und das daraus entstehende Protonema ist stets von gleicher Art. Unter normalen Bedingungen schließt jeder Sproß, der am Protonema entsteht, mit einem Antheridienstand, einer „männlichen Blüte“, ab. Darunter entsteht ein Seitensproß, der an der Spitze einen Archegonienstand, eine „weibliche Blüte“, trägt und auf eine Zelle des Hauptsprosses zurückgeht. Der Hauptsproß ist also männlich bestimmt, der Seitensproß weiblich (Abb. 1). Aber wie?

Von vornherein sind zwei Möglichkeiten gegeben.

Es kann sich bei der Bestimmung um eine Veränderung des Erbgutes der Pflanze handeln; der Unterschied zwischen dem Hauptsproß und dem Seitensproß wäre dann ein genotypischer, also dauernder.

Oder es liegt bloß ein getrenntes Sichtbarwerden verschiedener im Erbgut vorhandener und dort verbleibender Anlagen vor. Zunächst, am Hauptsproß, würden jene für die Antheridien (und damit für die Spermatozoen) entfaltet, realisiert, später, am Seitensproß, jene für die Archegonien (und damit für die Eizellen). Der Unterschied zwischen Haupt- und Seitensproß, zwischen Antheridien- und Archegonienstand, wäre rein phänotypisch.

Von diesen beiden Möglichkeiten liegt sicher die zweite vor: Die Bestimmung darüber, ob Antheridien oder Archegonien gebildet werden, ist phänotypisch. Der Genotypus bleibt völlig unverändert.

Wir können das, dank der großen Regenerationsfähigkeit, ge-

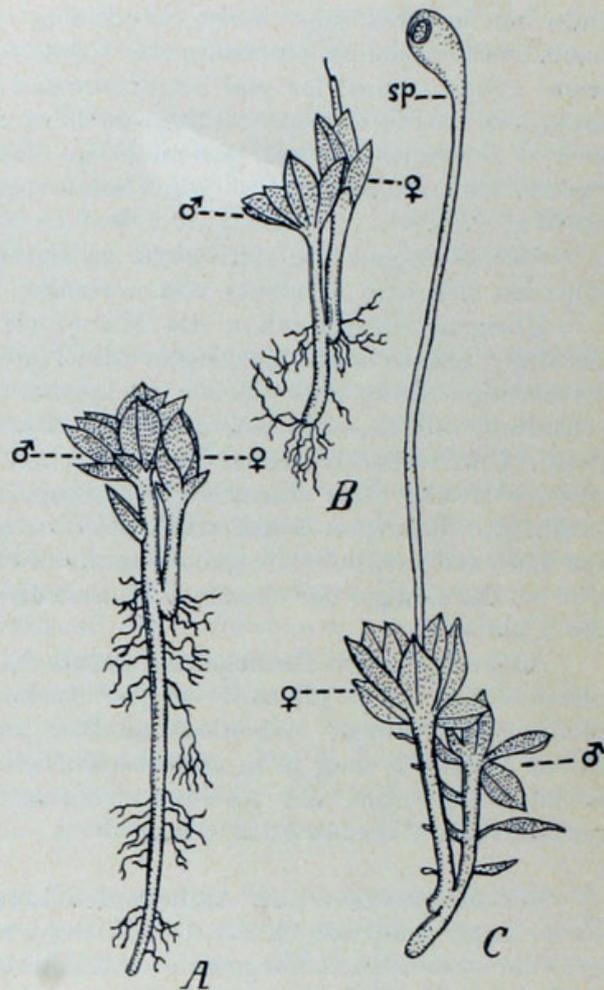


Abb. 1. *Funaria hygrometrica*. A „blühendes“ Pflänzchen, B nach der Befruchtung, die Haube tritt aus der weiblichen „Blüte“ hervor, C der Sporophyt (sp) entwickelt, die Haube abgefallen. 5 ×. (Nach BOODLE 1906)

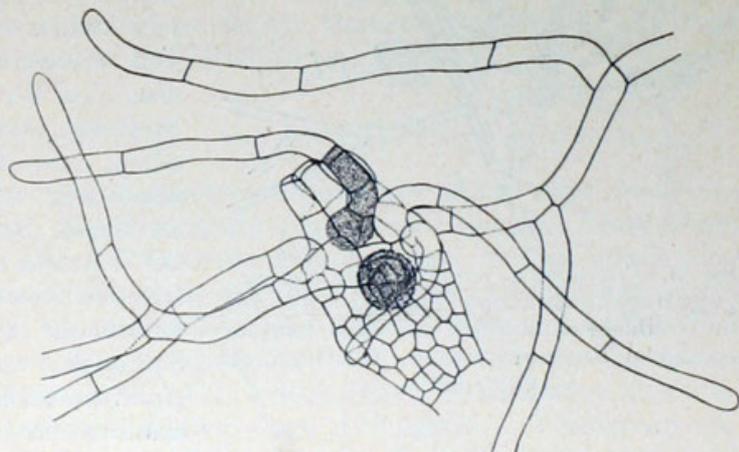


Abb. 2. Regenerierende Bauchkanalzelle im Archegon von *Funaria hygrometrica*. Die Eizelle war ergrünt, hatte sich aber nicht weiter entwickelt. 150 ×. (FR. V. WETTSTEIN 1924a)

rade bei *Funaria* sehr leicht experimentell beweisen (CORRENS 1920): selbst noch aus den Zellen einerseits der Antheridien-, andererseits der Archegonienwand gehen genau das gleiche Protonema und daran genau die gleichen gemischtgeschlechtigen Pflanzen hervor, wie aus den Sporen. Ja, FRITZ VON WETTSTEIN hat auf diesem Wege die gemischtgeschlechtige Natur auch für die Bauchkanalzelle — die Schwesterzelle der Eizelle — nachgewiesen (1924 a, Abb. 2).

Solche Regenerate sind nicht selbststeril und fruchten reichlichst, unterscheiden sich also in nichts von normalen Pflanzen.

Übrigens hatten schon die Marchals (1909) gezeigt, daß sich bei dem ebenfalls gemischtgeschlechtigen *Amblystegium serpens* die Hüllblätter der Antheridienstände und die der Archegonienstände bei der Regeneration gleich verhalten, und dasselbe war auch für *Physcomitrium* gezeigt worden (CORRENS, 1913). Und schließlich hatte das auch schon die bekannte spontane Regeneration aus der Haube (also einem Teil des ursprünglichen Archegonium) bei dem gemischtgeschlechtigen *Octodiceras Julianum* gelehrt. Doch war hier immer noch der Einwand möglich, die genotypische Entscheidung über das Geschlecht fiel erst bei der Anlage der einzelnen Antheridien und Archegonien oder gar bei dem der „Blüten“.

Antheridien und Archegonien unterscheiden sich eben nur wie etwa Keimblätter und Laubblätter bei der Buche oder Linde, die auch verschiedene Stellung und Form, verschiedenen Bau und verschiedene Funktionen haben. Dieser Vergleich mag ja in anderer Hinsicht hinken; er zeigt aber das, worauf es hier ankommt, die phänotypische Bestimmung des Organes bei unverändertem Genotypus, gut.

Die Antheridien und Archegonien können nun verschieden verteilt sein. Als primitiv sind mit GÖBEL (1915) wohl solche Stände anzusehen, die unter terminal stehenden Archegonien auch Antheridien tragen, entweder noch in der gleichen Hülle aus Perichätialblättern oder in besonderen Hüllen, die „syn-

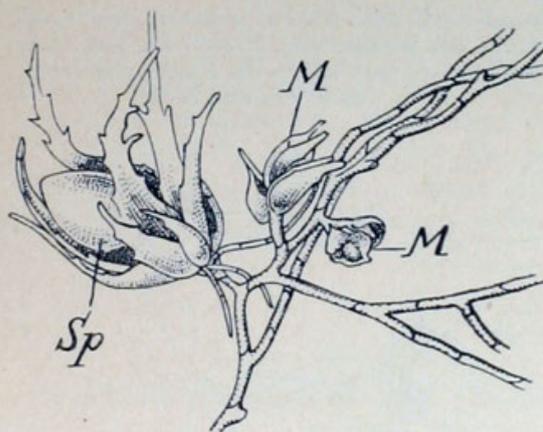


Abb. 3. *Ephemerum serratum*. Protonema, an dem zwei männliche Pflanzen (M) und eine weibliche entstanden ist; diese letztere zeigt schon das Sporogon, Sp. 30 ×. (Nach GOEBEL 1910)

öcischen“ Moose der Systematiker. Rücken die Antheridienstände von dem terminalen (rein weiblichen oder gemischten) Stand ab, so entsteht die „paröcische“ Anordnung. Wachsen am selben Sproß seitlich Äste hervor, von denen ein Teil Antheridien, ein Teil Archegonien ausbildet, so spricht man von autöcischer (monöcischer) Stellung, ebenso, wenn der Trieb mit einem (männlichen) Gametangienstand abschließt, und der weibliche darunter an einem Seitentrieb entsteht, wie es bei *Funaria* der Fall ist, die oben als Beispiel verwendet wurde. Als Extrem entstehen am selben Protonema Sprosse, von denen die einen nur einen weiblichen, die andern nur einen männlichen Gametangienstand ausbil-

den, also rein weibliche und rein männliche, immer ganz einfache Sprosse, zum Beispiel bei *Ephemerum serratum*. Solche (Laub-)Moose (Abb. 3) nennt man rhizautözisch; sie sind für den Systematiker von echten diöcischen

kaum zu trennen und werden von ihm gewöhnlich auch so genannt, obwohl sie genetisch grundverschieden sind. Daneben gibt es allerlei Übergänge und Kombinationen, die uns hier nicht beschäftigen sollen.

Alles hängt vom Zeitpunkt ab, auf dem die phaenotypische Bestimmung erfolgt, die an sich immer die gleiche ist. Er ist als erbliche Eigenschaft früher oder später, je nach der Spezies, gelegt. Gerade bei *Funaria* ist die Reihenfolge der männlichen und weiblichen Triebe so bestimmt festgelegt, daß äußere Einflüsse gewöhnlich kaum etwas daran ändern; Ausnahmen bei G. SCHELLENBERG (1919).

Die Hüllen der Antheridien- und Archegonienstände, die Paraphysen usw. zeigen schon auf dieser Stufe Unterschiede, die man als sexuellen Dimorphismus oder als sekundäre Geschlechtscharaktere auffassen kann, wenn man diese Bezeichnungen nicht auf Unterschiede getrenntgeschlechtiger Individuen beschränkt wissen will — genau so, wie sich solche auch bei den gemischtgeschlechtigen Blütenpflanzen (Stufe III) zeigen und dann bei den getrenntgeschlechtigen (Stufe IV) wiederholen. So hat *Funaria* scheibenförmige männliche „Blüten“ mit vielen Antheridien und eigenartigen Paraphysen mit gewöhnlich kugeligen Endzellen, während die weiblichen knospenförmig sind und nur wenige Antheridien und keine Paraphysen enthalten.

Antheridienstände und Archegonienstände stellen bei ihrer Ausbildung gewiß verschiedenartige stoffliche Ansprüche, und auf der Schaffung der einen oder anderen Bedingungen beruht die Bestimmung. Die Reihenfolge und die Schnelligkeit, mit der diese Stoffe entstehen, müssen erblich festgelegt sein; die sie bestimmenden Gene bilden die „gemischtgeschlechtige Veranlagung“.

Spore, Protonema und beblätterte Moospflanze, bis zu dem Spermatozoid und der Eizelle, haben den einfachen, reduzierten Chromosomensatz; sie sind haploid. Jede Zelle hat und behält die Fähigkeit, aus ihrer Deszendenz Antheridien und Archegonien hervorgehen zu lassen. Das gilt aber auch für die diploide Phase der Entwicklung, den Sporophyten, die „Moosfrucht“, die ja aus der Vereinigung zweier wenigstens in dieser Hinsicht gleich veranlagter Zellen (Spermatozoon und Eizelle) entsteht. Das diploide Protonema und die diploiden Pflanzen, die man als Regenerat aus dem Sporophyten, besonders leicht wieder bei *Funaria*, erhält, verhalten sich ganz wie die haploide Phase (E. u. E. MARCHAL und FR. VON WETTSTEIN 1924); bei *Funaria hygrometrica* treten vielleicht häufiger als bei haploiden Pflänzchen gemischte Gametangienstände, „Zwitterblüten“ auf, also „Synöcie“ neben der Monöcie.

## 2. Gemischtgeschlechtige (isospore) Farngewächse

Dasselbe Verhalten wie ein gemischtgeschlechtiges Moos zeigt auch ein echtes (isospores) Farnkraut. Bei dem wenig gegliederten Bau des Prothallium (das ja dem Protonema + der beblätterten Pflanze eines Mooses entspricht) ist die Verteilung der Antheridien und Archegonien weniger mannigfaltig als bei den Moosen. Dafür ist hier, wie alt bekannt, die Entscheidung, ob Antheridien oder Archegonien gebildet werden, besonders auffällig von äußeren Einflüssen abhängig (PRANTL 1881, KLEBS 1915, 1917, NAGAI 1914), obwohl auch hier eine bestimmte Reihenfolge — erst Antheridien, dann Archegonien — festgelegt ist. Nach DÖPP (1927) sind (bei unseren einheimischen Farnen) Antheridien und Archegonien bald deutlich getrennt, bald stehen sie auf einer Grenzzone durcheinander, je nach der Spezies.

Nach den letzten sorgfältigen Untersuchungen CZAJAS (1921) sind nach dem Verhalten gegenüber äußeren Einflüssen zwei Prothallien-Typen zu unterscheiden. Zunächst solche, die unter normalen Bedingungen immer Antheridien und Archegonien bilden, nur Antheridien bei schlechter Ernährung und Dichtsaat, nur Archegonien selten und bei noch nicht bekannten Bedingungen. Hierher gehören *Ceratopteris thalictroides* und *Gymnogramme sulfurea*. Dann solche, die nur unter ungünstigeren Bedingungen Antheridien und Archegonien hervorbringen; unter normalen nur Archegonien, bei Dichtsaat nur Antheridien. Hierher *Blechnum brasiliense* und *Gymnogramme chrysophylla*. Die weiblichen Prothallien verhalten sich selbst wieder ungleich. Bei den einen Farnen treten relativ bald am Rande Adventivprothallien mit reichlichen Antheridien auf (*Gymnogramme chrysophylla*), bei den andern bleibt der weibliche Zustand jahrelang erhalten, wenn keine Befruchtung erfolgt (*Blechnum brasiliense*). Die Bestimmung ist also ungleich fest. Daß sie aber nur phänotypisch ist, zeigen die Regenerationsversuche CZAJAS, der durch vegetatives Auswachsenlassen der Basalzellen unter Antheridien und Archegonien (selbst bei *Blechnum brasiliense*) Adventivbildungen mit beiderlei Organen erhielt — aus denen unter Archegonien relativ leicht, aus denen unter Antheridien nur unter ganz besonderen Bedingungen. Also ein Ergebnis, das prinzipiell vollkommen dem entspricht, das bei *Funaria* erhalten wurde.

Das gleiche lehren gelegentliche Beobachtungen. So sah GÖBEL (1918, S. 930) an alternden Prothallien der *Hemionitis palmata* und des *Lygodium japonicum* die Halszellen der Archegonien zu Zellfäden auswachsen, die meist sofort Antheridien bildeten.

CZAJA spricht von „ökologischer“ (fakultativer) Diöcie, im Gegensatz zur „habituellen“ (obligaten). Man könnte auch „phänotypische“ Diöcie, gegenüber der „genotypischen“, gebrauchen, vermeidet aber wohl am besten das Wort Diöcie hier ganz.

Auch die Gattung *Onoclea*, für die am hartnäckigsten wirkliche Diöcie behauptet wurde, verhält sich nach CZAJA (1924) wie die übrigen Farne. Das gleiche ist wohl für die isosporen Lycopodiales anzunehmen. Die Gattung *Equisetum* soll später (S. 21) besprochen werden.

#### Zusammenfassung für Stufe I

Auf der untersten Stufe ist also der ganze Entwicklungsgang, die haploide und die diploide Phase, gemischtgeschlechtig, und die Geschlechtsbestimmung, genauer die Entscheidung darüber, ob ein Teil der Pflanze männliche oder weibliche Keimzellen bilden wird, ist nur phänotypisch.

Es liegt gar kein Grund vor, den gemischtgeschlechtigen Zustand als das Ergebnis einer „Balanzierung“ der Wirkung von Männchen- und Weibchenbestimmern anzusehen, wie wir sie auf Stufe II kennen lernen werden. Man verwechselt bei solchen Annahmen die Anlagen (Gene) für die Antheridien und Archegonien mit den Realisatoren für ihre Entfaltung (besser wohl für ihre Unterdrückung). Bei den gemischtgeschlechtigen Moosen brauchen wir sie so wenig, wie wir zum Beispiel bei der Anlage für die Anthocyanbildung einer Blütenpflanze noch einen besonderen Realisator brauchen. Erblich festgelegt muß hier noch sein, wo sich der Farbstoff zeigt — z. B. bei manchen Erbsensorten nur in der Fahne —, und in welcher Intensität, aber nicht, daß er sich überhaupt zeigt, wenn ein Gen für ihn vorhanden ist. Gerade so muß bei dem

gemischtgeschlechtigen Moose noch bestimmt sein, wann und wo die Antheridien und Archegonien ausgebildet werden. Außerdem setzt die Annahme, daß Realisatoren (Männchen- und Weibchenbestimmer) vorhanden seien, etwas voraus, was erst in der folgenden, phylogenetisch höheren Stufe erreicht wird, die Existenz von Männchen und Weibchen in der haploiden Phase.

Die Sache liegt, mutatis mutandis, gerade so, wie bei der Stufe III, der Stufe IV gegenüber.

Als Beweis für die gleiche geschlechtliche Tendenz der Eizellen und der Spermatozoiden läßt sich das Verhalten der triploiden *Funaria*-Pflänzchen anführen, die FR. VON WETTSTEIN durch Befruchtung bivalenter Archegonien (an Regeneraten aus den Sporogonen) mit univalenten Spermatozoiden erhalten hat. Sie trugen zwittrig angeordnete, im übrigen normale Sexualorgane, obwohl ihre Erbmasse sich aus der einer Eizelle und der zweier Spermatozoiden zusammensetzte. Der Unterschied zwischen einem gemischtgeschlechtigen Moose und einem getrenntgeschlechtigen — wo die Tendenz der Eizellen und Spermatozoiden verschieden ist — tritt beim Vergleich dieser triploiden *Funaria*-Pflänzchen mit den triploiden Pflänzchen des dioecischen *Bryum caespiticium* scharf hervor (S. 18). Hier, beim *Bryum*, bleibt es sich nicht gleich, ob die Erbmasse einer Keimzellsorte einmal oder zweimal in dem Befruchtungsprodukt vertreten ist.

Um Verwechslungen auszuschalten, zu denen die verschieden verwendeten Symbole W und M und F und M Anlaß geben könnten, will ich den Genkomplex, der für die Bildung der Archegonien in Tätigkeit tritt, G ( $\gamma\upsilon\upsilon\eta$ ) nennen, und den bei der Entstehung der Antheridien beteiligten A ( $\acute{\alpha}\nu\eta\theta$ ), Z endlich soll das Gen oder den Genkomplex bedeuten, der die Reihenfolge bestimmt, in der A und G in Tätigkeit treten. Dann gelten auf der Stufe I die Formeln AGZ für die haploide Phase, AAGGZZ für die diploide Phase. Das Z kann innerhalb der Stufe sehr verschieden sein, während A und G sich selbst mehr ähnlich bleiben.

## II. Stufe

### Getrenntgeschlechtige Moose (*Bryum*<sup>1</sup>)-Typus)

Auf der zweiten Stufe stehen die getrenntgeschlechtigen Laub- und Lebermoose, etwa das besonders gut untersuchte *Bryum caespiticium*. Es wird „dioecisch“ genannt, im Anschluß an das Verhalten der Blütenpflanzen, das doch genetisch ganz wesentlich verschieden ist. Zur Unterscheidung könnte man wenigstens „haplodiöcisch“ sagen.

Nach meiner Zählung (1899, S. 434) umfaßt die deutsche Laubmoosflora im Umfang von LIMBRICHTS Bearbeitung 500 = 54,6% getrenntgeschlechtige Arten, gegenüber 415 = 45,4%, die, in der einen oder anderen Form, gemischtgeschlechtig sind. Ein ähnliches Verhältnis gibt neuerdings GREGUSS (1925) für die gesamten Laubmoose an. Die von mir damals zugrunde gelegten Angaben der Systematiker sind übrigens sicher nicht immer auch vom genetischen Standpunkt aus — der hier allein in Betracht kommt — richtig. Experimentell ist

1) Diese Bezeichnung ist insofern unpassend, als es neben den getrenntgeschlechtigen *Bryum*-Arten auch viele gemischtgeschlechtige gibt. Doch haben die MARCHALS zum Teil gerade mit *Bryum*-Arten die grundlegenden Versuche angestellt, und *B. caespiticium* ist durch FRITZ VON WETTSTEIN besonders genau untersucht. Sonst würde sich *Sphaerocarpus*-Typus empfehlen.

die Geschlechtertrennung in den Sporen bis jetzt nur für wenig mehr als etwa ein halbes Dutzend Arten nachgewiesen.

Bei den Lebermoosen ist die Zahl der getrenntgeschlechtigen Arten nach der Bearbeitung K. MÜLLERS, die ganz Europa umfaßt, noch etwas größer. Von den 398 beschriebenen Arten, sind nach Abzug von 16, die nur völlig steril bekannt sind, 226 = 59% getrenntgeschlechtig, 134 = 35,1% gemischtgeschlechtig und 22 = 5% polyöcisch, also bald getrennt-, bald gemischtgeschlechtig, wobei bald der eine, bald der andere Zustand häufiger gefunden wird. Die Genetik dieser Polyöcisten (S. 22) ist noch ganz unbekannt.

Was wir über die Genetik der getrenntgeschlechtigen Laubmoose wissen, verdanken wir zum größten Teil den Untersuchungen der MARCHALS (1906, 1907, 1909, 1911), die von FRITZ VON WETTSTEIN (1923, 1924) und SCHWEIZER (1923) bestätigt und weitergeführt wurden. Die Lebermoose sind weniger untersucht und erst in der letzten Zeit, vor allem durch die Untersuchungen G. LORBEERS (1927), besser bekannt geworden.

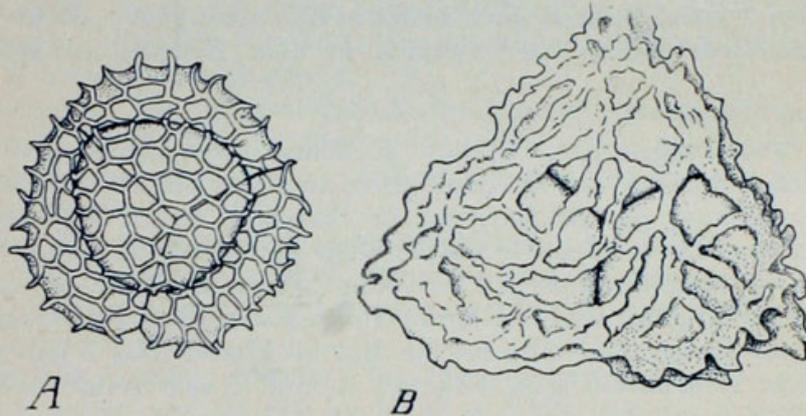


Abb. 4. Sporentetraden, A von *Sphaerocarpus terrestris*, B von *Sph. Donnellii*, 3800  $\times$ .  
(A nach GÖBEL, 1898, B nach ALLEN, 1919)

Die MARSCHALS haben nachgewiesen, daß in der Kapsel des — diploiden — Laubmoos-Sporophyten schon zweierlei — haploide — Sporen vorhanden sind, aus denen zweierlei Protonemata entstehen; einerseits solche, die nur (beblätterte) Pflänzchen mit Antheridienständen geben, also männlich sind, andererseits solche, die ausschließlich (beblätterte) Pflänzchen mit Archegonienständen hervorbringen, also weiblich sind. Auch für zwei Lebermoose — *Marchantia polymorpha* und *Fegatella (Conocephalus) conica* — zeigten etwa zur selben Zeit NOLL und BLAKESLEE (1906, 1908) das gleiche.

Was auf der ersten Stufe, bei *Funaria*, an zwei Sprossen desselben Pflänzchens geschieht, von denen der eine aus dem anderen hervorgeht, ist hier auf verschiedene Protonemata und verschiedene Sporen verteilt.

Daß diese Scheidung so früh als irgend möglich, schon bei der Spore, eintritt, ist aber nicht das Wichtigste, sondern daß sie genotypisch und ganz fest ist. Jede einzelne Zelle, die von derselben Spore oder demselben Pflänzchen abstammt, ist hier entweder männlich oder weiblich bestimmt; in ihrer Deszendenz treten nur entweder Antheridien oder Archegonien auf. Bei ungeschlechtlicher Vermehrung bleibt der einmal gegebene Zustand stets erhalten. Die bekanntesten Beispiele sind *Marchantia* und *Lunularia* mit ihren Brutkörpern. NOLLS einschlägige Versuche mit *Marchantia* (mitgeteilt von BLAKESLEE, 1906),

die sich auf mehr als 30 Generationen weiblicher und männlicher Pflanzen erstreckten, konnten das nur bestätigen.

Wie entstehen nun die männlich bestimmten und die weiblich bestimmten Sporen? Die Marchals hatten schon gezeigt, daß in jeder Kapsel beiderlei Sporen in etwa gleichen Zahlen vorhanden sind. Seit DOUINS (1909) Beobachtungen an den Sporentetraden des Lebermooses *Sphaerocarpus terrestris*, die auf STRASBURGERS (1909) Anregung hin vorgenommen wurden, durften wir auch annehmen, daß aus jeder Sporenmutterzelle zwei männliche und zwei weibliche Sporen hervorgehen (Abb. 4). Denn die vier Sporen jeder Tetrade bleiben nicht nur bis zur Keimung, sondern noch darüber hinaus verbunden, sodaß, wenn alle keimen, immer zwei männliche und zwei weibliche Pflänzchen zusammenhängen.

DOUIN, der die im Freien gekeimten Tetraden untersuchte, fand freilich noch ziemlich viele Ausnahmen, die er in verschiedener Weise zu erklären versuchte, und auch ALLEN (1919), der schon Aussaaten machte, kam nicht viel weiter. Erst die sorgsamten Versuche LORBEERS (1927), der die vier Keimlinge der Tetraden isolierte und getrennt aufzog, zeigten, daß jede normale Tetrade ausnahmslos zwei weibliche und zwei männliche Keimlinge gibt. Die von DOUIN und ALLEN beobachteten Abweichungen sind durch verschiedene Fehlerquellen verursacht worden. Tabelle 1 bringt die Ergebnisse LORBEERS.

Tabelle 1

Geschlechtsverhältnis vollzählig gekeimter Sporentetraden bei *Sphaerocarpus* (LORBEER 1927, S. 10 u. 11)

Spezies und Versuch	Zahl der Tetraden	abgestorbene Keimlinge jeder Tetrade	weibliche Keimlinge	männliche Keimlinge
<i>Sph. Donnellii</i> I { . . . . .	129	—	258	258
{ . . . . .	22	1	22	44
{ . . . . .	25	1	50	25
{ . . . . .	27	—	54	54
<i>Sph. texanus</i> . . . . .	31	—	62	62
<i>Sph. terrestris</i> . . . . .	20	—	40	40

Die zweite Gattung der Sphaerocarpideae, *Thallocarpus Curtisi*, gibt nach Mc ALLISTER (1916) aus jeder Sporentetrade ebenfalls zwei männliche und zwei weibliche Pflänzchen.

Danach kann es schon keinem Zweifel unterliegen, daß die Reduktionsteilung über das Geschlecht der Spore entscheidet und damit über alles, was aus ihr später hervorgehen kann, nicht etwa äußere Einflüsse oder der Zufall.

Freilich konnte STRASBURGER (1909, 1910) zunächst (bei *Sphaerocarpus terrestris* und „*californicus*“ = *texanus*) keine cytologischen Anhaltspunkte dafür finden. Erst ALLEN (1917) entdeckte bei *Sphaerocarpus Donnellii* das Heterochromosomenpaar. Das weibliche Pflänzchen hat ein sehr großes, auffallendes X-Chromosom, das männliche ein sehr viel kürzeres Y-Chromosom (Abb. 5). Die diploide Phase, der Sporophyt, führt dann beide Heterochromosomen: die Eizelle enthielt ja das X-Chromosom, das Spermatozoid brachte das Y-Chromosom dazu. Bei der Reduktionsteilung während der Sporenbildung erhält die Hälfte der Sporen das X-Chromosom und wird weiblich, die Hälfte das Y-Chromosom

und wird männlich. Das stimmte genau zu dem, was DOUIN (1909) und STRASBURGER (1910) an den vier im Zusammenhang bleibenden Sporen einer Mutterzelle gesehen hatten.

Der Fund ALLENS wurde bald von MISS SCHAKE (1919) für *Sphaerocarpus texanus* bestätigt. Ganz aufgeklärt hat aber das Verhalten bei der Reduktions-



Abb. 5. *Sphaerocarpus Donnellii*. A, B Chromosomengarnituren mit dem X-Chromosom eines weiblichen, C, D Chromosomengarnituren mit dem Y-Chromosom eines männlichen Pflänzchens. E *Sph. texanus*. Diploide Chromosomenplatte mit x und y Chromosom aus einem jungen Sporogon. F *Sph. terrestris*. Mitose im jungen Sporogon. A—D 3800  $\times$ . (Nach ALLEN, 1919), E, F 3450  $\times$  (Nach LORBEER)

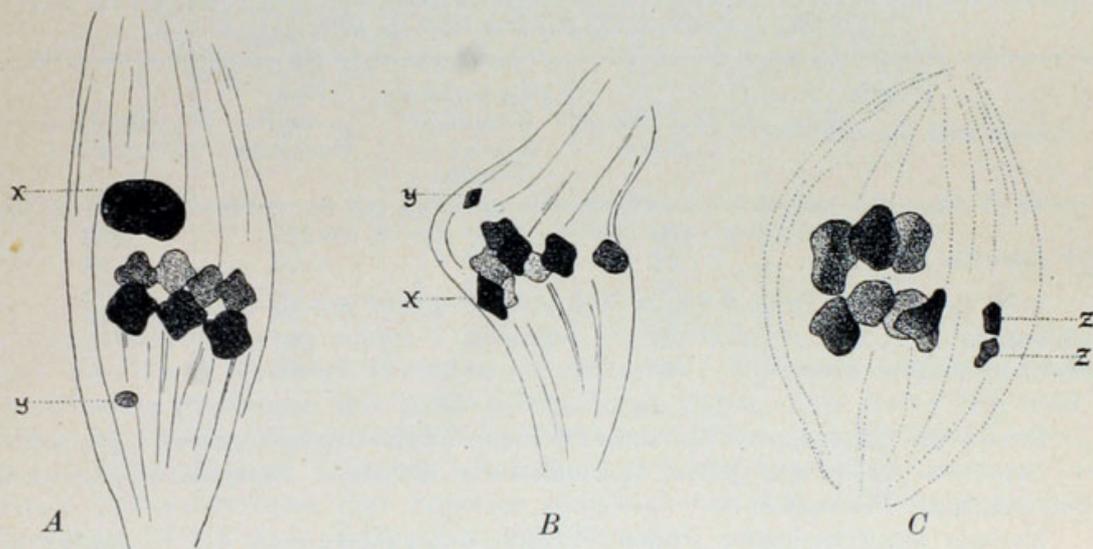


Abb. 6. Metaphasen der heterotypischen Teilung, A von *Sphaerocarpus terrestris*, B von *Riella helicophylla*, C von *Riccia Bischoffii*, hier die beiden mutmaßlichen Geschlechtschromosomen zz gleichgroß. Sonst x und y die beiden Heterochromosomen. 3450  $\times$ . (Nach LORBEER)

teilung erst LORBEER (1927), der auch *Sph. terrestris* untersucht hat. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß der erste Teilungsschritt in der Sporenmutterzelle die Heterochromosomen trennt und damit über das Geschlecht von je zwei Sporen entscheidet (Abb. 6A).

LORBEER fand auch noch bei einigen anderen getrenntgeschlechtigen Lebermoosen Heterochromosomen.

*Riella helicophylla* verhält sich ähnlich wie *Sphaerocarpus*. Sie hat auch

haploid acht Chromosomen; der Größenunterschied zwischen X und Y ist aber nicht so auffällig (Abb. 6B). In den vegetativen Mitosen des Männchens ist das Y-Chromosom etwa so groß als die Autosomen. Die erste Teilungsschritt der Sporenmutterzelle verteilt auch hier die Heterochromosomen; die Sporen hängen im reifen Zustand zu locker zusammen, als daß man mit ihnen experimentieren könnte.

Bei *Riccia Bischoffii* trennt sich bei der heterotypischen Kernteilung ein Paar besonders kleiner Chromosomen früher als die übrigen voneinander; es

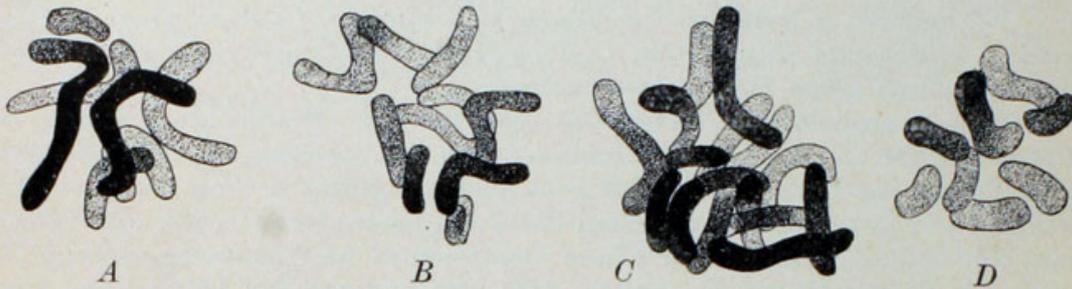


Abb. 7. *Pellia Fabbroniana*. A Teilung am Vegetationspunkt des männlichen Thallus, 7 Chromosomen. B Teilung im weiblichen Thallus, 9 Chromosomen. C diploider Satz von 16 Chromosomen aus dem Kapselinhalt eines jungen Sporogons. Zum Vergleich: D, *Pellia epiphylla* (gemischtgeschlechtig), Mitose aus dem erwachsenen Thallus, mit 8 Chromosomen 3070  $\times$ . (Nach LORBEER)

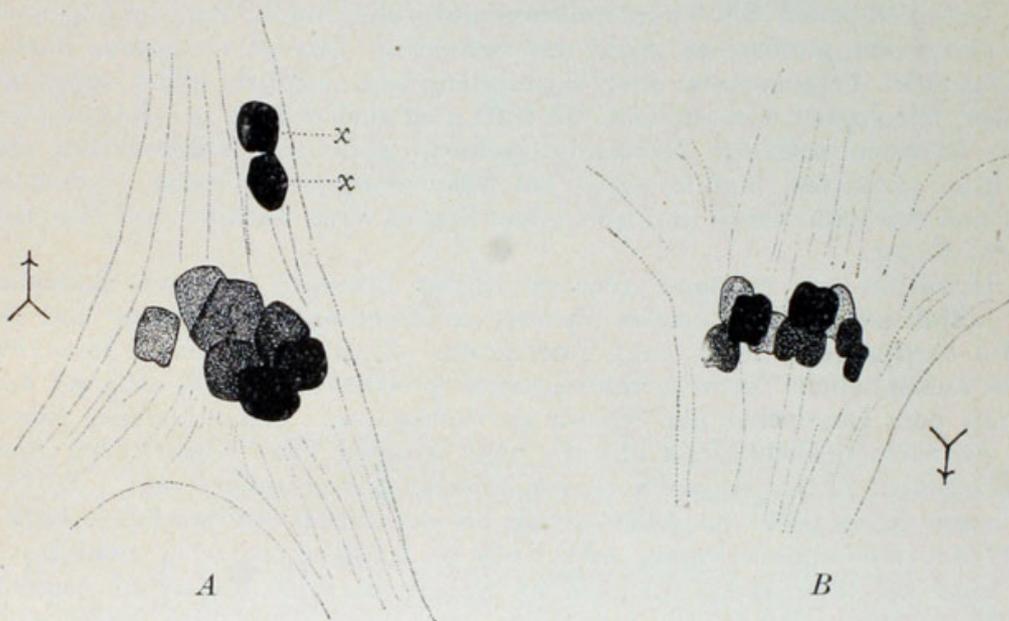


Abb. 8. A, *Pellia Fabbroniana*. Metaphase der heterotypischen Teilung. Ein Geminus (x, x) wandert geschlossen nach einem Pol ab. Zum Vergleich: B, *Pellia epiphylla* (gemischtgeschlechtig). Metaphase der heterotypischen Teilung: Die 8 Gemini sind endlich gebildet und liegen in der Mitte der Spindel dicht beisammen. 3070  $\times$ . (Nach LORBEER)

sind wahrscheinlich Geschlechtschromosomen, die unter einander morphologisch gleich sind (Abb. 6C).

Lassen sich *Riccia*, *Riella* und *Sphaerocarpus* in eine Reihe ordnen, in der der Unterschied zwischen X- und Y-Chromosom immer mehr zunimmt, so zeigen *Pellia Fabbroniana* und *P. Neesiana* ein ganz abweichendes, sehr merkwürdiges Verhalten. Die männliche Pflanze hat sieben, die weibliche neun Chromosomen, das Sporogon also 16 (Abb. 7). Während der Reduktionsteilung geht beim ersten

Teilungsschritt ein Paar kleinerer (X-)Chromosomen zusammen an den einen Spindelpol, während die übrigen sieben Paare normal auseinanderweichen (Abb. 8A). Das eine Teilungsprodukt erhält so neun Chromosomen und gibt zwei weibliche Sporen, das andere nur sieben und bringt zwei männliche Sporen hervor<sup>1)</sup>. Die besonders mit *Pellia Neesiana* nächstverwandte, aber gemischtgeschlechtige *P. epiphylla* hat haploid acht Chromosomen, die bei der Reduktionsteilung, im Gegensatz zu den getrenntgeschlechtigen Arten, erst sehr spät und für kurze Zeit Gemini bilden, um dann regelmäßig auseinander zu weichen (Abb. 8B).

Bei anderen getrenntgeschlechtigen Lebermoosen (*Aneura pinguis*, *Blasia pusilla*, *Marchantia polymorpha*, *Diplophyllum albicans* und *Scapania nemorosa*) fand LORBEER keine Heterochromosomen.

Rein morphologisch betrachtet gehören die Heterochromosomen von *Sphaerocarpus* und *Riella* zum *Lygaeus*-Typus der Zoologen, und die von *Pellia* zum *Syromastes*-Typus. LORBEER hebt aber mit Recht hervor, daß diese Ähnlichkeit rein äußerlich ist, und man dabei die beiden Geschlechter eines Moores mit den beiderlei Keimzellen eines Geschlechtes (des Männchens) beim Tier oder der Blütenpflanze gleichsetzt. (Die Realisatoren der Lebermoose haben mit denen der Phanerogamen, z. B. von *Melandrium*, phylogenetisch keinen Zusammenhang.) LORBEER schlägt die Bezeichnungen *Sphaerocarpus*-Typus und *Pellia*-Typus vor.

Äußerlich lassen sich die männlichen und weiblichen Sporen, im allgemeinen und einstweilen mindestens, nicht unterscheiden. Das ist wenigstens dort, wo die beiderlei Protonemata oder Keimpflänzchen ziemlich gleich ausgebildet werden, teleologisch verständlich. Es trifft aber auch dort zu, wo die ausgewachsenen Pflanzen auffällige Größenunterschiede nach den Geschlechtern zeigen (S. 16). LORBEER konnte selbst bei *Sphaerocarpus* gar keine Unterschiede zwischen den männlichen und weiblichen Sporen einer Tetrade (und den Keimlingen) finden.

Immerhin gibt es nach Angaben in der Literatur diöcische Laubmoose mit auffallend ungleich großen Sporen, so *Fontinalis antipyretica* und *Antitrichia curtipendula*, beide nach LIMPRICHT. Ziemlich zahlreiche neue Fälle, leider ausschließlich Exoten, zählt neuerdings GREGUSS (1925) auf und bringt sie mit dem Geschlecht der Sporen in Verbindung. Seine Angaben könnten den Anschein erwecken, als ob sich ohne weiteres zwei Klassen von Sporen unterscheiden ließen, so wenn er von *Fontinalis antipyretica* sagt: „0,016 bis 0,020 mm, auch 0,025 bis 0,030“, und bei *Antitrichia curtipendula* „0,016 bis 0,022 mm dunkelbraun warzig, oder 0,020 bis 0,035 olivenfarbig, punktiert“.

Herr Dr. SCHRATZ hat für mich 500 Sporen aus einer Kapsel der genannten *Fontinalis*-Art, in Milchsäure aufgeköcht, gemessen. Die Zahlen geben, wie die nebenstehende Abbildung (Abb. 9A) zeigt, eine Kurve, die schwach zweigipflich ist. Es sind also wahrscheinlich zweierlei Sporen vorhanden, die in ihrer durchschnittlichen Größe etwas verschieden sind, die Einzelspore könnte aber höchstens bei extremer Größe oder Kleinheit einigermaßen sicher der einen

1) Ganz neuerdings gibt SHOWALTER (1927) aber für *Pellia Neesiana* ein XY-Chromosomenpaar an, mit ähnlicher, aber geringerer Differenz als bei *Sphaerocarpus*. Die Präparate sind „convincing“, aber noch nicht ganz „conclusiv“. In einer Arbeit, die in den Berichten der Deutschen Botan. Gesellsch. erscheinen wird, teilt auch E. HEITZ mit, daß er bei *Pellia Fabbroniana* die Angaben LORBEERS nicht bestätigen konnte. Es sind haploid 8 Autosomen und ein Heterochromosom vorhanden, beim Weibchen ein längeres, beim Männchen ein kürzeres.

oder andern Klasse zugeteilt werden. Ähnliche Kurven gaben Messungen der Sporen bei *Antitrichia curtispindula*, bei *Schlotheimia Grevilleana* und selbst bei dem berühmten *Macromitrium Blumei*, bei denen die Sporen aber nicht annähernd kuglig wie bei *Fontinalis* sind und deshalb zwei Durchmesser bestimmt wurden.

Man wird gerne auch noch diese geringen Unterschiede zwischen den Sporen mit ihrem Geschlecht in Verbindung bringen wollen. Wie vorsichtig man aber dabei sein muß, lehren weitere Messungen, die Herr Dr. SCHRATZ für mich an den Sporen einiger gemischtgeschlechtiger Laubmoose (*Mnium serratum*: zwittrig, *Cinclidium stygium*: zwittrig, *Tortula subulata*: einhäusig, männliche Blüte am Fuße der weiblichen) ausgeführt hat, und die alle ebenfalls (wenn auch nur schwach) zweigipflige Kurven ergeben haben. Auch dafür soll in Abb. 9 B ein Beispiel gegeben werden.

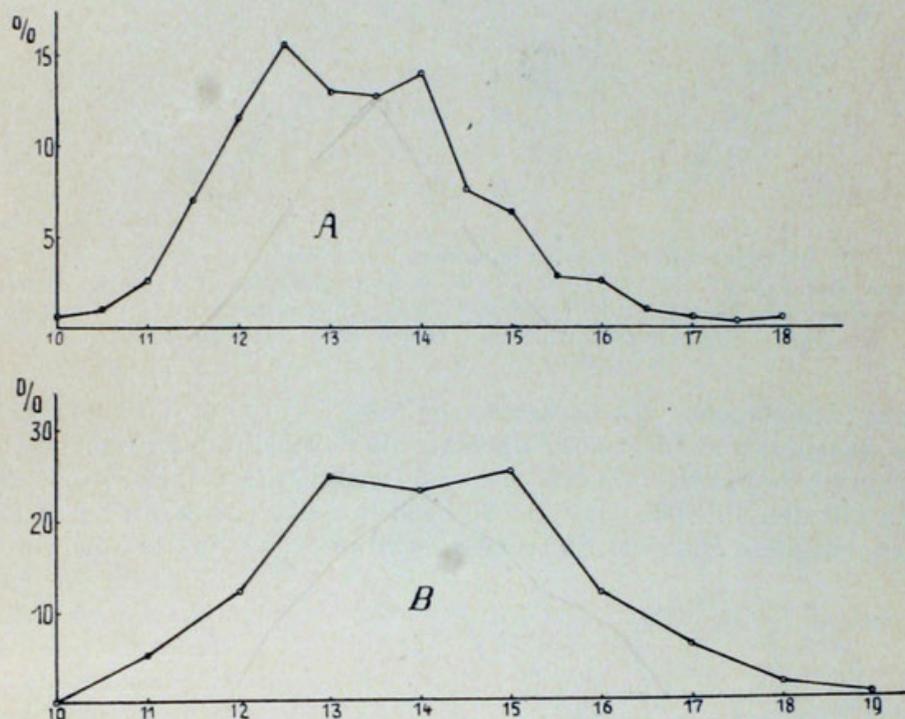


Abb. 9. Kurven für die Größe der Sporen: A der getrenntgeschlechtigen *Fontinalis anti-pyretica* (n=500), B des gemischtgeschlechtigen *Mnium serratum* (n=1000). Auf der Abszissenachse sind als Größenklassen die Durchmesser in Teilstrichen von gleichem Wert aufgetragen, als Ordinaten die prozentuale Beteiligung an diesen Größenklassen

Hier kann natürlich von zweierlei geschlechtlich differenzierten Sporen keine Rede sein; vielleicht gibt es aber Sippen, die sich in der mittleren Sporengröße unterscheiden.

Glaubt man an einen Zusammenhang zwischen Größe und Geschlecht der Sporen, so wird man geneigt sein, nach der Analogie der heterosporen Farngewächse die kleineren Sporen für männlich, die größeren für weiblich zu halten. M. FLEISCHER (1920) gibt zwar an, daß bei *Schlotheimia* und *Macromitrium Blumei* die gleich zu erwähnenden Zwergmännchen aus den größeren Sporen hervorgehen. Zwingend ist jedoch diese Angabe nicht. Die Männchen könnten auch aus den kleineren Sporen hervorgehen, die aber beim Keimen so stark anschwellen, daß sie die Maße der ungekeimten größeren erreichen oder übertreffen. Ein solches Anschwellen ist ja für viele Laubmoose (z. B. durch P. JANZEN, 1912, und SERVETTAZ, 1913) bekannt, und bei *Macromitrium* wurden

ja nur gekeimte Sporen beurteilt, die noch an den männlichen Zwergpflänzchen hingen.

Über sekundäre Geschlechtsmerkmale wissen wir wenig.

„Zwergmännchen“ kommen entweder als anscheinend ausschließliche Männchen bei einigen Laubmoosen (*Macromitrium*, *Schlotheimia*, *Garovaglia*, *Trismegistia*) vor (Abb. 10) oder neben mehr normalen männlichen Pflanzen

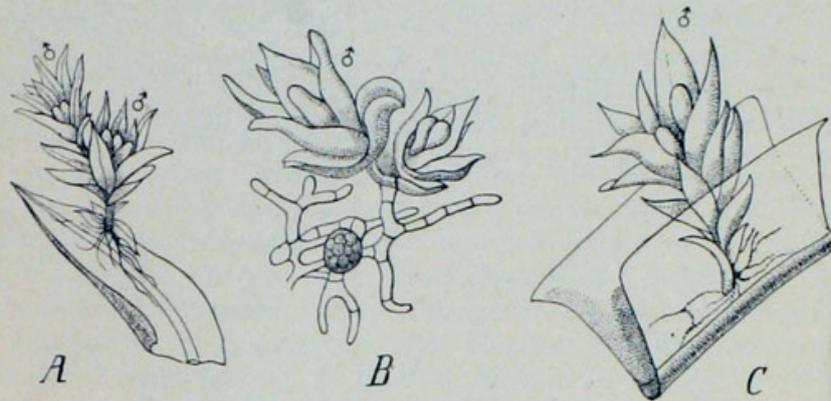


Abb. 10. Zwergmännchen von Laubmoosen. A *Macromitrium Blumei*, ♂ auf einem Stengelblatt. 30 ×; B *Schlotheimia Koningsbergeri*, ♂ aus dem oberen Teil einer alten Kapsel, mit der Spore. 75 ×; C dieselbe Art, ♂ in der Rinne eines Stengelblattes nistend. (Nach M. FLEISCHER, 1920)

(*Dicranum*, *Leucobryum*, *Thuidium recognitum*). GOEBEL (1913) führt noch *Fissidens anomalus* und *Dicnemon calycinum* als Beispiele an, LIMPRICHT (I u. III) (nach GÜMBEL) *Camptothecium lutescens* und (nach der Bryol. Europ.) *C. aureum*. Sie sitzen auf den Blättern oder im Stengelfilz, selbst in den offenen Kapseln, und gehen, entgegen früheren Annahmen, wohl stets aus Sporen hervor, so daß

die Arten, die sie zeigen, wohl immer wirklich getrenntgeschlechtig sind. Experimentelle Untersuchungen fehlen noch ganz, so daß manche Frage unbeantwortet bleiben muß.

Nach den MARCHALS ist die männliche Pflanze von *Barbula unguiculata* heller grün; nach F. VON WETTSTEIN kommen die männlichen Pflanzen von *Bryum caespiticium* einen Monat früher zum Blühen

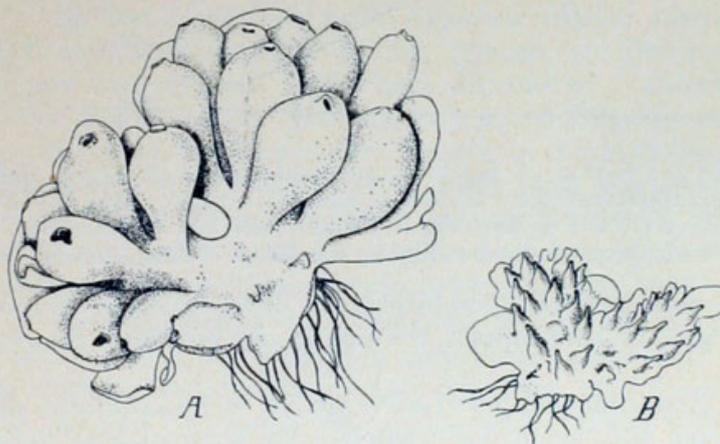


Abb. 11. *Sphaerocarpus texanus*. A weibliche Pflanze, B männliche Pflanze. Beide 7 ×. (Nach ALLEN, 1919)

als die weiblichen. Unterschiede in den Hüllblättern der weiblichen und männlichen Gametangienstände sind bekannt, sind aber, wie wir sahen, auch bei gemischtgeschlechtigen Arten vorhanden.

Unter den Lebermoosen zeigen vor allem bei den *Sphaerocarpus*-Arten die beiden Geschlechter einen auffallenden Größenunterschied, der den Systematikern nicht entgangen ist. Abb. 11 zeigt ihn für *Sph. texanus*; *Sph. Donnellii*

und *terrestris* verhalten sich ganz ähnlich. Bei *Riella helicophylla* ist der Unterschied (nach LORBEER) lange nicht so groß, dagegen um so ausgesprochener bei *Pellia Fabbroniana* und etwas schwächer auch bei *P. Neesiana*. Er zeigt sich vor allem in der Breite des Thallus. Bei *P. Fabbroniana* beträgt sie bei den Weibchen in der Kultur im Mittel 6,0 mm, am Standort 6,4 mm, bei den Männchen in der Kultur im Mittel 2,8 mm, am Standort 3,1 mm. In Abb. 12 ist für die kultivierten Pflanzen die Variabilität in Kurvenform wiedergegeben.

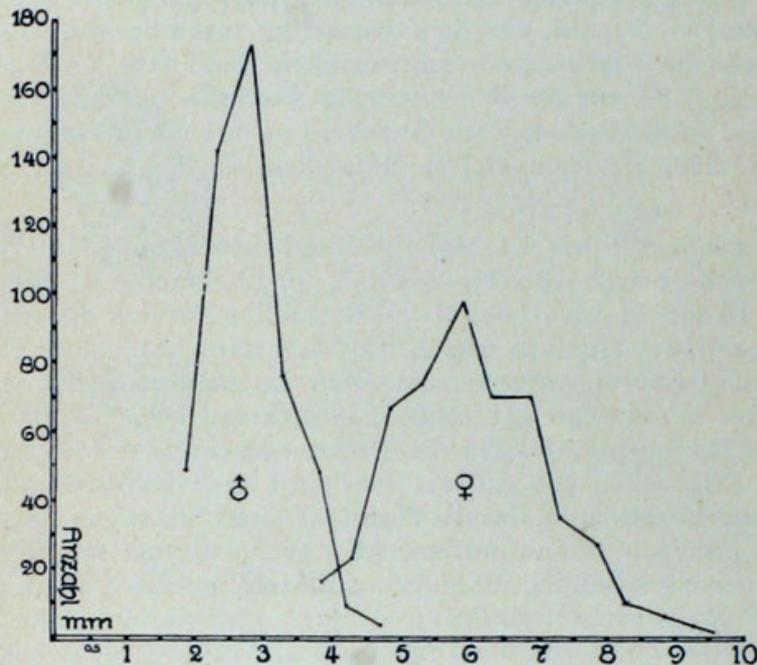


Abb. 12. *Pellia Fabbroniana*. Variabilität der Thallusbreite in Kultur (Nach LORBEER)

LORBEER stellte fest, daß die Größenunterschiede der weiblichen und männlichen Lebermoose um so auffälliger sind, je verschiedener der Chromatingehalt der Kerne infolge der Ausbildung von Heterochromosomen ist, und bringt das Plus an Chromatin direkt mit dem üppigeren Wuchs der Weibchen in Verbindung. Bei *Blasia pusilla* und *Aneura pinguis*, die keine Heterochromosomen zeigen, konnte er auch den (in der Literatur angegebenen) Größenunterschied der Geschlechter nicht finden. Wahrscheinlicher als diese direkte ist wohl eine gemeinsame Abhängigkeit beider Erscheinungen von der gleichen Ursache, einer besonders tiefgehenden (alten?) Geschlechtertrennung. Die Unterschiede haploider und diploider, durch Regeneration erhaltener Zellen, wie wir sie seit den Untersuchungen von E. und E. MARCHAL kennen, dürfte keine Stütze für LORBEERS Auffassung liefern. Denn hier sind dieselben Chromatinbestandteile in einfacher oder doppelter Menge vorhanden, während es zum mindesten nicht bewiesen ist, daß z. B. bei *Sphaerocarpus* das riesige X-Chromosom und das winzige Y-Chromosom aus der gleichen Chromatinsubstanz bestehen.

Sekundäre Geschlechtsmerkmale in der Stellung und den Hüllen der Antheridien und Archegonien sind bei den Lebermoosen oft sehr auffällig, geschlechtsgekoppelte Merkmale aber nicht bekannt. Die von ALLEN (1924, 1925) bei

*Sphaerocarpus Donellii* beschriebenen Sippen „polycladous“ und „tufted“ sind nur zufällig zuerst bei Männchen gefunden worden.<sup>1)</sup>

Die Art der Geschlechtsbestimmung verlangt als „mechanisches“ Zahlenverhältnis der Geschlechter natürlich 1:1.

Feststellungen aus dem Freien existieren kaum. Wenn hier manchmal ein Geschlecht sehr selten gefunden wird — von einzelnen Laubmoosen ist sogar nur das eine bekannt —, trotz relativer Häufigkeit und massenhaftem Vorkommen (Beispiele: *Didymodon giganteus*, *Tortula papillosa*, *Ulota phyllantha*, *Grimmia torquata*), so ist daran die außerordentliche Vermehrungsfähigkeit auf ungeschlechtlichem Wege — auch dort, wo keine besonderen Brutorgane vorhanden sind (*Didymodon giganteus*) — Schuld, die die Vermehrung durch Sporen unnötig macht.<sup>2)</sup>

Eine ungleiche Sterbenswahrscheinlichkeit (und eine ungleiche Fähigkeit zur Regeneration) ist nur für *Sphaerocarpus Donnellii* nachgewiesen. LORBEER fand, statt des mechanischen Verhältnisses 1:1 bei der Keimung, später 411 Weibchen und 366, also nur 47,1% Männchen, die folglich im Nachteil sind.

Auf der zweiten Stufe ist also die haploide Moospflanze getrenntgeschlechtig. Der diploide Sporophyt der Laubmoose ist dagegen, von der befruchteten Eizelle ab bis zu der Reduktionsteilung in den Sporenmutterzellen, gemischtgeschlechtig, wie wieder die MARCHALS durch ihre Regenerationsversuche an den Sporophyten verschiedener Laubmoose zuerst gezeigt haben, und FRITZ VON WETTSTEIN bei *Bryum*, SCHWEIZER bei *Splachnum* genau studierten. Das Protonema, das bei der Regeneration aus dem Sporophyten entsteht, bringt Pflänzchen mit Antheridien- und Archegonienständen hervor.

Bei *Bryum caespiticium*, das die MARCHALS und besonders FRITZ VON WETTSTEIN (1924) sehr eingehend untersucht haben, werden bei den diploiden Pflänzchen zuerst gewöhnlich männliche „Blüten“ gebildet, dann zwittrige und endlich auch einige rein weibliche; ♂:♀:♂ verhielt sich wie 7,3:21,0:1,5 (n=100). Bei 50 Zwitterblüten kamen auf ein Archegonium 5,0 Antheridien. Bei den durch Regeneration erhaltenen tetraploiden Pflänzchen treten zunächst lange Zeit hindurch nur reine Antheridienstände auf, dann mischen sich einzelne Archegonien unter die alten Antheridien (auf ein Archegonium kamen 13,3 Antheridien), und noch später, nach einer Pause, werden ganz überwiegend Archegonien gebildet. Die Proterandrie der diploiden Pflänzchen war bei den tetraploiden also viel stärker ausgesprochen. Dies Verhalten wird überraschen, da ja bei dem tetraploiden Pflänzchen das Verhältnis: männliches Genom zu weiblichem Genom das gleiche ist, wie bei dem diploiden, und demnach auch eine gleiche Wirkung erwartet werden könnte.

Besonderes Interesse beanspruchen die triploiden Pflänzchen. Durch Verbindung der gemischtgeschlechtigen diploiden mit den getrenntgeschlechtigen

1) J. MILDE (1865) beschrieb als „Dimorphismus“ das Auftreten versteckter Blüten an scheinbar sterilen Stengeln bei *Mnium punctatum*, *affine* und *hornum* in normaler Stellung; die männlichen stellen kleine Knöspchen mit wenigen kurzen Hüllblättern und wenigen Antheridien dar, während die normalen männlichen scheibenförmig sind, mit sehr viel Antheridien. Diese Zwergblüten, die natürlich mit Mittelbildungen zwischen männlichen und weiblichen nichts zu tun haben, sind meines Wissens später nicht wieder beschrieben worden.

2) Die größere Häufigkeit von besonderen Brutorganen bei den getrenntgeschlechtigen Moosen ist nicht durch die erschwerte geschlechtliche Fortpflanzung bedingt, sondern umgekehrt, die Brutorgane erleichtern oder ermöglichen die Fortexistenz der Art, trotz der Geschlechtertrennung. Ich habe das seinerzeit (1899, S. 446) scharf hervorgehoben; in beiden Auflagen der „Natürlichen Pflanzenfamilien“ wird mir freilich gerade die falsche Ansicht untergeschoben und für die richtige auf eine spätere Äußerung GOEBELS verwiesen.

haploiden waren sie nicht zu erhalten, da die durch Regeneration erzielten diploiden immer steril sind, wie schon E. und E. MARCHAL fanden. FRITZ VON WETTSTEIN (1924) ließ aber diploide weibliche Pflänzchen, die nach der Methode GERASSIMOWS erhalten worden waren (Rückgängigmachen der Kernteilung durch Narkotika, später Regeneration beim Protonema aus den diploiden Sporen), durch haploide Männchen befruchten. Es vereinigten sich so zwei weibliche Genome und ein männliches. Die Pflänzchen, die dann aus dem so erzielten Sporogon durch Regeneration erhalten wurden, waren auch gemischtgeschlechtig, aber ausgesprochen protogyn: zuerst wurden nur Archegonienstände entwickelt, dann traten Zwitterblüten auf (auf ein Archegonium 1,37 Antheridien)

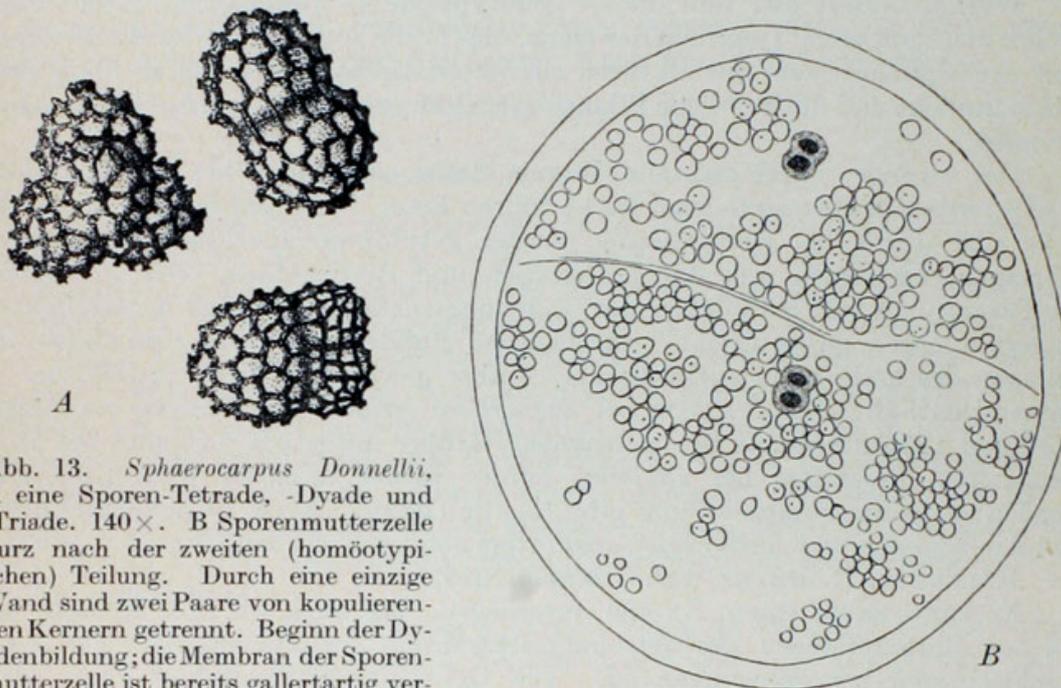


Abb. 13. *Sphaerocarpus Donnellii*. A eine Sporen-Tetrad, -Dyade und -Triade. 140 $\times$ . B Sporenmutterzelle kurz nach der zweiten (homöotypischen) Teilung. Durch eine einzige Wand sind zwei Paare von kopulierenden Kernen getrennt. Beginn der Dyadenbildung; die Membran der Sporenmutterzelle ist bereits gallertartig verdickt. 730 $\times$ . (Nach LORBEER 1927)

und zuletzt reine Antheridienstände. Die Entwicklungsfolge der Sexualorgane war also gerade umgekehrt, wie bei den diploiden und tetraploiden Individuen, und die Zahl der Archegonien überhaupt hatte jedenfalls sehr stark zugenommen.

Ein unerwartetes Resultat gaben die diploiden *Sphaerocarpus*-Pflänzchen. Der Sporophyt hat, wie wir sahen, ein X- und ein Y-Chromosom, wie das Männchen einer getrenntgeschlechtigen Blütenpflanze, etwa eines *Melandrium*. Nach der Analogie mit dem Sporophyten eines getrenntgeschlechtigen Laubmooses müßte er aber trotzdem gemischtgeschlechtig sein. Experimentell läßt sich das, bis jetzt wenigstens, nicht direkt prüfen. Hat man ja doch einstweilen von allen Lebermoosen nur bei gemischtgeschlechtigen *Anthoceros*-Arten Regenerate des Sporophyten erzielt (H. BORNHAGEN 1926, M. SCHWARZENBACH 1926), die steril geblieben sind.

LORBEER konnte aber einen anderen Weg zur Lösung der Frage einschlagen. Man findet nämlich, besonders bei *Sphaerocarpus Donnellii*, in den Kapseln außer den normalen Sporentetraden auch „Dyaden“ aus zwei größeren Sporen und, seltener, „Triaden“ aus einer größeren und zwei normalen Sporen (Abb. 13). Diese größeren Sporen sind einkernig; sie entstehen dadurch, daß nach der zweimaligen Kernteilung in den Sporenmutterzellen die Wandbildung gehemmt

ist, und zwei Kerne wieder verschmelzen, ein männlicher, und ein weiblicher (je einer von den Nachkommen der ersten heterotypischen Kernteilung). Diese abnormen Sporen (deren Genome denen des Sporangium entsprechen mußten  $14n + X + Y$ ) konnten zur Keimung gebracht werden. 15 Dyaden gaben je zwei weibliche Keimlinge, und neun je einen weiblichen; der andere starb zu früh ab. Der Sporophyt von *Sphaerocarpus* hat also weibliche Tendenz. Dies unerwartete Ergebnis ist wohl die Folge des besonders scharfen Unterschiedes der Geschlechter, die sich in dem großen Unterschied der Heterochromosomen zeigt, die (hemmende) Wirkung des einen Realisators (vergl. unten) kann durch die (hemmende) des andern nicht mehr aufgehoben werden.

Worauf beruht hier nun die — genotypische — Geschlechtsbestimmung? Sicher nicht auf einer Trennung der Gene, die für die Ausbildung der Antheridien- und Archegonienstände mit all ihren charakteristischen Einzelheiten nötig sind. Die männliche und die weibliche Pflanze enthalten gewiß noch beiderlei Anlagengruppen.

Der strenge, experimentelle Beweis dafür, den man bei den getrenntgeschlechtlichen Blütenpflanzen leicht führen kann, fehlt hier freilich noch. Er ließe sich durch die Bastardierung zweier getrenntgeschlechtigen Moossippen erbringen, bei denen sich die Antheridien und Archegonien, oder wenigstens die Paraphysen und Hüllblätter der Gametangienstände, deutlich unterscheiden. Dagegen lehren gelegentliche teratologische Funde, daß jedes Geschlecht die Anlagen des anderen in entfaltbarem — aber gewöhnlich nicht entfaltetem — Zustand enthält. Seit TAYLOR bei *Dumortiera irrigua* und *Preissia commutata* 1834 und 1836 die ersten Beobachtungen darüber mitgeteilt hat, sind bei *Marchantiaceen*, besonders bei *Preissia*, immer wieder ähnliche Funde gemacht worden; eine Zusammenstellung gibt HAUPT (1926). Auch Zwischenbildungen von Archegonien und Antheridien sind öfters gefunden worden (VON JANCZEWSKI, HY, HOLFERTY, R. MEYER, vgl. GOEBEL, 1913).

Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß auch bei den Moosen, wie bei den Blütenpflanzen, der getrenntgeschlechtige Zustand aus dem gemischtgeschlechtigen hervorgegangen ist. Die Getrenntgeschlechtigkeit kann dann phylogenetisch nur dadurch zustande gekommen sein, daß zu den Anlagen (Genen), die auf der ersten, gemischtgeschlechtigen (*Funaria*-) Stufe für Antheridien und Archegonien (und für die Reihenfolge in ihrer Entwicklung) vorhanden sind, etwas hinzugekommen ist, was dort noch fehlt. Es muß hier entscheiden, daß nur der eine oder der andere Anlagenkomplex entfaltet wird, und welcher, der für die Archegonien oder der für die Antheridien.

Dieses Etwas schafft die männliche oder weibliche Tendenz der Spore und dessen, was aus ihr hervorgeht. Man kann es sich zunächst verschieden denken. Es müßten aber wegen des Erbganges zweierlei Gene sein, ein männchenbestimmendes und ein weibchenbestimmendes. Ein Gen oder ein quantitativer Unterschied reicht nicht aus. Um sie von den Genen für die Antheridien- und Archegonien und ihre Stände zu unterscheiden, nennen wir sie mit FRITZ VON WETTSTEIN (1924) Realisatoren, was ihre Tätigkeit besonders gut kennzeichnet, oder Differenziatoren. „Geschlechtsbestimmer“, wie ich früher vorschlug (1913), kann zu Verwechslungen mit den Keimzellen Anlaß geben.

Bei der Befruchtung eines getrenntgeschlechtigen Mooses kommen also die beiden Realisatoren, der für Antheridien und der für Archegonien, zusammen. Sie werden in dem diploiden Sporophyten nebeneinander, von Zelle zu Zelle, weitergegeben, ohne sich für gewöhnlich bemerkbar machen zu können, wenn nicht bei der Regeneration nach einer Verletzung neue Pflänzchen entstehen

(S. 18). Bei der Reduktionsteilung der Sporenmutterzelle wandern sie dann in verschiedene Tochterzellen und so in verschiedene Sporen.

Man darf sich die Realisatoren natürlich nicht als etwas Mystisches denken; sie spielen dieselbe Rolle, wie Ernährungsverhältnisse bei gemischtgeschlechtigen Moosen und Farnprothallien. Nur greifen sie nicht von außen an, sondern stecken in der Pflanze selbst. Ein Realisator wirkt etwa wie das Gen, das den Zwergwuchs einer echten, erblichen *Nana*-Sippe bedingt, gegenüber den Ernährungseinflüssen, die ein normal veranlagtes Individuum derselben Spezies zum Zwergwuchs zwingen. Der Erfolg ist der gleiche, die Mittel, durch die er erreicht wird, sind verschieden.

Ich habe die ersten beiden Stufen so eingehend besprochen, weil das, was sie unterscheidet, die Art der Bestimmung — phaenotypisch im einen, genotypisch im andern Fall —, bei den beiden folgenden Stufen wiederkehrt.

### Zusammenfassung für Stufe II

Wir bezeichnen wieder den Genkomplex für die Antheridien mit A und den für die Archegonien mit G (S. 9), ferner den Realisator für A (der also G in der Entwicklung hemmt) mit  $\alpha$  und den für G (der also A an der Entfaltung hindert) mit  $\gamma$ . Dann ist die haploide männliche Phase AGZ $\alpha$ , die haploide weibliche Phase AGZ $\gamma$  und die diploide AAGGZZ $\alpha\gamma$ . Diese diploide Phase ist gewöhnlich gemischtgeschlechtig, weil sich  $\alpha$  und  $\gamma$  gegenseitig in ihrer Wirkung aufheben (sie beseitigen ja nicht A und G, sondern hemmen sie ja bloß). Eine Ausnahme bildet (einstweilen) nur *Sphaerocarpus*, wo  $\gamma$  so viel stärker als  $\alpha$  ist, daß der Sporophyt weibliche Tendenz erhält. Vielleicht tritt dann auch das Z wieder in Tätigkeit, das sich in der haploiden Phase neben den Realisatoren nicht geltend macht, aber von der gemischtgeschlechtigen Stufe her noch vorhanden sein könnte.

Das gewöhnliche Verhalten der diploiden Phase ist der beste Beweis dafür, daß der Unterschied zwischen den Realisatoren  $\alpha$  und  $\gamma$  qualitativer, nicht rein quantitativer Art sein muß. Im letzteren Falle müßte das Regenerat eingeschlechtigt sein, entweder stets männlich oder stets weiblich je nach dem in der haploiden Phase das größere Quantum die Entscheidung für jenes oder dieses Geschlecht veranlaßte. (Würde z. B. das Quantum 1 ein Männchen, das Quantum 2 ein Weibchen geben, so könnte die diploide Phase mit ihrem Quantum 1 + 2 doch nur ein (gesteigert) weibliches, kein zwittriges Regenerat hervorbringen.) Das Verhalten der Sporendyaden des *Sphaerocarpus Donnellii* spricht nicht dagegen; das weibliche Geschlecht der Keimlinge beweist nur, daß das Mengenverhältnis zweier qualitativ verschiedener Realisatoren von Einfluß sein kann.

Mit einem großen Fragezeichen sollen hier die *Equisetum*-Arten angeschlossen werden. In der Literatur werden ihre Prothallien gewöhnlich „dioecisch“ genannt. Doch ist längst bekannt, daß wenigstens die alten weiblichen Prothallien Antheridien bilden können, und NOLL (bei SCHULTZE 1903) erhielt in zwei Versuchen mit *Equisetum maximum* (*E. Telmateia*) nur männliche Prothallien, als er in der Nährlösung keine Phosphate bot. Alles spricht eigentlich — besonders nach den letzten eingehenden Untersuchungen MAECKELS (1925) — dafür, daß wir hier nur die „ökologische“ (phänotypische) Diöcie der isosporen Farne vor uns haben. Daß aus den Sporen desselben Sporangium „männliche“ und „weibliche“ Prothallien hervorgehen, hat BUCHTIEN gezeigt (1887). Im übrigen

verhalten sich die Spezies deutlich verschieden; bei dem von ELDA WALKER (1921) untersuchten, aus dem Freien stammenden Material des nordamerikanischen *E. laevigatum* waren die Prothallien alle von einer Art.

Wenn ich *Equisetum* doch hier anführe, so geschieht das wegen zweier Mitteilungen JOYET LAVERGNE (1926, a, b) die erst vor kurzem erschienen sind, und nach denen die Sporen bei *E. arvense* und *E. limosum* von zweierlei Art sein sollen.<sup>1)</sup> Nach ihrer Behandlung mit gewissen Farbstoffen (z. B. Neutralrot), besser noch mit deren Leukobasen, ließen sich zweierlei Typen unterscheiden. Der eine, A, wird nur schwach gefärbt (z. B. schwach orangegelb), der andere, B, stark (z. B. rot). Vermittelnde Färbungen sind selten. Nach Behandlung mit Lösungen von Goldchlorid, Silbernitrat und Kaliumpermanganat färbt sich umgekehrt der Typus A stärker als der Typus B. Da sich Pollenkörner (zwittriger Blütenpflanzen) wie der Typus B, Samenanlagen aber wie der Typus A verhalten, hält JOYET LAVERGNE die einen (bei *E. limosum* durchschnittlich etwas kleineren) Sporen, B, für männlich bestimmt, die anderen, A, für weiblich bestimmt. Auffallen muß, daß der Typus A, also später die weiblichen Prothallien, häufiger ist als der Typus B. Das spricht gegen eine Trennung bei der Reduktionsteilung, die ja gleiche Zahlen geben muß. Es handelt sich wahrscheinlich nur um ein Hervortreten der phänotypischen Differenzierung schon bei der Spore, wie sie durch Ernährungsunterschiede im Sporangium, ungewöhnlich früh, gegeben sein könnten.

Es wäre an sich auch möglich — sowohl bei *Equisetum* als bei den früher besprochenen „ökologisch diöcischen Farnen“ (S. 8) —, daß es doch zweierlei Sporen gäbe, solche mit einer schwachen männlichen Tendenz und solche mit einer schwachen weiblichen, in dem zwar zweierlei Realisatoren vorhanden wären, wie bei einem diöcischen Moose, ihre Wirkung aber gegenüber der phylogenetisch zugrunde liegenden, gemischtgeschlechtigen Tendenz und den äußeren Einflüssen nur schwach wäre. Auf diese Möglichkeit hat auch MÄCKEL hingewiesen. Es müßte sich dann aber der Unterschied der beiderlei Sporen nach (erzwungener) Autogamie an der Nachkommenschaft nachweisen lassen. Die Frage kann also experimentell entschieden werden.

#### I. + II. Stufe

##### Individuen teils mit gemischtgeschlechtiger teils mit getrenntgeschlechtiger haploider Phase nebeneinander in derselben Spezies

Für einige Moose wird angegeben, daß sie gemischtgeschlechtig und getrenntgeschlechtig vorkämen. So z. B. von Laubmoosen *Webera cruda*: „zwittrig (paröcisch und synöcisch) und zweihäusig, selten einhäusig (autöcisch)“ nach LIMPRICHT (II, 247), *Leptobryum pyriforme*: „zwittrig und zweihäusig“ nach LIMPRICHT (II, 215) *Bryum pallescens*: zwittrig, einhäusig und zweihäusig nach LINDBERG, nach LIMPRICHT einhäusig, selten zwittrig (II, 370). Bei Lebermoosen kommen zwittrige neben den gewöhnlichen getrenntgeschlechtigen Individuen vor allem bei Marchantiaceen (*Preissia*, *Reboulia*, *Sauteria*, *Dumortiera* usw.) nicht zu selten vor.

Wahrscheinlich ist auch hier zwischen primärer und sekundärer Zwittrigkeit zu unterscheiden. Dann gehörten nur die Fälle mit primärer hierher, und die mit sekundärer, wohl die Marchantiaceen, müßten bei der Stufe II besprochen werden.

1) Auch *Equisetum maximum* (*E. Telmateja*) verhält sich ähnlich (JOYET LAVERGNE 1927).

Genetische Untersuchungen über solche Arten fehlen aber noch ganz; E. PRINGSHEIM (1924) fand bei *Leptobryum* nur eine genotypisch apomiktische, sterile Sippe und eine genotypisch fertile, zwittrige.

Experimentell läßt sich ja bei einer getrenntgeschlechtigen Laubmoos-sippe durch Regeneration aus dem Sporophyten ein gemischtgeschlechtiges Individuum herstellen (S. 18), das dann freilich die doppelte Chromosomenzahl führt und die Folgen davon zeigt. Es ist gut möglich, daß solche Regenerationen auch im Freien vorkommen, worauf FRITZ VON WETTSTEIN schon hingewiesen hat. Auf diesem Wege würde auch Stufe I aus Stufe II bei derselben Spezies entstehen können.<sup>1)</sup>

### III. Stufe

## Heterospore Farnpflanzen und gemischtgeschlechtige Blütenpflanzen (*Selaginella*- und *Lilium*-Typus)

Auf der dritten Stufe steht eine gemischtgeschlechtige, zwittrige oder monöcische Blütenpflanze, etwa *Lilium candidum*; außerdem gehören die höchststehenden, heterosporen Farngewächse — Wasserfarne, *Selaginella*, *Isoëtes* — hierher.

Bei einer solchen Blütenpflanze ist die diploide Phase, die eigentliche Pflanze, gemischtgeschlechtig, wie der Sporophyt eines getrenntgeschlechtigen Mooses, etwa eines *Bryum caespiticium*, und die haploide, auf Pollenkorn und Embryosack reduzierte Phase ist getrenntgeschlechtig, wie der Gametophyt (Spore, Protone-ma und Pflänzchen) bei einem getrenntgeschlechtigen *Bryum*. Äußerlich ist die dritte Stufe also der zweiten ähnlich; die Bestimmung geht hier aber nicht bei dem Übergang von der diploiden zur haploiden Phase vor sich, sondern früher, noch während der diploiden. Sie tritt entweder bei der Anlegung der Staubblätter und der Fruchtblätter ein, oder schon bei der Anlage der Blüte oder der eines ganzen Blütenstandes, ja selbst noch früher (*Bryonia alba*, *Arisaema spec.*, S. 77).

Bei den heterosporen Farngewächsen fällt die Entscheidung, ob kleine, männliche oder große, weibliche Sporen gebildet werden entweder bei der Anlage der Sporophylle, wie bei der Blüte einer Phanerogame (*Selaginella*), oder noch später, erst bei der Anlage des Sporangiosorus (*Salvinia*), oder gar bei der des Sporangium (*Marsilia*). Für die Einzelheiten muß auf ein Lehrbuch der Botanik verwiesen werden, prinzipiell bieten sie nichts besonderes. Wir halten uns im weiteren an die Blütenpflanzen.

Wo und wie die Entscheidung fällt, ist erblich festgelegt und bildet die „gemischtgeschlechtige Anlage“ der Pflanze. Es liegt kein Grund vor, außerdem besondere Realisatoren anzunehmen, so wenig wie bei einem gemischtgeschlechtigen Moose (S. 111). Das Problem, warum sich an dieser Stelle ein Staubblatt, an jener ein Fruchtblatt entwickelt, wird dadurch doch nicht gelöst; es wird nur ein unnötiges Zwischenglied eingeschoben.<sup>2)</sup>

1) SHOWALTER (1927) beobachtete bei dem diöcischen Lebermoos *Pellia Neesiana* einen gemischtgeschlechtigen Thallus, der diese Eigenschaft bei Stecklingskultur beibehielt und den diploiden Chromosomensatz besaß. Es lag also sekundäre Zwitterigkeit vor. (Zus. b. d. Korr.)

2) Ich halte es für einen Irrtum, wenn man der primär gemischtgeschlechtigen Blütenpflanze (S. 79) die Chromosomenformel XY zuschreibt. Man ist sich dabei über den Unterschied zwischen den eigentlichen Anlagen für Staubblätter und Fruchtblätter und den Realisatoren nicht klar und setzt zudem etwas, was erst auf einer höheren phylogenetischen Stufe, der vierten, erreicht wird und erst dort eine Rolle spielt, schon bei einer tieferen Stufe voraus.

Der Vorgang der Bestimmung, ob aus einem Meristemhöcker ein Staubblatt oder ein Fruchtblatt entsteht, ist der gleiche wie der, der bei einem gemischtgeschlechtigen Moose, etwa bei *Funaria*, entscheidet, ob Antheridien oder Archegonien gebildet werden. Nur erfolgt die Bestimmung hier während der diploiden Phase, nicht, wie bei *Funaria*, während der haploiden, wirkt sich aber über die diploide Phase hinaus auch noch bei der darauffolgenden haploiden aus. Ist z. B. ein Höcker zum Fruchtblatt bestimmt, so ist damit auch schon festgelegt, daß aus den Sporenmutterzellen nur Embryosäcke mit Eizellen entstehen. Die Reduktionsteilung beim Übergang von der diploiden Phase zur haploiden hat hier ebensowenig wie auf der ersten (*Funaria*-) Stufe eine Bedeutung für die Bestimmung des Geschlechtes.

Wenn in einer Zwitterblüte entschieden wird, daß die höckerförmige Blattanlage zu einem Staubblatt oder einem Fruchtblatt wird, so ist das ein Vorgang, nicht anders, als die Entscheidung, ob daraus ein Kelchblatt oder ein Blumenblatt entstehen soll. Der Genotypus wird davon auf keine Weise betroffen. Das Staubblatt und das Pollenkorn mit seinem generativen Kern auf der einen Seite, das Fruchtblatt und der Embryosack mit seiner Eizelle auf der anderen Seite haben genau die gleichen Anlagen (Potenzen) im gleichen (genotypischen!) Zustand. Es war normalerweise nur dafür gesorgt worden, daß sich von den vorhandenen Anlagen in dem Höcker die für ein Staubgefäß oder die für ein Fruchtblatt entfalten. Von einer „Dominanz“ und einem „Dominanzwechsel“ (im Sinne der Vererbungslehre) kann keine Rede sein.

Daß die Gene des anderen Organes bei der Bestimmung nicht entfernt werden, zeigen die vielen Bildungsabweichungen an Staub- und Fruchtblättern

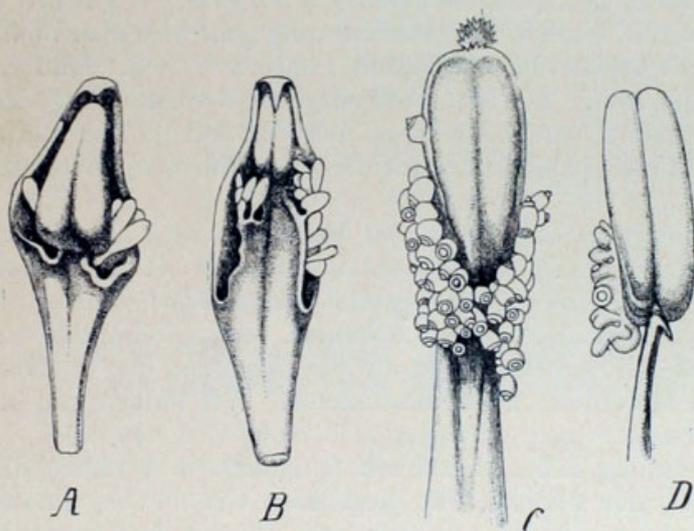


Abb. 14. A, B Staubblätter von *Sempervivum tectorum* mit Samenanlagen; C, D Staubblätter von *Papaver orientale*, die ebenfalls Samenanlagen gebildet haben.  
(Nach H. VON MOHL, 1845)

zwittriger Blütenpflanzen, die schon beobachtet und beschrieben worden sind. Hier nur einige Beispiele. Bei der kultivierten Sippe des *Sempervivum tectorum* tragen wohl immer wenigstens einzelne Staubblätter Antherenthenen und zugleich Samenanlagen (was bereits ALBRECHT VON HALLER wußte), wahrscheinlich als erbliches Merkmal (Abb. 14 A, B); als Abnormität ist das z. B. bei *Papaver orientale* schon von MOHL beobachtet worden (1836, Abb. 14 C, D). Oder es entstehen Pollenkörner in den Samenanlagen bei

*Petunia* (MOLLIARD 1896, Abb. 15) und *Begonia* (GOEBEL 1886, SANDT 1921), oder Pollenkörner nehmen bei *Hyacinthus* in den petaloiden Staubgefäßen den Charakter von Embryosäcken an (NEMEC 1898).

Einen besonders instruktiven Fall habe ich bei *Ipomoea imperialis*, wohl gleich der Morning Glory der Japaner, gefunden, eine erblich völlig konstante, mendelnde Sippe „*stigmatanthera*“ (1920). Hier trägt jede Anthere an der Spitze

einen Narbenkopf, der bald größer bald kleiner, aber immer deutlichst ausgebildet ist (Abb. 16). Die Anthere selbst ist dabei bei manchen Individuen etwas reduziert und springt dann nicht auf, bei anderen dagegen enthält sie noch reichlich tauglichen Pollen und öffnet sich normal. Die Eigenschaft ist recessiv, sie wird sowohl durch die Eizellen als die Spermakerne vererbt und beweist so aufs neue — wenn das nötig wäre — ,daß Eizellen und Spermakerne einer gemischtgeschlechtigen Blütenpflanze auch hinsichtlich der Sexualcharaktere genau

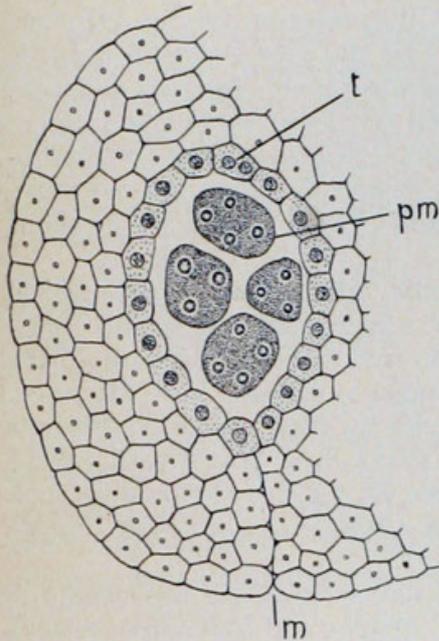


Abb. 15. *Petunia hybrida*, Samenanlage im Innern mit Pollenmutterzellen, pm.; t=Tapete, m=Mikropyle. 600× (Aus MOLLARD, 1896)

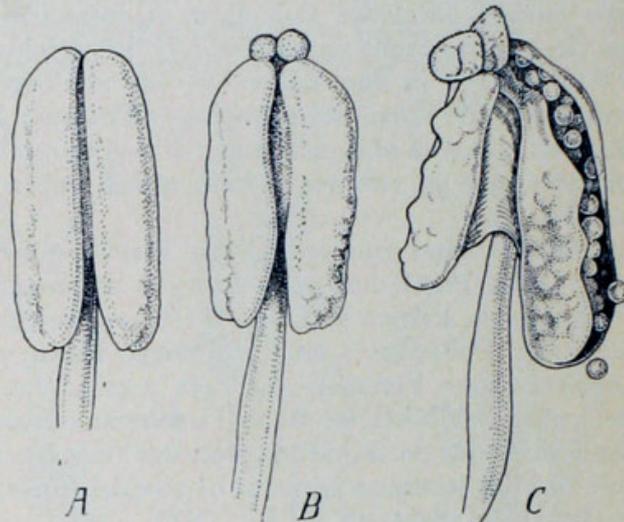


Abb. 16. *Ipomoea* „*imperialis*“ hort. (*Pharbitis hispida*?). A Anthere der normalen Sippe; B Anthere der Sippe *stigmatanthera*, vor dem Aufspringen, an der Spitze die zweiknopfige Narbe; C Aufgesprungene Anthere der Sippe *stigmatanthera*. Alles schwach vergrößert. (Dr. O. RÖMER gezeichnet.)

gleich veranlagt sind. Mit dem anomalen Zustand der Antheren ist auch eine monströse Ausbildung der Kotyledonen und Laubblätter verbunden, die uns hier nicht zu beschäftigen braucht.

Eine ähnliche Sippe hatte schon WHITE (1914) bei dem Bastard *Nicotiana Langsdorffii* + *alata* beobachtet.

Zum Beweis, daß die Bestimmung eines Höckers zu einem Staubblatt oder Fruchtblatt mit keiner dauernden genotypischen Änderung verbunden, sondern nur phaenotypisch ist, hat man Versuche mit Stecklingen vorgeschlagen. Bei *Bryonia alba* gelangen sie nicht; es trat keine Bewurzelung und kein Weiterwachsen ein. Was dabei herauskäme lehren aber schon die Zwitterpflanzen mit adventiver oder apogamer Embryobildung. Aus dem Adventivembryo einer *Funkia* (*Hosta*) oder eines *Citrus*, aus den — nicht reduzierten — Eizellen eines *Taraxacum*, eines *Hieracium*, einer *Alchimilla* oder einer *Wickstroemia* gehen zwittrige, nicht weibliche Individuen hervor, obwohl sie aus weiblich bestimmten Gewebe entstehen. Im Gegensatz dazu gehen bei getrenntgeschlechtigen Blütenpflanzen, wo die Bestimmung genotypisch, nicht phaenotypisch ist, in den gleichen Fällen weibliche Nachkommen hervor, so aus den Adventivembryonen von *Caelebogyne* und den — unreduzierten — Eizellen von *Antennaria alpina*, *Elatostemma sessile* und *acuminatum*, oder *Humulus Lupulus* (R. VON WETTSTEIN 1925). Eine noch unverstandene Ausnahme

bildet nur *Thalictrum purpurascens*, wo nach OVERTON (1904) auf dem Wege der Parthenogenese außer Weibchen auch Männchen entstehen. Immerhin sind auch hier alle Pflanzen eingeschlechtig, nicht zwittrig.

Nun könnte man daran denken, daß die Entscheidung über das Geschlecht der haploiden Generation zweimal, einmal bei der Anlage des Organes und dann nochmals bei der Reduktionsteilung, getroffen würde. Das würde aber einen Mechanismus voraussetzen, der bei der Teilung der Macrosporen-(Embryosack-)mutterzelle dafür sorgte, daß die eine erhaltenbleibende Macrospore immer die richtige Tendenz erhielte, und bei der Teilung der Mikrosporen-(Pollen-)Mutterzelle müßten zweierlei Pollenkörner entstehen. Daß die vier Pollenkörner, die aus einer Mutterzelle entstehen, alle die gleiche geschlechtliche Tendenz besitzen, läßt sich aber in den Fällen, wo sie als Tetraden im Zusammenhang bleiben, experimentell zeigen (bei *Salpiglossis*, CORRENS 1916). Die Zwitterigkeit der Blütenpflanzen läßt sich also nicht nach dem *Angiostoma*-Schema BOVERIS und SCHLEIPS erklären, was ja von vornherein wenig wahrscheinlich war, aber doch versucht worden ist.

Würde man die reduzierte Eizelle einer Lilie oder Erbse experimentell zur echten Parthenogenese anregen können, so würde auch sie gewiß einen zwittrigen, keinen weiblichen Organismus geben, und in gleicher Weise müßte auch das Pollenkorn eine zwittrige, keine männliche Pflanze hervorbringen. Leider ist der Versuch, zur Zeit wenigstens, nicht möglich, während bei der gemischtgeschlechtigen Alge *Vaucheria hamata* FRITZ VON WETTSTEIN (1920) den Inhalt des Antheridium und das unbefruchtete Ei zur Entwicklung bringen und daraus je einen gemischtgeschlechtigen Organismus erziehen konnte (s. Artikel HARTMANN, d. Bd. II E).

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, auch auf dieser Stufe die Entscheidung über die Bildung von Staub- und Fruchtblättern, Mikro- und Makrosporangien-sori und Mikro- und Makrosporen zu einer genotypischen zu machen und sie auf eine inaequale Zellteilung, auf eine Art Reduktionsteilung an ungewohnter Stelle, zurückzuführen. Dagegen spricht aber alles, was wir oben angeführt haben.

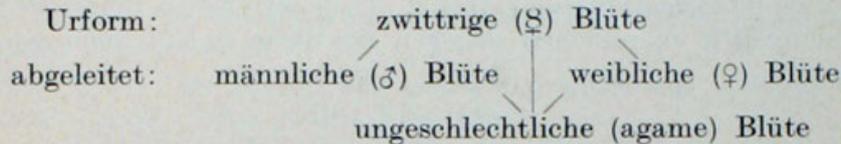
Wo, wie bei dem Wasserfarn *Marsilia*, von zwei Tochterzellen die eine die Mikrosporangien, die andere das Makrosporangium bildet (C. MARSCHALL 1925), liegt wenigstens a priori kein formaler Grund gegen eine solche Annahme vor. Anders, wenn man an eine Phanerogamenblüte denkt. Selbst wenn sich jedes ihrer Sporophylle entwicklungsgeschichtlich auf eine Zelle zurückführen ließe, würde, nach einer inaequalen Zellteilung, z. B. zu jeder Zelle, die ein Staubgefäß gibt, eine gehören, die ein Fruchtblatt geben sollte. Was wird aus ihr? Es ist dieselbe Schwierigkeit, die sich auch vor der Erklärung von Knospemutationen durch eine Art von Reduktionsteilung an ungewöhnlicher Stelle auftürmt.

---

Es soll nun noch kurz auf die Verteilung der Sporophylle (Staubblätter und Fruchtblätter) bei den gemischtgeschlechtigen Pflanzen eingegangen werden, wobei wir uns auf die Blütenpflanzen beschränken.

Das gewöhnliche und sicher phylogenetisch ursprüngliche Verhalten ist, daß beiderlei Organe in derselben Blüte vereinigt sind, und daß zuerst die Staubblätter, dann die Fruchtblätter gebildet werden. Dabei ist es hier gleichgiltig, ob wir uns die Entstehung der Blüte von der Anthostrobilus-Theorie aus klar zu machen suchen, oder sie mit R. VON WETTSTEIN als ein Pseudanthium auffassen, das aus zweierlei eingeschlechtigen Blüten zusammengesetzt ist.

Aus solchen zwittrigen Blüten werden eingeschlechtige, indem die eine oder die andere Art von Sporophyllen funktionsunfähig und mehr oder weniger weitgehend unterdrückt wird. Die Möglichkeiten zeigt das folgende Schema:



Es lassen sich alle Übergänge nachweisen von einer Ausbildung, die morphologisch ihre physiologische Untauglichkeit kaum oder nicht verrät, bis zu völligem Schwinden. Im letzteren Fall — wenn gar keine Spuren der anderen Sporophylle mehr nachweisbar sind, z. B. bei *Carex* — hat man, ohne jeden zwingenden Grund, zuweilen angenommen, die Blüte sei primär eingeschlechtig und nicht früher einmal gemischtgeschlechtig gewesen.

Neben diesen Übergängen zwischen tauglichen und nicht tauglichen, bis zu ganz schwindenden Organen, die die ganze Blüte gleichmäßig treffen, kommen sehr oft auch mosaikartige Kombinationen tauglicher und untauglicher Organe vor, meist im Androeceum, besonders bei den gleich zu erwähnenden Gynomonöcisten. So finden wir, z. B. bei Caryophyllaceen und Geraniaceen, als Extreme Blüten mit zehn normalen Staubblättern und solche mit lauter rudimentären, daneben aber auch Blüten mit neun tauglichen und einem untauglichen, mit acht tauglichen und zwei untauglichen usf. bis zu solchen mit nur einem tauglichen, alles beim selben Individuum. Einen Beleg dafür bietet die auf S. 33 wiedergegebene Tabelle für einen gynomonöcischen Stock des *Dianthus silvestris*; sie zeigt auch hübsch, daß nicht jede mögliche Kombination tauglicher und untauglicher Staubblätter gleich häufig sein muß, sondern daß eine um so häufiger beobachtet werden kann, je näher sie dem einen oder anderen Extrem steht.

Manchmal lassen sich bei derselben Spezies zwei merklich verschieden weitgehende und ziemlich scharf getrennte Rückbildungsstufen unterscheiden. So gibt es bei Labiäten, Geraniaceen und Sileneen neben Blüten mit rudimentären Staubgefäßen noch solche, deren Staubgefäße zwar auch untauglich, aber weniger stark reduziert sind, und die man mit einem von C. F. GÄRTNER stammenden Terminus „kontabeszent“ nennt (Abb. 17). Ob die Pflanze nur rudimentäre oder kontabeszente Staubblätter, allein oder neben rudimentären, ausbildet, steht, in manchen Fällen wenigstens, sicher im Zusammenhang mit ihrem erblichen Verhalten, ist also genotypisch bedingt.

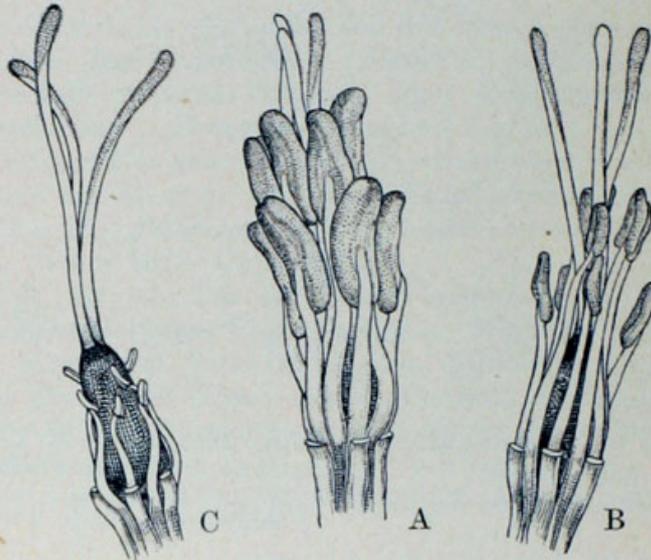


Abb. 17. *Silene dichotoma*. A Staubblätter und Stempel aus der Blüte einer zwittrigen Pflanze, B, C aus Blüten weiblicher Pflanzen und zwar C von einer echt weiblichen, B von einer Pflanze mit „kontabeszenten“ Antheren. Sämtliche Blüten standen eben vor dem Aufblühen; Kelch und Kronblätter sind entfernt

Geht die Rückbildung bei derselben Pflanze in den einen Blüten in der männlichen, in den andern in der weiblichen Richtung, so trifft sie gewöhnlich Staubblätter und Fruchtblätter nicht gleich stark.

Bei *Sedum (Rhodiola) roseum* haben z. B. die weiblichen Blüten keine Staubgefäßrudimente, die männlichen dagegen deutliche (wenn auch ganz sterile)

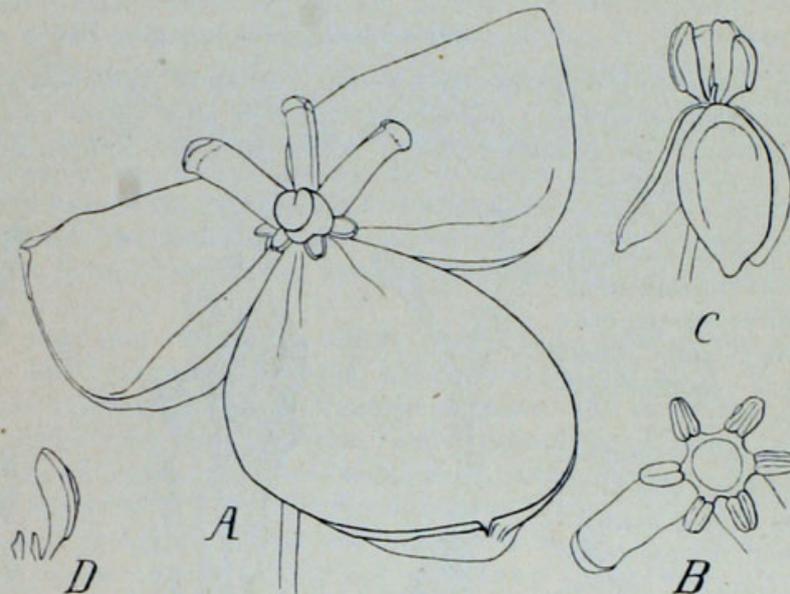


Abb. 18. *Akebia quinata*. A weibliche Blüte 2,1  $\times$ , B der Kreis rudimentärer Staubblätter, von unten gesehen, 3  $\times$ . C männliche Blüte (aus derselben Infloreszenz, bei gleicher Vergrößerung wie A) 2,1  $\times$ , D ein Staubblatt und zwei rudimentäre Fruchtblätter aus einer männlichen Blüte, 3  $\times$

Fruchtblätter. Bei *Acer Pseudoplatanus* sind umgekehrt die Fruchtblätter in den männlichen Blüten viel stärker reduziert als die Staubblätter in den „scheinzwittrigen“, weiblichen, Blüten. Das gleiche ist, wenn auch nicht so auffällig, bei *Akebia quinata* der Fall (Abb. 18). Daraus auf ein verschiedenes phylogenetisches Alter der beiden

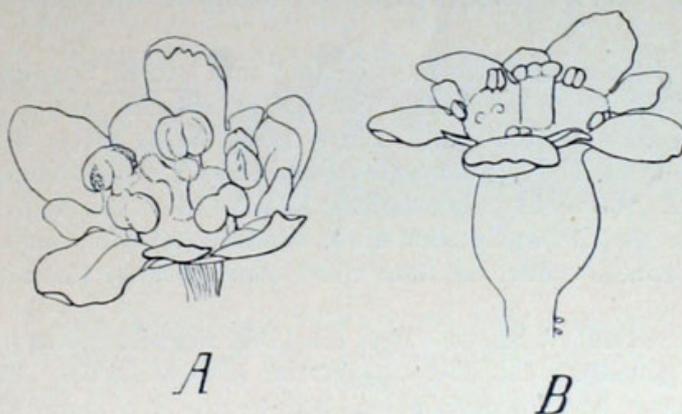


Abb. 19. *Ribes alpinum*. A Blüte eines männlichen, B Blüte eines weiblichen Stockes

Blütenformen zu schließen, liegt sehr nahe. Die Monöcie der *Akebia* und des *Acer Pseudoplatanus* wäre dann aus der Andromonöcie (vgl. unten, S. 29) hervorgegangen. Diese Betrachtungsweise kann aber zu Irrtümern führen.

Die Rückbildung braucht nämlich nicht alle Teile der Organe gleichmäßig zu treffen, weil eine bisherige Nebenfunktion für das Erhaltenbleiben bestimmter

Teile sorgt. So bleibt das Griffelpolster in den männlichen Blüten mancher Doldengewächse und bei *Ribes alpinum* (Abb. 19) als Honigapparat erhalten, ebenso wie der Fruchtknoten in den männlichen Blüten des *Asparagus offi-*

*cinalis*, weil auch er (in Septaldrüsen) den Nektar bildet, oder der Griffel in den männlichen Blüten mancher Körbchenblütler, weil er als Fegebürste dient, um den Pollen aus der Antherenröhre herauszubefördern.

Gehen wir nun von den Blüten zu den Individuen über, so können wir folgende Klassen unterscheiden:

1. zwittrig, ⚧: die Blüten alle gemischtgeschlechtig. (Beispiele: Erbse, Bohne, Linde, Tulpe, weiße Lilie usw.)
2. gynomonöcisch (DARWIN 1877), ♀♀: Ein Teil der Blüten gemischtgeschlechtig (zwittrig), ein Teil weiblich. (Beispiele: Sehr viele Körbchenblütler mit „strahlenden“ Köpfchen, z. B. Kamille, Schafgarbe, Maßliebchen, Wucherblume; manche Labiaten, Sileneen, *Parietaria* (Urticaceen)).
3. andromonöcisch (DARWIN 1877), ♂♂: Ein Teil der Blüten gemischtgeschlechtig (zwittrig), ein Teil männlich. (Beispiele: Roßkastanie, Rubiaceen (*Galium Cruciatum*, *Asperula taurina*), viele Doldenpflanzen (*Astrantia*, *Scandix*, *Torilis* usw.), *Veratrum album* und *nigrum*.)
4. trimonöcisch (ERRERA und GEVAERT, 1878), ♀♂♂ mit dreierlei Blüten: zwittrigen, weiblichen und männlichen. (Beispiele: *Dimorphotheca pluvisialis* (Korbchenblütler, Abb. 36), *Poterium Sanguisorba* (Rosaceen), *Cleome spinosa* (Capparidaceen, STOUT 1923, UFER 1927).
5. monöcisch (einhäusig), ♀♂: ein Teil der Blüten männlich, ein Teil weiblich; gemischtgeschlechtige Blüten fehlen (normal). Beispiele: Cupuliferen (Haselnuß, Erle, Hainbuche, Birke, Rotbuche, Weißbuche, Eiche, zahme Kastanie), kleine Brennessel (*Urtica urens*), Platane, Wolfsmilch, Kürbis, Gurke, Körbchenblütler (Ringelblume (*Calendula*), Huflattich), Mais, Riedgräser, Rohrkolben usw.

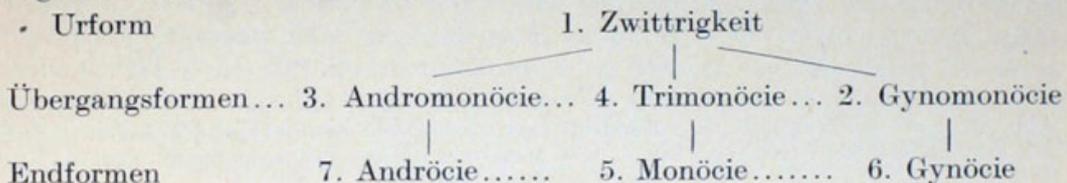
Zwei weitere Individuenformen haben uns hier eigentlich noch nicht zu beschäftigen:

6. gynöcisch (v. UEXKÜLL-GYLLENBAND 1901), ♀: alle Blüten weiblich.

7. andröcisch (v. UEXKÜLL), ♂: alle Blüten männlich,

weil sie, wenn sie echt sind, genotypisch bedingt, folglich von 1 bis 5 ganz verschieden sind und zur letzten, IV. Stufe gehören. Sie können aber außerdem dadurch vorgetäuscht werden, daß sie phänotypisch durch bestimmte Bedingungen der Umwelt (sehr schlechte Ernährung) aus stark gynomonöcischen Individuen einerseits (6) und aus stark andromonöcischen Individuen andererseits (7) entstehen, und dürfen deshalb schon hier erwähnt werden.

Den Zusammenhang der sieben Zustände der Einzelindividuen können wir in folgendem Schema darstellen:



Dabei sind durch die ausgezogenen Linien die sicheren, durch die punktierten mutmaßliche phylogenetische Zusammenhänge angedeutet.

Diese verschiedenen Zustände der Individuen können auch kombiniert bei derselben Spezies auftreten, ohne daß der gemischtgeschlechtige Charakter aufgegeben würde. Besonders häufig kommt Zwittrigkeit und Gynomonöcie zusammen vor, auch Zwittrigkeit und Andromonöcie. Als Beispiel einer seltenen Kombination sei Zwittrigkeit und Monöcie genannt. So verhält sich nach

C. SCHROETER (1887) *Scirpus caespitosus* in den Alpen, während A. SCHULZ (1892) im Riesengebirge die Ähren dieser Art gynomonöisch — unten zwittrig, oben weiblich — fand.

Die Hülle der weiblichen Blüten ist gewöhnlich unscheinbarer (kleiner) als die der zwittrigen oder männlichen (Abb. 20), und bei diesen letzteren ist

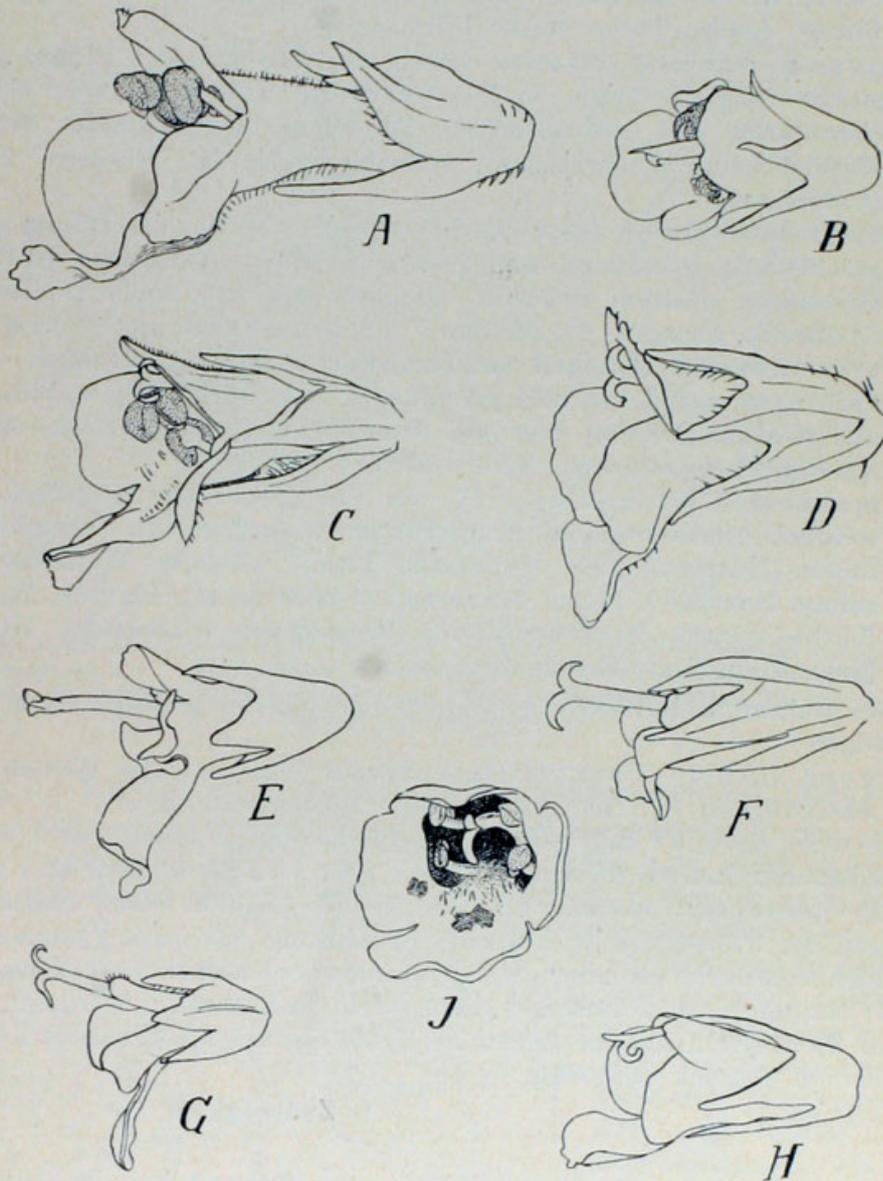


Abb. 20. *Satureia hortensis*. A großhüllige und B besonders kleinhüllige Zwitterblüte, C Blüte mit kontabeszenten Antheren, D—J echt weibliche Blüten mit verschieden großen Kronen. Etwa 8×

sie wieder eher kleiner als bei den zwittrigen, nicht etwa noch größer. Doch kommt auch vor, daß die weiblichen Blüten größer sind als die männlichen, so in sehr auffallender Weise bei der einhäusigen *Akebia quinata* (Abb. 18). Wir sprechen dann von sexuellem Dimorphismus (mit GOEBEL 1910) oder von sekundären Geschlechtsmerkmalen, wenn wir diese Bezeichnung nicht für die Unterschiede zwischen getrenntgeschlechtigen Individuen beschränken wollen.

Jedenfalls können sich bei den verschiedengeschlechtigen Blüten desselben gemischtgeschlechtigen Individuum, z. B. bei den gynomonöcischen Stöcken der *Satureia hortensis*, dieselben Unterschiede zeigen, die für die Blüten verschiedengeschlechtiger Individuen — bei unserem Beispiel der gynomonöcischen und der weiblichen — bezeichnend sind, und die man dort sicher sekundäre Geschlechtsmerkmale nennen wird.<sup>1)</sup>

Manchmal ist der Zusammenhang zwischen der Ausbildung der Staubblätter und der Blütenblätter in derselben Blüte sichtbar, wenn sie taugliche und untaugliche Staubblätter enthält, z. B. bei *Geranium pratense* (Abb. 21).

Wenn zweierlei (oder gar dreierlei) Blüten auf demselben Individuum vorkommen, so kann ihr Zahlenverhältnis von Pflanze zu Pflanze sehr verschieden

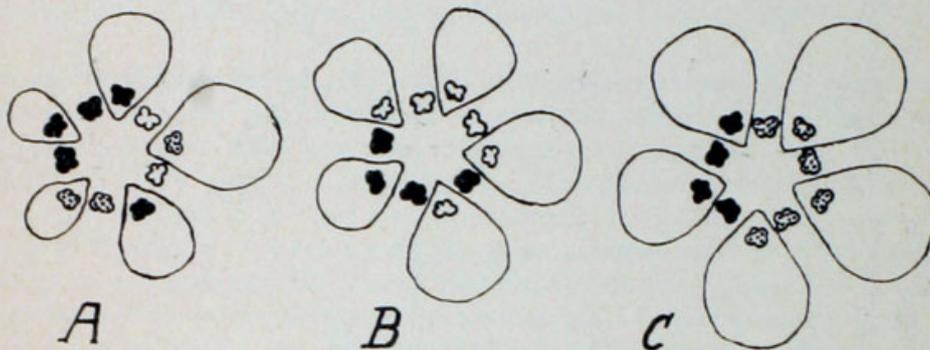


Abb. 21. *Geranium pratense*, Blüten gynomonöcischer Stöcke, den Zusammenhang der Ausbildung der Blumenblätter mit dem Fehlschlagen der Antheren zeigend. Die untauglichen Antheren punktiert bis schwarz, je nach dem Grade der Rückbildung. Natürl. Größe. (CORRENS 1907)

sein. Bei Gynomonöcisten und Andromonöcisten gibt es offenbar Sippen, die erblich stärker oder schwächer dazu veranlagt sind, neben den zwittrigen die eingeschlechtigen Blüten hervorzubringen.

Aber auch da, wo solche erblichen Unterschiede zwischen den Individuen wegfallen, kann sich das Zahlenverhältnis der verschiedenen Blüten ganz verschieden gestalten.

Betrachten wir zunächst einige monöcische Pflanzen. Hier ist das Verhältnis manchmal auffallend fest bestimmt. Ein gutes Beispiel bietet *Begonia Wallichiana* nach IRMSCHER (1924). Der Blütenstand ist ein Wickel, der immer aus vier Blüten besteht. Die drei ersten sind männlich, die letzte ist weiblich. Nur sehr selten ist außer der vierten auch noch die dritte Blüte weiblich; sie ist dann zwar physiologisch tauglich, aber sonst nicht in allen Punkten normal (Abb. 22). Ähnliches kommt bei Gräsern vor. So ist bei *Hordeum (vulgare) distichum* das Mittelährchen zwittrig, die beiden Seitenährchen sind männlich. Bei *Holcus* ist die untere Blüte im Ährchen zwittrig, die obere meist männlich, bei *Arrhenatherum avenaceum* die untere Blüte männlich, die obere zwittrig. Bei manchen Kürbisgewächsen, z. B. bei *Cyclanthera*, steht neben jeder Rispe mit ihren mehr oder weniger zahlreichen männlichen Blüten je eine weibliche (Primar-)Blüte.

1) Nach UEBERFELD (1925) haben in der Familie der Restiaceen bei den einen Gattungen (Beispiel *Restio*) die Weibchen eine kräftiger und mächtiger entwickelte Blütenhülle als die Männchen, bei anderen (Beispiel *Hypodiscus*) ist es umgekehrt, und bei dritten endlich (Beispiel *Leptocarpus*) ist kein wesentlicher Unterschied vorhanden.

In anderen Fällen von Monöcie ist das Zahlenverhältnis der beiderlei Blüten dagegen in hohem Grad von den äußeren Bedingungen abhängig. Die ersten sorgfältigen Versuche hat — nach einigen ungenügenden Angaben TH. A. KNIGHTS (1819) — F. HEYER (1884) mit Kürbis und Gurke angestellt. Sie sollen deshalb hier angeführt werden.

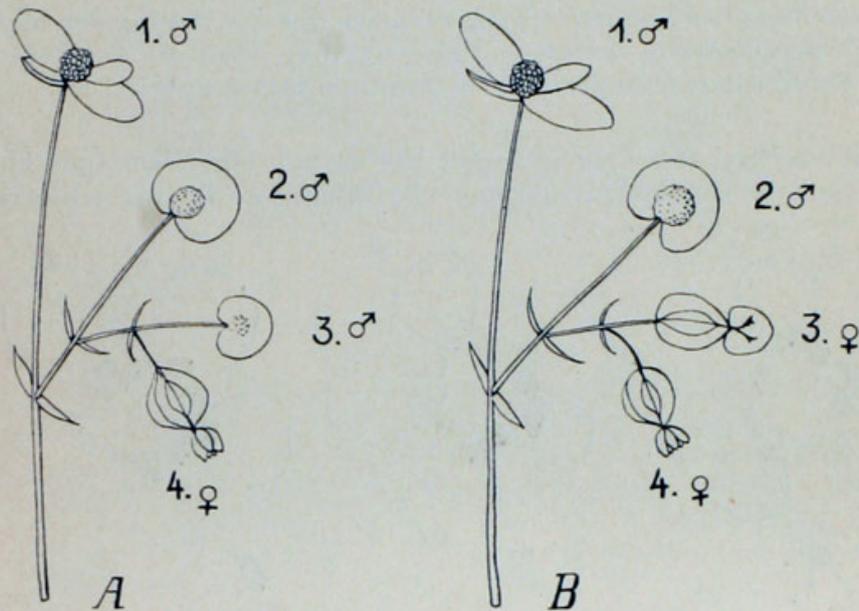


Abb. 22. *Begonia Wallichiana*. A Blütenwickel normal, mit den ersten drei männlichen und der vierten weiblichen Blüte; B Ausnahmefall, die ersten zwei Blüten männlich, die dritte und vierte weiblich. (Nach IRMSCHER, 1924)

Zunächst zeigte HEYER für den Kürbis, daß unter möglichst gleichen äußeren Bedingungen (Sandboden) das Verhältnis der weiblichen zu den männlichen Blüten bei den verschiedenen Pflanzen merklich verschieden ausfallen kann.

Tabelle 2

Verteilung der männlichen und weiblichen Blüten bei zwölf Pflanzen von *Cucurbita*. (Nach F. HEYER, 1884, S. 62, etwas geändert)

Vers.- Pfl.	Zahl der Blüten	davon		Vers.- Pfl.	Zahl der Blüten	davon		Vers.- Pfl.	Zahl der Blüten	davon		
		♂	in %			♂	in %			♂	in %	
1	213	191	90,1	5	185	154	83,2	9	183	149	81,4	
2	177	149	84,2	6	139	103	74,1	10	253	201	79,5	
3	172	144	83,7	7	256	221	86,3	11	219	208	94,98	
4	282	259	91,8	8	51	49	96,1	12	122	112	91,8	
									zus.	2251	1940	86,2

Ob daran genetische Unterschiede Schuld waren oder nur die Unmöglichkeit, wirklich ganz gleiche Entwicklungsbedingungen herzustellen, oder beides zugleich, muß dahingestellt bleiben.

HEYER wies dann ferner nach, daß sich die Verhältniszahl der zweierlei Blüten mit der Ernährung der Pflanzen ändert: je besser die Kulturbedingungen sind, desto größer wird die relative Zahl der weiblichen Blüten, was teleologisch ja verständlich ist.

Tabelle 3

Verteilung der männlichen und weiblichen Blüten bei Gurke und Kürbis unter verschiedenen Kulturbedingungen. (Nach F. HEYER, 1884, S. 66, etw. geänd.)

Standort	Gurke Nr. II					Kürbis Nr. III				
	Zahl der Vers.-Pflanz.	Zahl der Blüten	auf eine Pflanz.	davon		Zahl der Vers.-Pflanz.	Zahl der Blüt.	auf eine Pflanz.	davon	
				♂	in %				♂	in %
Warmhaus . .	10	554	55,4	370	66,8	6	111	18,5	79	71,2
Gartenboden .	17	912	53,7	739	81,0	8	1064	133,0	813	76,4
Sandboden . .	22	642	29,2	557	86,8	13	1842	141,7	1484	80,6

Aus neuerer Zeit seien die Untersuchungen von W. RIEDE am Mais (1922) und an der Birke und einigen andern Monöcisten (1925) angeführt.

Trägt die Pflanze neben zwittrigen auch eingeschlechtige Blüten, liegt also Gynomonöcie oder Andromonöcie vor, so hängt das Zahlenverhältnis der beiderlei Blüten teils von der erblichen Veranlagung, teils von äußeren Einflüssen ab. Bei manchen Objekten — *Plantago lanceolata* (CORRENS 1908), *Sileneen* usw. — sind sicher bei ein- und derselben Spezies genotypische Unterschiede vorhanden. Doch erschwert die ganz ausgesprochene Abhängigkeit des Phaenotypus von äußeren Einflüssen das Erkennen der Sippen außerordentlich, weil die Abänderungsspielräume der einzelnen weit übereinander greifen. Dazu sind die Schwankungen der äußeren Einflüsse oft kaum nachweisbar und doch sehr wirksam. Das soll an der folgenden kleinen Tabelle gezeigt werden, die für ein und dasselbe gynomonöcische, eingetopfte Individuum des *Dianthus silvestris* (aus dem Engadin) angibt, wie viel Antheren in den Blüten, die während sieben aufeinanderfolgenden Jahren gebildet wurden, normal waren. Außerdem ist für jedes Jahr ein „Kennwert“ angegeben, das heißt die Zahl tauglicher Antheren, die durchschnittlich auf eine Blüte kommt. Der größte mögliche Kennwert ist natürlich 10; je nach dem Jahr schwankt der beobachtete, wie man sieht, zwischen 0 und 6.

Tabelle 4

Jährliche Schwankungen im Grad der Gynomonöcie bei demselben Exemplar des *Dianthus silvestris*

Jahr	Zahl der Blüten	Klassen nach der Antherenzahl										Kennwert	
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9		10
1915	11	10									1		0,82
1916	9	3	1		1							4	4,89
1917	31	9	2	1				1		2	3	13	5,96
1918	16	16											0,0
1919	30	27				1						2	0,8
1920	25	14	1	1	1			1		1		6	3,20
1921	12	3	1		1				1		3	3	5,67
In Proz.	100	82	5	2	3	1		2	1	3	7	28	3,40
		61,2	3,7	1,5	2,2	0,7		1,5	0,7	2,2	5,2	20,1	

Wie bei den echten monöcischen Pflanzen ist auch bei den gynomonöcischen und andromonöcischen die Stellung der verschiedenartigen Blüten nicht willkürlich, sondern mehr oder weniger fest bestimmt. Im allgemeinen stellen die eingeschlechtigen Blüten gewiß geringere Anforderungen an die Versorgung mit

Nährstoffen und stehen deshalb an den schlechter ernährten Stellen. Nur kann man, selbst wenn der morphologische Aufbau bekannt ist, auch hier nicht von vornherein sagen, welches diese Stellen sind. Mit dem Vorrücken der Blütezeit nimmt z. B. bei *Satureia hortensis* die Zahl der weiblichen Blüten immer mehr zu, bei *Geranium silvaticum* dagegen bis fast zum Schluß immer mehr ab. Das sei noch etwas ausführlicher gezeigt (CORRENS 1907, 1908).

Abb. 23 bringt für *Satureia* vier Kurven als das Ergebnis einer Untersuchung, bei der an zehn Tagen, mit je einer Woche Abstand, die Blüten von 390 gynomon-

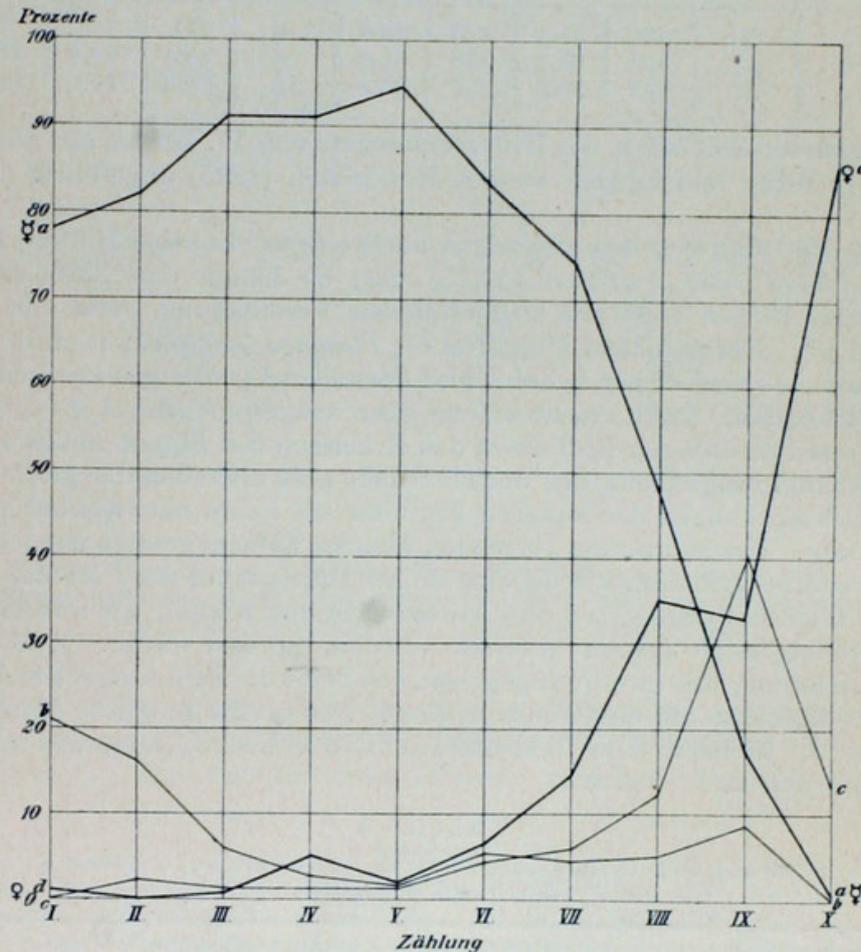


Abb. 23. *Satureia hortensis*. Kurven der viererlei Blütenklassen der gynomonöcischen Individuen, von Ende Juni bis Anfang September, nach den Prozentzahlen (für die bei jeder Zählung überhaupt gefundenen Blüten berechnet) konstruiert. a reine Zwitterblüten, b Zwitterblüten mit teilweise verkümmerten Staubgefäßen, c Zwitterblüten mit lauter kontabeszenten Staubgefäßen, d echte weibliche Blüten. (CORRENS 1907)

öcischen Pflanzen aufgenommen wurden (insgesamt mehr als 20000). Sie waren in den vier Klassen untergebracht worden, die in der Erklärung der Abbildung angegeben sind; es genügt aber hier die beiden Kurven der völlig zwittrigen (a) und der völlig weiblichen (d) zu vergleichen. Wie die Blüten über die einzelnen Pflanzen verteilt stehen, lehrt der schematische Aufriß eines schwachen Individuum, bei dem jede sich öffnende Blüte untersucht und in ihrer Stellung festgelegt wurde (Abb. 24). Man sieht, wie die später angelegten Blüten, in den einzelnen Wickeln und an der ganzen Pflanze, weiblich sind.

Als Gegensatz dazu seien in Abb. 25 Kurven für drei gynomonöcische Stöcke des *Geranium silvaticum* wiedergegeben. Sie bringen, in Prozenten, die

untauglichen Staubgefäße, die an meist direkt aufeinanderfolgenden Tagen bei allen Blüten während der ganzen Blütezeit beobachtet wurden. (Die Prozentzahl wurde natürlich so bestimmt: Die Zahl der Staubgefäße, die bei den Blüten, welche sich an dem Tage geöffnet hatten, möglich war, wurde gleich 100 gesetzt und darauf die Zahl der ausgezählten untauglichen Antheren bezogen. Am 17. Mai waren z. B. bei Pflanze A 17 Blüten offen mit 0, 2, 0, 2, 3, 3, 4, 1, 2, 2, 0, 4, 0, 2, 5, 1, 5, zusammen 36 tauglichen Antheren statt 170, was 79% untaugliche ausmachte). Die als Abb. 26 wiedergegebenen Aufrisse derselben Pflanzen, einer von A, einer von B, zeigen dementsprechend, wie in den aufeinanderfolgenden, mit römischen Ziffern bezeichneten Stockwerken die Zahl der tauglichen Staubgefäße zunimmt. Die Blüten stehen zu zweien, die eine terminal, die andere seitlich; fast ausnahmslos hat diese (später aufblühende) Seitenblüte mehr taugliche Staubgefäße als die Hauptblüte, wenn ein Unterschied zwischen den beiden vorhanden ist.

Bei den andromonöischen Pflanzen läßt sich ebenfalls eine bestimmte Stellung der zwittrigen und männlichen Blüten, wieder mit spezifischen Unterschieden, nachweisen. So hat A. SCHULZ (1888) für *Galium Cruciatum* gezeigt, daß die ersten Blüten der beiden seitlichen Blütenstände in den Blattachseln der Stengelmittle zwittrig, die folgenden männ-

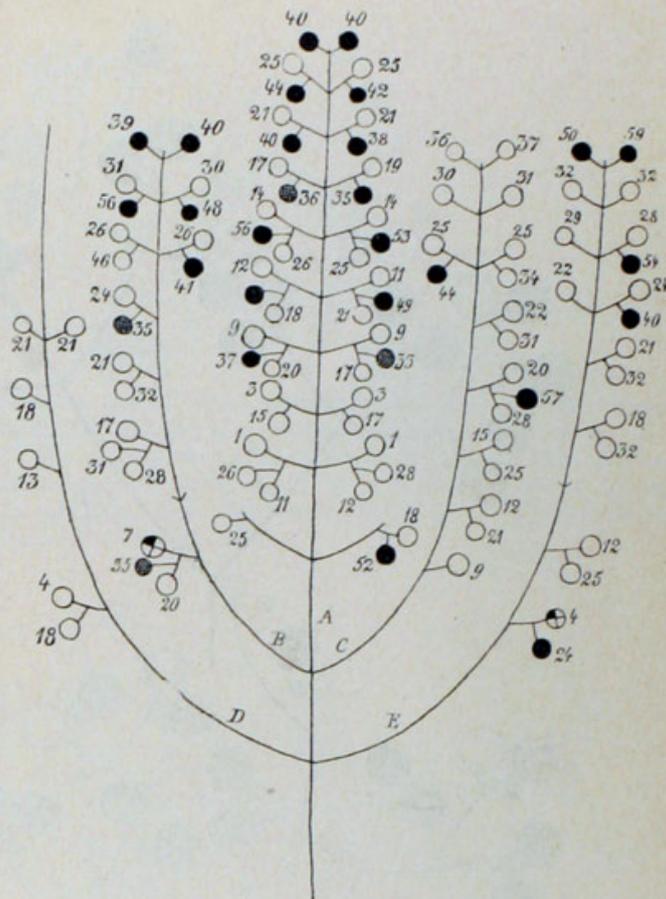


Abb. 24. *Satureia hortensis*. Aufriß einer schwachen, gynomonöischen Pflanze. Die rein zwittrigen Blüten sind durch weiße, die rein weiblichen durch schwarze Scheibchen wiedergegeben, Blüten mit kontabeszenten Antheren durch schraffierte. (CORRENS 1907)

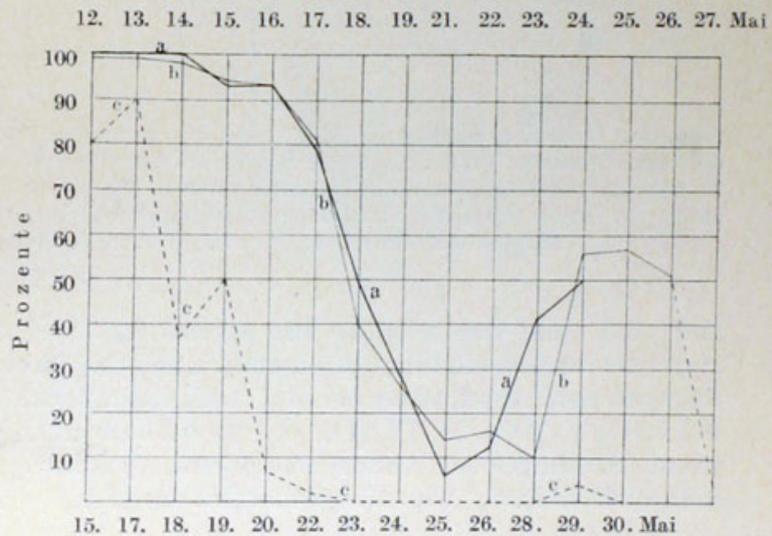


Abb. 25. *Geranium silvaticum*. Kurve der untauglichen Staubgefäße: a, b von den stark gynomonöischen Stöcken A und B, c von dem schwach gynomonöischen Stock C. Oben beziehen sich die Datangaben auf A und B, unten auf C. (CORRENS 1908)

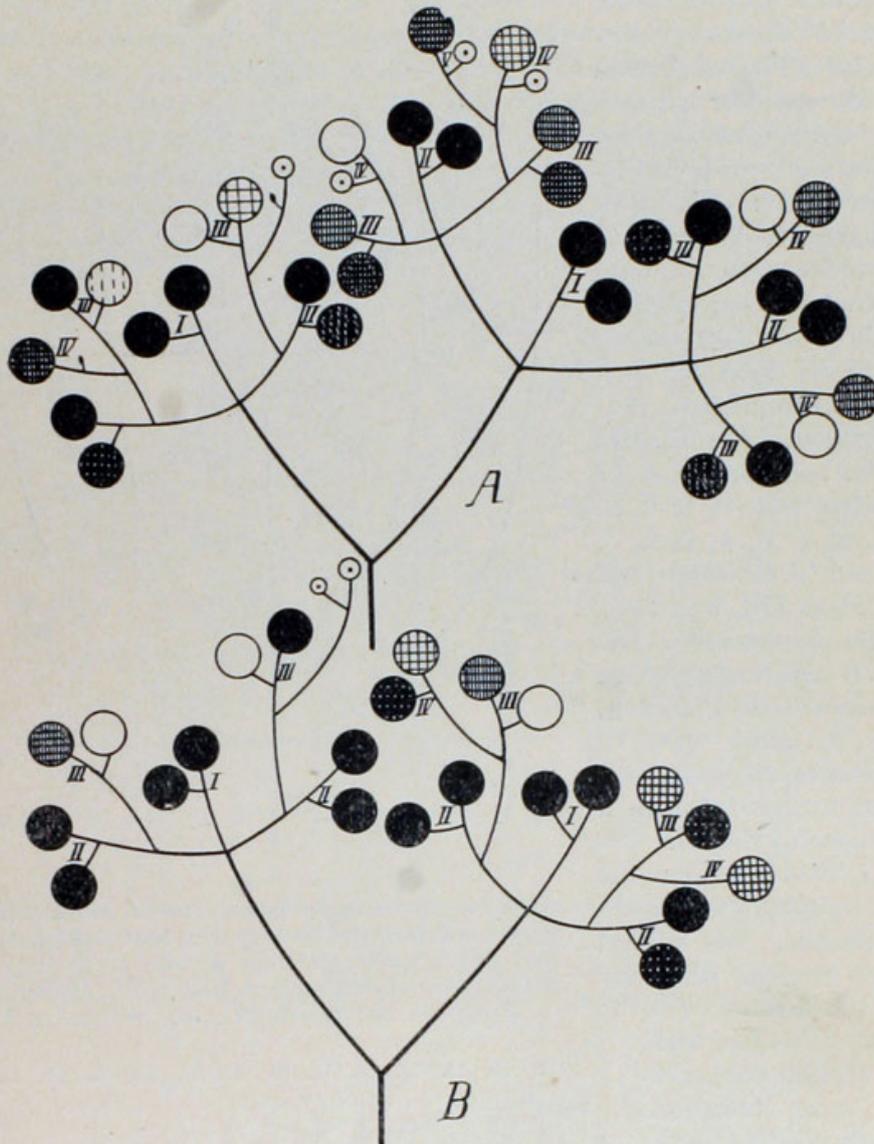


Abb. 26. *Geranium silvaticum*, A, B. Aufrisse blühender Sprosse von zwei stark gynomonöischen Pflanzen. Rein zwittrige Blüten sind durch weiße, rein weibliche durch schwarze Scheibchen wiedergegeben, die Zwischenstufen durch Scheibchen, die um so stärker schraffiert sind, je weniger taugliche Staubblätter vorhanden waren. Die römischen Zahlen geben die Etagen der Blütenstände an. (CORRENS 1908, etwas geändert)

lich sind, und der mittlere Blütenstand ganz männlich (Abb. 27). Auch bei *Asperula taurina* sind die ersten Blüten zwittrig (Abb. 28). Bei *Geum intermedium* dagegen sind, wenigstens bei den stark männlichen Pflanzen, die ersten Blüten männlich (Abb. 28, IV, V). Es ist deshalb auch nicht weiter verwunderlich, wenn Sämlinge der andromonöischen *Aesculus Hippocastanum* zuerst rein männlich blühen, wie H. HOFFMANN angibt.

Neben der erblichen Veranlagung haben auf den Grad der Gynomonöie die äußeren Bedingungen einen großen Einfluß. Als Belege seien wieder einige Versuche mit *Satureia hortensis* in Tabellenform und als Kurven wiedergegeben (Abb. 30 bis 34).

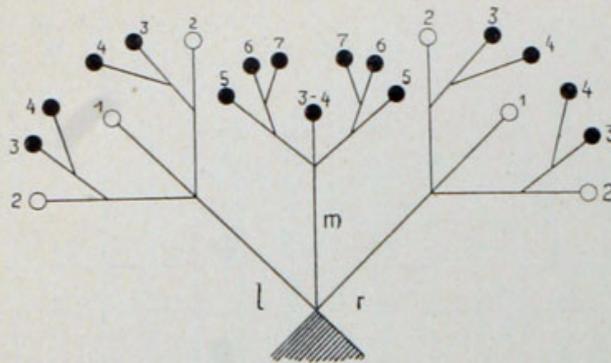


Abb. 27. *Galium Cruciatum*, andromonöisch. Aufriß eines blattachselständigen Blütenstandes. Zuerst entwickeln sich die beiden seitlichen Zweige l, r, dann der mittlere Sproß m. Die zwittrigen Blüten sind durch weiße, die männlichen durch schwarze Scheibchen wiedergegeben; von den Blüten der Seitenschraubeln sind der Übersichtlichkeit wegen immer nur drei gezeichnet, die weiteren sind alle männlich. Die Zahlen bedeuten die Aufblühfolge. (Nach A. SCHULZ, 1888)

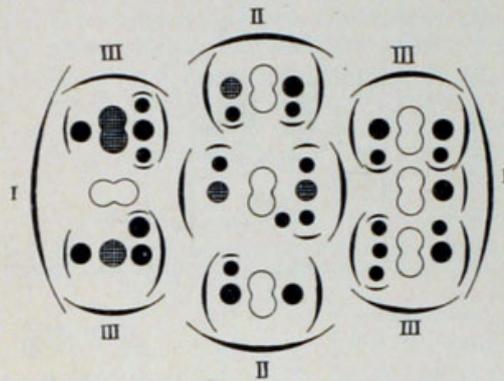


Abb. 28. *Asperula taurina*. Grundriß eines andromonöischen Blütenstandes. Weiß die zweiknopfigen Fruchtknoten der Zwitterblüten, schwarz die rückgebildeten Fruchtknoten der männlichen Blüten, schraffiert die Fruchtknoten, deren Verhalten unsicher war.

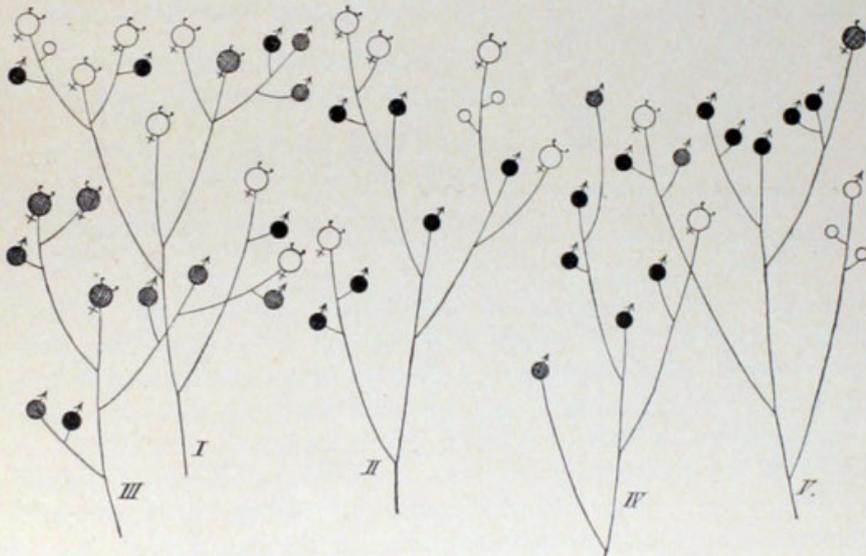


Abb. 29. *Geum intermedium*. Aufrisse andromonöischer Blütenstände, I bis III noch stark zwittrig, IV, V stark männlich. Die zwittrigen Blüten sind durch weiße, die männlichen durch schwarze Scheibchen wiedergegeben; Blüten, in denen nur ein Teil der Fruchtblätter tauglich war, oder die ein stärker ausgebildetes, immerhin untaugliches Gynäceum besaßen, sind durch schraffierte Scheibchen bezeichnet. (CORRENS 1907)

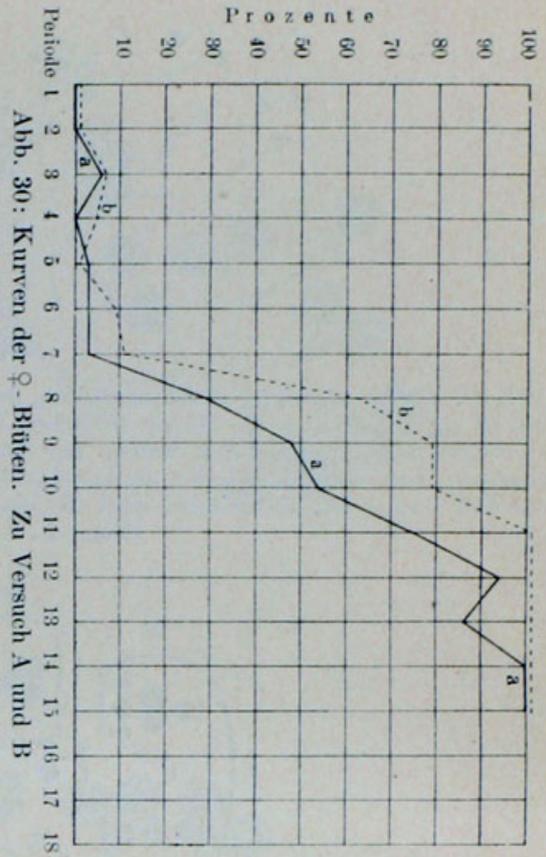


Abb. 30: Kurven der ♀-Blüten. Zu Versuch A und B

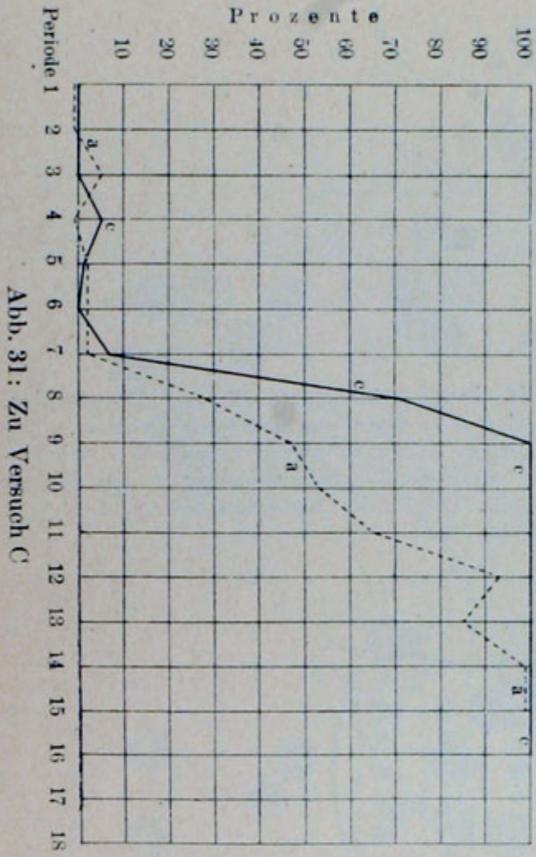


Abb. 31: Zu Versuch C

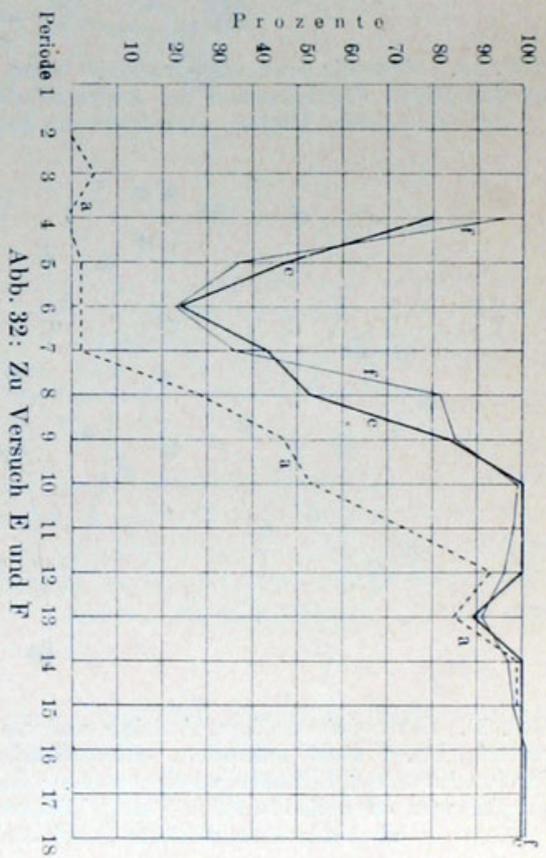


Abb. 32: Zu Versuch E und F

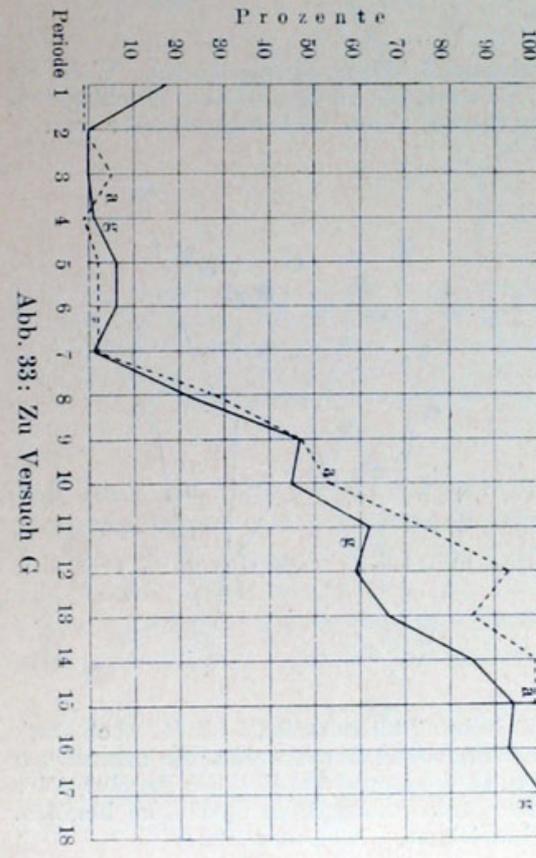


Abb. 33: Zu Versuch G

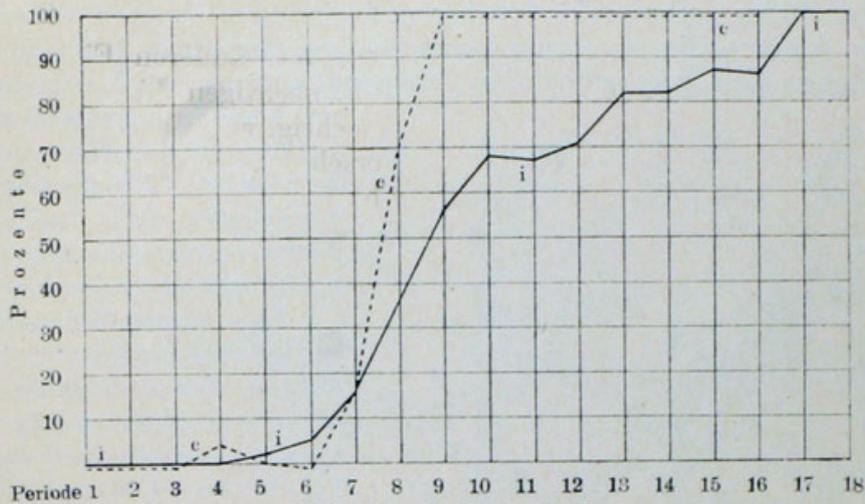


Abb. 34: Zu Versuch J

Abb. 30 bis 34. *Satureia hortensis*. Kurven, die den Einfluß der Außenbedingungen auf die Bildung weiblicher Blüten bei gynomonöcischen Individuen zeigen. Sie geben an, wieviel Prozent der vorhandenen Blüten richtig weiblich gefunden wurden. Die Pflanzen wurden täglich untersucht, und dann je fünf Tage zusammengefaßt, als eine Periode; nur die erste umfaßte sechs, die letzte sieben Tage. Die einzelnen Kurven entsprechen den Versuchen der Tabelle 5; 30 = A und B, 31 = C, 32 = E und F, 33 = G, 34 = J. Zum Vergleich ist die Kurve für A immer wiederholt, nur bei Abb. 34 statt dessen c.

Tabelle 5

*Satureia hortensis*, je vier gynomonöcische Individuen (CORRENS, 1908)

Äußere Bedingungen	Gesamtzahl der Blüten	echt weibliche Blüten in Prozent	Zahl der Pflanzen
A. Komposterde, großer Topf, volle Beleuchtung	1187	14,2	4
B. Wie A, aber einige Male mit 0,5% Monokaliumphosphat gegossen	441	22,9	1
C. Wenig Erde und viel Sand, kleiner Topf, volle Beleuchtung	378	27,2	4
E. Wenig Erde und viel Sand, stark herabgesetzte Beleuchtung, schon lange vor Beginn der Blüte und bis zum Schluß	339	76,1	4
F. Wie E, aber vom 14. S. an in voller Beleuchtung	465	78,1	4
G. Wie A, aber alle Blüten bald nach dem Öffnen weggeschnitten	3102	33,1	4
J. Wie C, nur alle Blüten bald nach dem Öffnen weggeschnitten	757	40,7	4

Man sieht, wie von der Ernährung im weitesten Sinne (dem Boden, der Beleuchtung, der Konkurrenz um die Nährstoffe an der Pflanze selbst) die Zahl der rein weiblichen Blüten verändert wird (CORRENS 1908). Auf den ersten Blick wird überraschen, daß die Verhinderung des Fruchtansatzes durch Entfernung der offenen Blüten eine Zunahme der weiblichen Blüten veranlaßt; es zeigt das, daß der Zustrom von Nährstoffen zu den sich entwickelnden Früchten bei der Rückbildung der Staubgefäße nur eine Teilrolle spielt.

Über das andromonöcische *Veratrum nigrum* hat jüngst LEWITZKY eine experimentelle Untersuchung veröffentlicht (1925), in der er auch den Zusammenhang zwischen schlechter Ernährung und Zunahme der eingeschlechtigen, hier männlichen Blüten, den schon H. MÜLLER und A. SCHULZ vermutet hatten, nachgewiesen hat.

Ist das Objekt sehr reaktionsfähig und sind die äußeren Einwirkungen extrem, so können die genotypisch gemischtgeschlechtigen Individuen, ganz oder für längere Zeit, phaenotypisch eingeschlechtig, weiblich oder männlich,

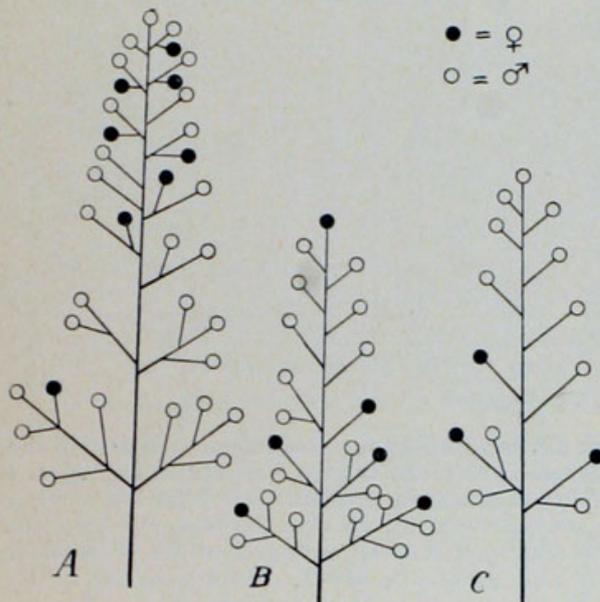


Abb. 35. *Acer Pseudoplatanus*, einhäusige Blütenstände, A von einem Baum, bei dem die ersten Blüten männlich, die späteren zum Teil weiblich waren, B, C von einem andern Baum, bei dem die ersten Blüten zum Teil weiblich, zum Teil männlich, die späteren männlich waren. (Nach WITTRÖCK)

erscheinen. Das muß dort, wo bei derselben Spezies auch genotypische eingeschlechtigkeits vorkommt, z. B. bei *Satureia hortensis*, die genetischen Untersuchungen besonders erschweren. Ist in diesen Fällen die gegenseitige Stellung der verschiedenen Blüten eine bestimmte und bei allen Individuen der Spezies die gleiche — wenn wir von quantitativen Unterschieden absehen —, so kann sie bei anderen Arten von Individuum zu Individuum wechseln; ja die zweierlei Blüten können ihre Stellung geradezu vertauschen. Das ist in der Gattung *Acer* bei *A. Pseudoplatanus* der Fall. WITTRÖCK (1886) untersuchte zwei Exemplare; bei dem einen waren die ersten Blüten jeder Infloreszenz weiblich, die späteren männlich, bei dem andern umgekehrt die ersten männlich und die späteren weiblich (Abb. 35). Ganz ähnlich verhalten sich die gemischtgeschlechtigen Individuen bei *Acer platanoides*, nach WITTRÖCK und auch nach A. SCHULZ (Abb. 76, S. 125).

Wie nun auch die Staubblätter und Fruchtblätter über die gemischtgeschlechtige Pflanze verteilt sein mögen, die Nachkommenschaft hängt in ihrem geschlechtlichen Verhalten nie davon ab, aus welcher Art Blüte die Samen stammen, und welche Art Blüte den Pollen geliefert hat. Die Bestimmung der Einzelblüte ist ja stets nur phaenotypisch, nie genotypisch. Vererbt wird nur die Verteilung der Staubblätter und Fruchtblätter.

Experimentell können wir das durch die Aussaat der getrennt geernteten Samen, bei Gynomonöcisten als derjenigen aus zwittrigen und weiblichen Blüten, beweisen. Sie gibt die gleiche Nachkommenschaft (CORRENS 1906). — Bei der trimonöcischen *Dimorphotheca pluvialis* (Abb. 36) sind in jedem Blütenköpfchen die Randblüten weiblich, dann folgt nach innen ein breiter Ring zwittriger Röhrenblüten, und zu innerst kommen ebenfalls röhrlige Blüten, die aber, trotz ihres äußerlich gut ausgebildeten Fruchtknotens, männlich sind. Die Embryonen können also von viererlei Herkunft sein:

1. ♀+♀
2. ♀+♂
3. ♂+♂
4. ♀+♂,

die Nachkommenschaft ist aber stets die gleiche, wieder trimonöcisch. Die Früchtchen der weiblichen und zwittrigen Blüten sind nach ihrem Aussehen sicher trennbar, und da die Pflanze selbststeril (oder fast selbststeril) ist, werden nicht nur die weiblichen, sondern auch die zwittrigen Blüten mit fremdem Pollen

bestäubt, der ebensowohl aus männlichen wie aus zwittrigen Blüten stammen wird. Eigentlich ist das Experiment aber gar nicht nötig; die Natur macht es ja fortwährend im größten Maßstab. Alle die vielen Kompositen mit weiblichen Randblüten und zwittrigen Scheibenblüten im Köpfchen lehren ohne weiteres dasselbe; Rand- und Scheibenfrüchte geben die gleiche Nachkommenschaft (A. WIEGAND 1874, S. 417).<sup>1)</sup> Das gleiche zeigt das Verhalten der andromonöischen Sippen des *Hordeum sativum* oder das der heterokarpen *Atriplex*-Arten (*A. nitens*, *A. hortensis*). Wenn hier — als Ausnahme — die Nachkommen, die aus weiblichen Blüten und großen, hellbraunen Früchtchen hervorgegangen sind, zunächst stets größer sind, als die aus zwittrigen Blüten und kleinen schwarzen Früchtchen ent-

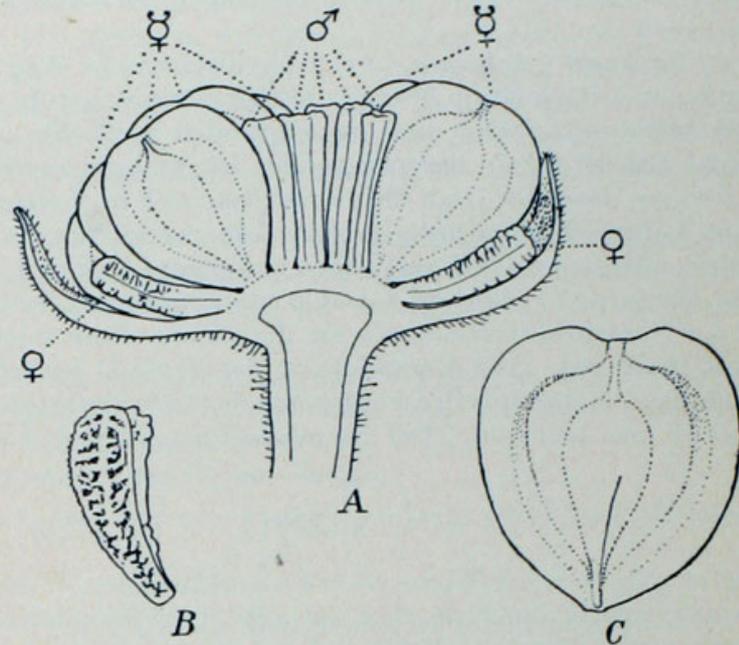


Abb. 36. *Dimorphotheeca pluvialis*. A fast reifes Fruchtköpfchen im Längsschnitt. ♀ Früchte der weiblichen Randblüten, ♂ Früchte der zwittrigen Scheibenblüten, ♂ vertrocknete (untaugliche) Fruchtknoten der männlichen Scheibenblüten, 4×. C reife Frucht einer weiblichen Randblüte, C reife Frucht einer zwittrigen Scheibenblüte, 7,5×. (CORRENS 1907)

standenenen, so gleicht sich der Unterschied später aus und hängt wohl mit der ungleichen Größe der Früchtchen zusammen (BAAR 1913).

### Zusammenfassung für Stufe III

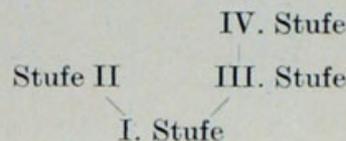
Bezeichnen wir wieder mit A den Genkomplex, der für die Staubblätter nötig ist, mit G jenen für die Fruchtblätter und mit Z das Gen oder die Gene, die die Stellen bestimmen, wo A und G entfaltet werden, so haben wir als Formel für die diploide Phase AGZAGZ und für die haploide AGZ, sowohl für die Pollenkörner als für die Embryosäcke. Die Formeln sind die gleichen wie für die Stufe I, nur daß die Komplexe A, G und Z viel reicher geworden sind. Auch die Art der Geschlechtsbestimmung ist die gleiche, phaenotypische.

Daß das „Z“ mendelnde Gene vertritt (oder doch vertreten kann), lehren die Hauptsippen der Gerste (*Hordeum sativum*). Hier stehen an jedem Spindel-ausschnitt der Ähre drei einblütige Ährchen beisammen. Bei den *vulgare*-Sippen sind alle drei zwittrig und gleich ausgebildet, bei den *intermedium*-Sippen ebenfalls alle drei zwittrig, die seitlichen aber kleiner und nicht immer fruchtbar. Bei den *distichum*-Sippen ist nur das mittlere Ährchen zwittrig und fertil, die seitlichen sind männlich, die Individuen also andromonöisch. Bei den *deficiens*-

1) Liegt eine Population, gemischt aus reichstrahligen und armstrahligen Sippen als Ausgangsmaterial vor, so muß natürlich die Auswahl der Randfrüchte ein anderes Resultat geben, als die der Scheibenfrüchte, wenn mit der Zahl der Randblüten nicht auch die der fruchtbaren Scheibenblüten im selben Verhältnis wächst.

Sippen endlich sind die Mittelährchen zwittrig, die seitlichen geschlechtslos. Wie verschiedene Experimentatoren gezeigt haben, liegen der verschiedenen Ausbildung der Ährchen Gene zugrunde, die mendeln, wenn auch zum Teil in komplizierterer Weise. (Letzte Zusammenfassung von GILLIS, 1926.)

Man kann sich fragen, ob der phylogenetische Weg von der ersten (*Funaria*-) Stufe zur dritten Stufe über die zweite (*Bryum*-) Stufe geführt hat, wie das z. B. STRASBURGER annahm und zu begründen versuchte, oder ob die dritte Stufe direkt aus der ersten hervorgegangen ist, und die zweite einen blind endigenden Seitenweg darstellt. (Daß die vierte Stufe sich nach oben an die dritte anschließt, kann keinem Zweifel unterliegen.) Die zweite Annahme enthebt uns der kaum lösbaren Aufgabe, Auskunft geben zu müssen über den Verbleib der Realisatoren und der genotypischen Geschlechtsbestimmung durch die Reduktionsteilung in der Sporenmutterzelle, wie sie die zweite Stufe zeigt. Auf der dritten Stufe fehlt ja all das. Die Einschiebung der Stufe II zwischen die Stufen I und III kann das Verständnis der Phylogenie der Geschlechterbildung bei den Stufen III und IV nur hemmen. Der Stammbaum muß vielmehr so aussehen:



Im übrigen bleibt es sich gleich, ob wir mit GOEBEL die Moose von den übrigen Kormophyten ausschließen oder sie mit ihnen vereinigen. Die Stufe I ist uns ja auch bei sicheren Kormophyten, den isosporen Gefäßkryptogamen, erhalten. Trotzdem sind uns die Moose sehr wichtig, schon allein deshalb, weil man mit der Regeneration so nahe an die Spermatozoen und Eizellen heran kann, wie es sonst nicht möglich ist.

#### IV. Stufe

### Getrenntgeschlechtige Blütenpflanzen (*Populus*-Typus)

Getrenntgeschlechtigkeit der diploiden Phase, also Ausbildung von zweierlei Individuen, männlichen und weiblichen, wird schon für einzelne heterospore Farngewächse angegeben. Bei *Isoetes Butleri* ENGELM. sollen die einen Individuen nur Macrosporophylle, die anderen nur Microsporophylle bilden (während bei den meisten anderen *Isoetes*-Arten das Individuum alljährlich zunächst Macrosporophylle und dann Microsporophylle, zuletzt sterile Blätter hervorbringt). Es liegen jedoch keinerlei genetische Untersuchungen darüber vor.

Bei den Blütenpflanzen treten getrenntgeschlechtige Arten in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen auf. Bald fehlen sie in großen Familien ganz (Cruciferen, Papilionaceen, Primulaceen, Labiaten) oder treten höchstens ganz vereinzelt auf (z. B. bei den Umbelliferen: *Trinia*, *Arctopus* und einige wenige Gattungen), bald gehören alle (oder fast alle) Vertreter einer Familie hierher (Salicaceen, Dioscoreaceen). Die Geschlechtertrennung muß sich also oft aufs neue eingestellt haben, selbst in einer Familie kann sie mehrfach, unabhängig voneinander (z. B. bei den Körbchenblütlern bei *Antennaria*, *Petasites*, *Cirsium arvense* und *Serratula tinctoria*, *Baccharis* usw.) eingetreten sein. Kommt in der Verwandtschaft Monöcie vor, so wird man diese als Vorstufe vermuten

(etwa bei *Negundo* neben den monoecischen *Acer*-Arten, bei *Urtica dioica* neben *Urtica urens*, *pilulifera* usw.).

Wir versuchen zu unterscheiden zunächst zwischen den echten Diöcisten, bei denen unter normalen Bedingungen, wenigstens für gewöhnlich, die Trennung der beiden Geschlechter ganz scharf oder doch sehr scharf ist, und den Subdiöcisten, bei denen mit einer gewissen Regelmäßigkeit, wenigstens bei den Individuen des einen Geschlechtes, die Eingeschlechtigkeit nicht völlig ausgeprägt ist. Eine auch nur einigermaßen scharfe Grenze zwischen den beiden Klassen gibt es jedoch nicht.

Außerdem soll das Vorkommen sekundär gemischtgeschlechtiger Individuen neben sonst streng getrenntgeschlechtigen besonders besprochen werden (S. 79), wenn auch hier die Grenze gegen die Subdiöcisten wohl nicht ganz scharf ist.

Endlich wird das Vorkommen primär gemischtgeschlechtiger Individuen neben getrenntgeschlechtigen als Kombination von Stufe III und IV in einem besonderen Abschnitt (S. 113) besprochen werden.

Einige Beispiele mögen das deutlicher machen.

1. Bei *Bryonia dioica* haben wir rein männliche und rein weibliche Individuen, also richtige Diöcie.

2. Bei *Silene Roemerii*, *Cirsium arvense* oder *Serratula tinctoria* gibt es rein weibliche Pflanzen (wie bei 1) und männliche, die aber gewöhnlich oder oft noch mehr oder weniger zahlreiche Zwitterblüten tragen. Hier liegt also Subdiöcie vor.

3. Bei *Melandrium* treten neben scharf getrennten Individuen beider Geschlechtes (die zu 1 gehören) — als seltene Ausnahmen sekundär gemischtgeschlechtige auf.

4. Bei *Satureia hortensis* endlich sind die Individuen teils rein weiblich (wie bei dem Beispiele 1) teils primär gemischtgeschlechtig, mit zwittrigen und (phänotypisch) weiblichen Blüten.

Die Unterscheidung dieser verschiedenen Fälle scheint mir nötig, wenn sie auch — vielleicht nur zur Zeit — im Einzelfall nicht immer scharf auseinander zu halten sind.

## 1. Diöcisten im engeren Sinne

### A. Die Festigkeit der Bestimmung des Geschlechtes

Als Beispiele für scharfe Trennung der Geschlechter können wir *Bryonia dioica*<sup>1)</sup> oder *Melandrium* anführen. Wenn wir hier (bei *Melandrium*) von den verschiedenartigen Zwittern absehen, die genotypisch bedingt sind und neben den Männchen und Weibchen stehen, gibt es nur völlig (physiologisch) männliche und völlig (physiologisch) weibliche Pflanzen. Nur der Brandpilz *Ustilago violacea* ist imstande, bei einem Weibchen die Ausbildung der Antheren bis zu einem gewissen Grade zu veranlassen, um darin seine Sporen zu bilden, wobei dann der Fruchtknoten äußerlich wenig reduziert ist, aber untauglich wird (vor allem STRASBURGER 1900).<sup>2)</sup> Man vergleiche dazu Abb. 37. Die verschiedenen Sippen der *Ustilago violacea* können sich offenbar gegenüber allen Sileneen-Arten mit weiblichen Individuen so verhalten. Ich habe es wenigstens auch bei

1) Selbst hier sind aber (HY, 1881) an weiblichen Pflanzen zerstreute männliche Blüten beobachtet worden.

2) Nach HOFMANN (1881) wurde der Einfluß der *Ustilago* auf *Melandrium* von einer Miß BECKER (Atheneum 1869, 342) zuerst beobachtet.

der gynodiöcischen *Silene dichotoma* beobachtet, auf die sich Abb. 38 bezieht, und bei der diöcischen *Silene Otites* (mit *Ustilago major*), wo der Fruchtknoten fast ganz verschwindet. Selbstverständlich erfordert die Ausbildung winziger Rudimente (wie sie Abb. 41 E bei x zeigt) zu Staubgefäßen einen Zustrom von Nährstoffen; er ist aber die Folge, nicht, wie man angenommen hat, die Ursache der Geschlechtsänderung. Eher könnte man ihm die Rückbildung des Gynaeceum in den befallenen Blüten zuschreiben. Unter allen äußeren Eingriffen und Bedingungen ist sonst bisher bei *Melandrium* das Männchen und das Weibchen unverändert geblieben.<sup>1)</sup>

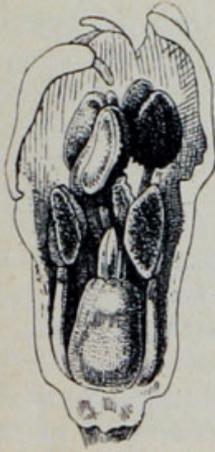


Abb. 37. *Melandrium*.  
Blüte einer weiblichen Pflanze, von *Ustilago violacea* befallen, ohne Kelch, angeschnitten um die gut entwickelten Staubblätter mit dem Sporenpulver des Pilzes und den rückgebildeten Fruchtknoten zu zeigen. 7×. (Dr. O. RÖMER gez.)

Einen zweiten, ähnlichen Fall hat ROZE (1888) für *Carex praecox* JACQ. (*C. verna* VILL., nicht *C. Schreberi* SCHRK. beschrieben. Hier traten in der männlichen Ähre Schläuche (die Utricoli der weiblichen Blüten) auf, die mit *Ustilago Caricis* infiziert waren. Es liegt nahe, anzunehmen, daß der Pilz, der in den Schläuchen seine Sporen bildet, das Auftreten der weiblichen Blüten zwischen den männlichen veranlaßt hat. Doch kommen, worauf schon STRASBURGER (1900) aufmerksam gemacht hat, in den männlichen *Carex*-Ähren nicht zu selten weibliche normale Blüten vor. (Vergl. auch H. ILTIS (1911) über Abänderungen bei *Zea Mays* durch *Ustilago Mayidis*.)

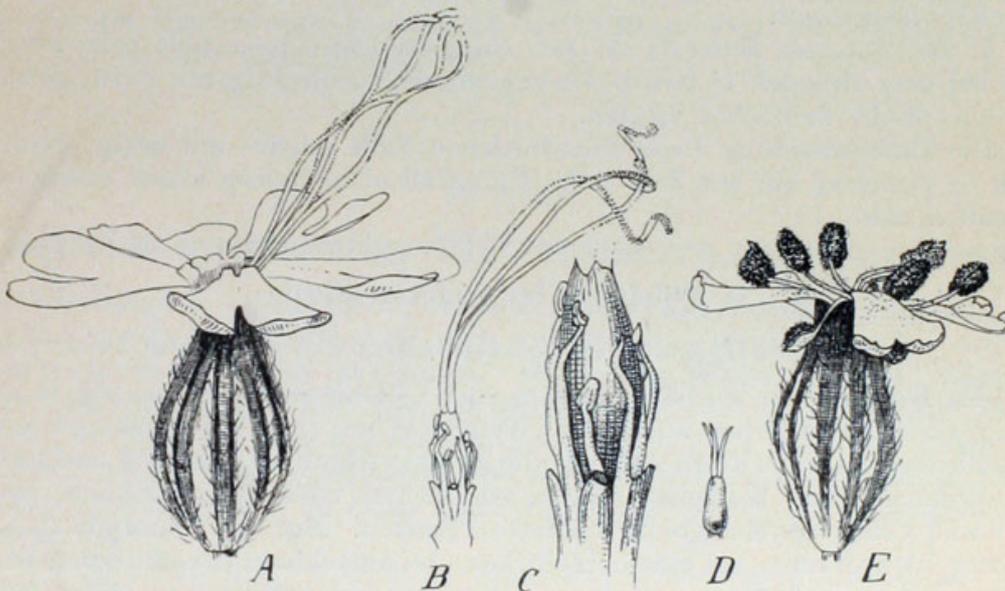


Abb. 38. *Silene dichotoma*, A Blüte einer weiblichen Pflanze, 3×; B Stempel und rudimentäre Staubblätter aus derselben, 3×; C der Fruchtknoten mit den rudimentären Staubblättern, 9×; E von der *Ustilago violacea* befallende Blüte derselben weiblichen Pflanze, die Antheren mit dem braunvioletten Sporenpulver, 3×; D der rückgebildete Fruchtknoten aus dieser Blüte, 3×

1) Hat die Wirkung der *Ustilago* auf das *Melandrium*-Weibchen eine biologische Bedeutung, indem sie ihr die Sporenbildung ermöglicht, so fällt eine solche bei dem Einfluß weg, den nach MOLLIARD (1895) *Uromyces scutellatus* auf *Euphorbia Cyparissias* hat. Bei gesunden Pflanzen ist das erste Cyathium (die erste „Blüte“ jedes Strahles der Dolde männlich, indem die zentrale weibliche Blüte unterdrückt ist; bei den vom Pilz befallenen Pflanzen wird sie entwickelt, so daß das Cyathium zwittrig wird.

Die Einflußlosigkeit der Umwelt, nachdem einmal das Geschlecht des Embryo bestimmt ist, zeigt sich auch bei vielen anderen getrenntgeschlechtigen Blütenpflanzen, die sich statt auf geschlechtlichem Wege durch Ableger und Ausläufer fortpflanzen oder vom Menschen durch Stecklinge vermehrt werden. Am bekanntesten ist wohl der Fall der *Helodea canadensis*, die sich, in weiblichen Exemplaren eingeschleppt, seit 1841 über ganz Europa verbreitet hat, oft in Massenvegetation auftritt und ihr Geschlecht beibehalten hat. Wenn in England später auch Männchen gefunden wurden, so können diese ebensogut neu eingeschleppt als durch einen Geschlechtsumschlag entstanden sein. (Die verwandte erst neuerdings eingebürgerte *Helodea densa* findet sich bei uns umgekehrt nur im männlichen Geschlecht.) Sehr bekannt ist auch, daß die Pyramidenpappel (*Populus italica*) bei uns als Chausseebaum (fast) nur als Männchen vorkommt. Zwar wurden hier und da auch weibliche Individuen beobachtet, zuletzt hat B. NEMEČ (1923) solche untersucht. Es ist aber wohl ebenso wahrscheinlich, daß es sich dabei um die Produkte einer Bastardierung mit der sehr nahe verwandten *Populus nigra* handelte, als daß eine Änderung des Geschlechtes bei einem Steckling eintrat. Näher liegt diese zweite Annahme bei den männlichen Individuen der Trauerweide (*Salix babylonica*), die, sonst fast immer in weiblichen Bäumen vorhanden, einzeln auch in männlichen Exemplaren gefunden wird, weil hier Übergangsstadien bekannt sind, so der von A. BRAUN (1853) kurz beschriebene Baum in Schwetzingen.

Ein Umschlagen aus dem einen Geschlecht in das andere ist überhaupt gelegentlich beobachtet worden, ohne daß irgend welche Ursachen hätten nachgewiesen werden können. Einen merkwürdigen Fall beschrieb jüngst LILLO (1924) für die Nyctaginacee *Pisonia ambigua*: ein Baum, der 35 Jahre nur männliche Blüten getragen hatte, brachte auf einmal nur mehr weibliche hervor.

Daß beim Aufeinanderpfropfen der beiden Geschlechter keine Änderung eintritt, ist nach dem, was wir über den gegenseitigen Einfluß von Reis und Unterlage wissen, von vornherein verständlich. Schon BORY DE ST. VINCENT (zitiert nach AUTENRIETH 1821) berichtet von Versuchen HÜBERTS auf den Mascarenen, bei denen Reiser männlicher Bäume von *Myristica fragrans*, auf weibliche gepfropft, männlich blieben. Vor allem mit *Ginkgo biloba* hat man solche Versuche angestellt, aber mit durchaus negativem Erfolg, ebenso mit *Aucuba japonica*. Auch mit *Mercurialis annua* arbeitete VÖCHTING (1892), ohne eine Beeinflussung beobachten zu können, und STRASBURGER (1900) ging es bei derselben Pflanze und bei *Cannabis sativa* nicht besser. Nicht einmal Zwitterblüten, die hier ja oft „spontan“ auftreten, waren zu finden. Hormone, die von Zelle zu Zelle weitergeleitet werden könnten, spielen offenbar gar keine Rolle bei den höheren Pflanzen.

### B. Der Mechanismus der Geschlechtsbestimmung

Hier auf der vierten und letzten, höchsten Stufe, z. B. bei dem viel untersuchten *Melandrium*, ist auch die diploide Phase, die eigentliche Pflanze, — mehr oder weniger rein — männlich oder weiblich, wie es auf der zweiten und dritten Stufe die haploide Phase ist. Der ganze Entwicklungsgang ist also getrenntgeschlechtig.

Die Reduktionsteilung entscheidet beim Übergang von der diploiden Phase zur haploiden über das genotypische Verhalten, die Tendenz der (haploiden) Pollenkörner und Embryosäcke, während ihr physiologisches Verhalten — ob sie die männliche oder die weibliche Rolle bei der Befruchtung übernehmen — damit gar nichts zu tun hat und noch durch die diploide Phase bestimmt wird (S. 24). Beim Zusammenkommen der haploiden Keimzellen bei der

Befruchtung wird dann, wenn verschiedene Tendenzen oder Genotypen sich vereinigen, weiterhin über das Geschlecht (das physiologische Verhalten) der entstehenden diploiden Phase, der eigentlichen Pflanze, entschieden.

Es folgen also zwei Bestimmungen ganz verschiedener Art relativ rasch aufeinander. Die erste entscheidet über die Tendenz der Keimzellen; sie entspricht genau derjenigen, die auf der zweiten (*Bryum*-) Stufe die Tendenz der Sporen und dessen, was daraus hervorgeht, bestimmt. Die zweite geschieht, wenn der Zufall bei der Befruchtung die Keimzellen zusammenbringt; von ihr hängt die Tendenz, das Geschlecht, des Embryo und der ganzen Pflanze ab.

Auf der zweiten (*Bryum*-) Stufe halten sich in der diploiden Phase die männliche und die weibliche Tendenz die Wage, wenn sie — deren Anwesenheit sich unter normalen Bedingungen durch nichts verrät — bei der Regeneration zur

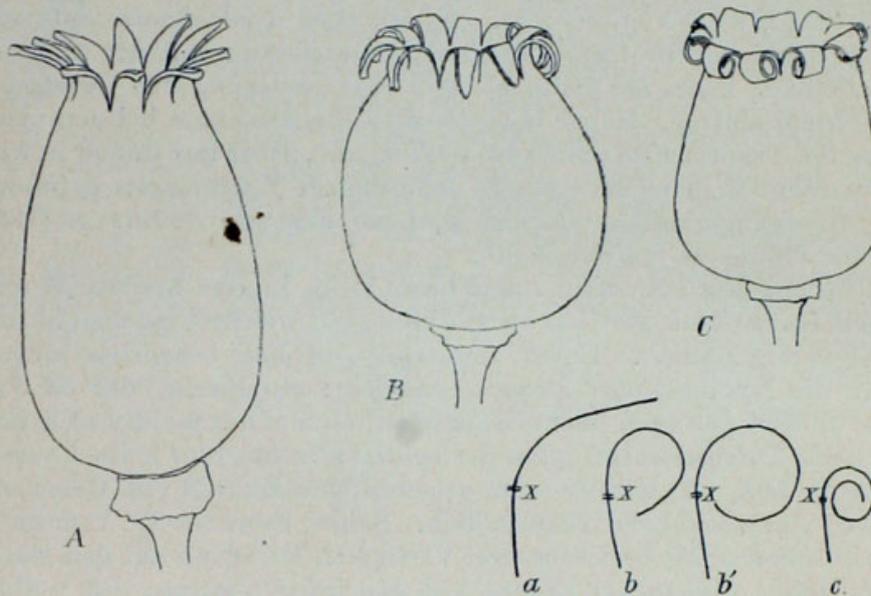


Abb. 39. Aufgesprungene Samenkapseln: A des *Melandrium album*, C des *M. rubrum*, B des Bastardes zwischen beiden (*M. album* ♀ × *rubrum* ♂). 3 ×. a, b, b' und c sind die Zähne in Profilansicht. 6 × (CORRENS 1907)

Entfaltung gezwungen werden. Die Entscheidung für ein bestimmtes Geschlecht fehlt. (Nur *Sphaerocarpus* bildet eine Ausnahme, S 19.) Hier, auf der vierten Stufe, gewinnt eine der ungleichen Tendenzen die Oberhand, infolge eines vorher festgelegten Unterschiedes in ihrer Stärke, ihrer Valenz.

Wie bei der Bestimmung der Tendenz der Sporen auf der zweiten Stufe müssen wir für die Bestimmung der Tendenz der Keimzellen auf der vierten Stufe annehmen, daß es sich zwar um einen den Genotypus betreffenden Vorgang handle, aber nicht um eine Verteilung der Gene für die männlichen und weiblichen Organe selbst. Ja, wir sind hier in der Lage, experimentell exakt zeigen zu können, daß nicht nur jedes Individuum, sondern schon jede der Keimzellen, aus deren Vereinigung das Individuum erst entsteht, beiderlei Genkomplexe, den männlichen und den weiblichen, in entfaltbarem Zustand enthält (CORRENS 1907). Ich brauchte darauf eigentlich heute kaum mehr einzugehen.

Von unseren beiden *Melandrium*-Arten, die LINNÉ als *Lychnis dioica* zusammengefaßt hatte, hat *M. album* Kapselzähne, die trocken etwa um 90° nach außen gebogen sind, *M. rubrum* dagegen solche, die etwa um 440° zurückgerollt

sind. Der Bastard steht in der Mitte, gleichgültig, welche Art die Eizelle und welche den Pollen geliefert hat (Abb. 39). Die Weise, wie sich die Fruchtkapsel öffnet, gehört zu den Merkmalen des Weibchens. Bei der Befruchtung des *M. album* mit dem Pollen des *M. rubrum* überträgt dieser das Merkmal des *rubrum*-Weibchens, obwohl er von einer männlichen Pflanze stammt, die nie eine Kapsel, höchstens ein kleines, fadenförmiges Rudiment des Fruchtknotens hervorbringt, und zwar tut er das in einer Form, die sich ohne weiteres geltend machen kann. So entsteht die intermediäre Ausbildung der Kapselzähne. Die Exine der Pollenkörner des *M. album* zeigt ein gröberes, die des *M. rubrum* ein feineres Netzwerk, die des Bastardes ein intermediäres. Unter den entfaltungsfähigen Anlagen des Weibchens müssen sich also auch solche des Männchens befinden. — Nach JOH. SCHMIDT (1920) vererbt das Hopfenmännchen den charakteristischen Geruch der weiblichen Scheinähre (des „Zäpfchens“) mancher amerikanischen Sorten, usw.

Die Entscheidung über die Tendenz der Keimzelle kann also, wie auf der zweiten Stufe, nur auf der **Förderung** des einen oder auf der **Schwächung** oder Unterdrückung des anderen Genkomplexes beruhen. Das letztere ist auch hier das Wahrscheinlichere. Vom Genotypus der gemischtgeschlechtigen Stammform wird beim Übergang in den getrenntgeschlechtigen Zustand nichts fortgenommen. Es kommt vielmehr etwas Neues dazu: besondere Gene, die bei der Reduktionsteilung auf die Keimzellen verteilt und bei der Befruchtung wieder vereinigt werden. Sie übernehmen die Förderung oder Schwächung der Genkomplexe der gemischtgeschlechtigen Stammform. Wir nennen sie wieder Realisatoren; sie spielen im Grunde die gleiche Rolle, wie die Realisatoren bei einem getrenntgeschlechtigen Moose, können aber ihrer phylogenetischen Herkunft nach nicht mit diesen identisch sein.

Wie kommen nun die beiden Geschlechter im besonderen zustande?

Wir sehen hier davon ab, gleich Erbformeln aufzustellen, sondern geben nur die allgemeinste Formulierung.

Das eine Geschlecht bringt **zweierlei** Keimzellen hervor, **Männchenbestimmer** und **Weibchenbestimmer**, die bei der Vereinigung mit den unter sich **gleichartigen** Keimzellen des anderen Geschlechtes männliche und weibliche Individuen geben. Meist bildet das männliche Geschlecht die zweierlei Keimzellen, ist heterogametisch, während das weibliche homogametisch ist (WILSON 1910, R. HERTWIG 1912).

Diese Formulierung enthält gar keine theoretischen Elemente, sondern bringt einfach die Tatsachen zum Ausdruck. Das gilt wohl auch noch, wenn wir weiter behaupten, daß das heterogametische Geschlecht deshalb zweierlei Keimzellen hervorbringt, weil es aus der Vereinigung zweierlei Keimzellen von verschiedener Tendenz entstand, und das homogametische nur einerlei Keimzellen, weil es aus der Vereinigung von zwei Keimzellen mit gleicher Tendenz hervorging, und daß die eine Keimzellsorte des heterogametischen Geschlechtes mit den Keimzellen des homogametischen in der Tendenz identisch ist.

Der Vorgang der Geschlechtsbestimmung entspricht der Rückkreuzung einer Monohybride mit ihrem rezessiven Eltern (CORRENS 1907). (Abb. 40.)

Zur Geschichte der Theorie sei nur wenig bemerkt. Schon MENDEL (CORRENS 1905) selbst war auf den Gedanken gekommen, ob sich die von ihm entdeckten Gesetze nicht auf das Problem der Geschlechtsbestimmung anwenden ließen. Die ersten Versuche in dieser Richtung gingen aber nach der Wieder-

entdeckung der MENDELSCHEN Gesetze von STRASBURGER (1900), CASTLE (1903) und BATESON (1904) aus. STRASBURGER gebührt dabei durchaus die Priorität. Sie gingen aber von der Vorstellung aus, daß die Anlagen für die Sexualorgane selbst „mendelten“. Erst die Annahme, daß es sich nicht um die Anlagen selbst,

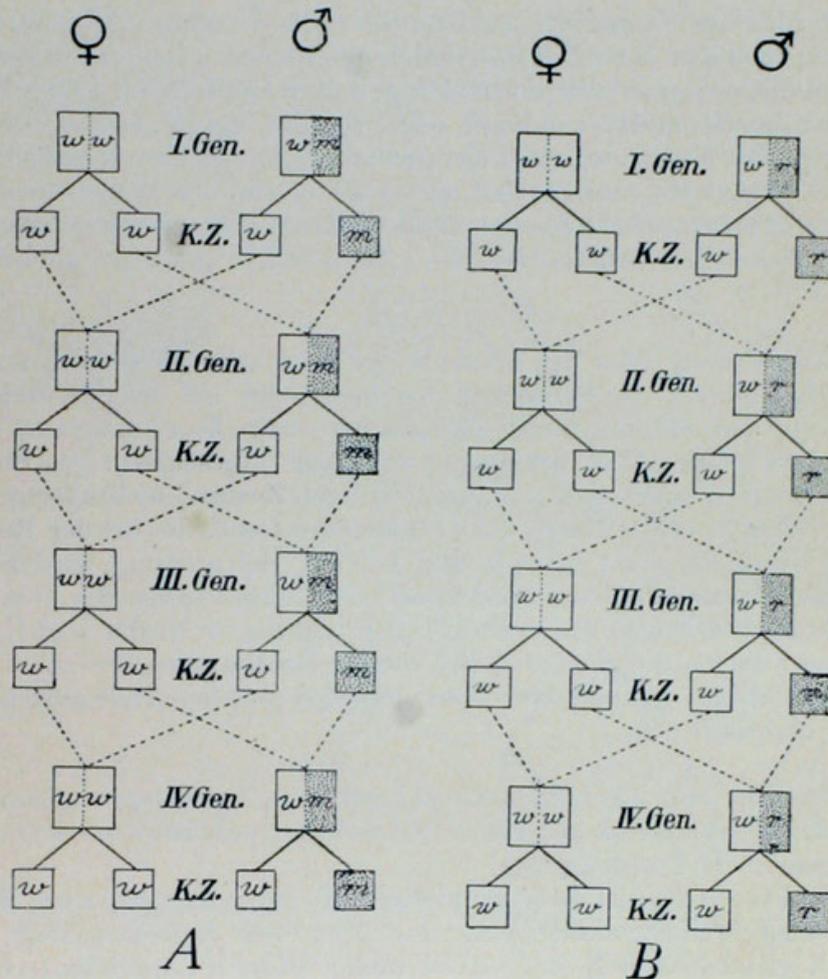


Abb. 40. A *Bryonia dioica*, Schema der Geschlechtsbestimmung. Links die weiblichen, rechts die männlichen Pflanzen und Keimzellen. Die großen Vierecke stellen je eine Pflanze, die kleinen, durch ausgezogene Linien damit verbundene Vierecke deren Keimzellen dar, der Einfachheit halber nur je zwei; die punktierten Linien vereinigen die Keimzellen zu den Individuen der folgenden Generation. Eingeschrieben sind die Tendenzen: w=weiblich, m (und punktiert) = männlich und dominierend. 4 Generationen. — B. Bastarde zwischen einer weißblühenden und einer rotblühenden Erbse. Schema der fortgesetzten Rückbastardierung mit dem einen Elter. Links die Pflanzen, die die weiblichen Keimzellen liefern, rechts jene, die die männlichen stellen, als große Vierecke, damit verbunden durch ausgezogene Linien ihre Keimzellen als kleine Vierecke, der Einfachheit halber nur je zwei; die punktierten Linien vereinigen die Keimzellen zu den Individuen der nächsten Bastardgeneration. Eingeschrieben sind die Anlagen: w=weiß, r (und punktiert) = rot und dominierend. Vier Generationen (CORRENS, 1907)

sondern um ihren Zustand handle, die schließlich zu den „Geschlechtsbestimmern“, unseren „Realisatoren“ führte, ermöglichte eine wirkliche Erklärung, zusammen mit der zweiten Vorstellung, daß das eine Geschlecht homozygotisch, das andere heterozygotisch sei. G. SMITH hatte das zuerst (1906) nach dem Eindruck geschlossen, den ihm das verschiedene Verhalten der beiden Geschlechter der Krabbe *Inachus* gegenüber dem Parasiten *Sacculina* machte.

Das Männchen sollte Eier bilden können, weil es heterozygotisch sei, ein Argument, das natürlich gar nicht stichhaltig ist und ein Mendeln der Anlagen für die Keimzellen selbst annimmt. *Sacculina* braucht die *Inachus*-Eier, wie *Ustilago* die *Melandrium*-Antheren. Ohne Kenntnis von SMITHS Arbeiten zu haben kam ich kurz darauf durch die Ergebnisse meiner Bastardierungsversuche mit Bryonien 1907 zu derselben Auffassung<sup>1)</sup>, zu der auch E. WILSONS Untersuchungen über die Heterochromosomen genau paßten. 1908 schlossen sich PUNNET und BATESON, von DONCASTERS Versuchen mit *Abaxas grossulariata* ausgehend, an.

Was für Beweismaterial haben wir nun für die oben gegebene, primitive Theorie der Geschlechtsbestimmung?

Es sind nicht weniger als vier Gruppen von Tatsachen, die alle im gleichen Sinne sprechen. Ich führe sie in der Reihenfolge, in der sie gefunden wurden, in aller Kürze an.

### Die vier Beweise für die Theorie

#### 1. Bastardierung getrenntgeschlechtiger Arten mit gemischtgeschlechtigen

Den Versuchen lag folgende Idee zugrunde: „Vereinigt sich bei einer getrenntgeschlechtigen, zweihäusigen Spezies eine männliche Keimzelle mit einer weiblichen, so ist zwar das Geschlecht des Nachkommen, der so entsteht, feststellbar, die Tendenz der Keimzellen selbst ist unbekannt. Wir haben eine einzige Gleichung mit zwei Unbekannten,  $x$  und  $y$ ;  $\text{♀ } x + \text{♂ } y = t$ . Wenn es nun gelingt, der einen Keimzelle  $y$  mit ihrer unbekannt Tendenz eine fremde Keimzelle mit bekannter Tendenz unterzuschieben, so muß sich die Tendenz der anderen unbekannt Keimzelle,  $x$ , (aus dem  $t'$  der neuen Gleichung) bestimmen lassen, und umgekehrt  $y$ , wenn  $x$  eliminiert wird. Solche Keimzellen mit bekannter geschlechtlicher Tendenz sind nun jene der primär gemischtgeschlechtigen Gewächse.“

Ob diese letzteren zwittrig oder monöisch sind, hat dabei keine Bedeutung. Theoretische Voraussetzung ist aber zunächst, daß beiderlei Keimzellen der gemischtgeschlechtigen Pflanze, die weiblichen sowohl wie die männlichen, die gleiche erbliche Veranlagung hinsichtlich des Geschlechtes, die gleiche Tendenz, haben, nämlich die, ein gemischtgeschlechtiges Individuum, nicht etwa ein männliches und ein weibliches, hervorzubringen. Diese Voraussetzung ist, wie wir bei Besprechung der dritten (*Lilium*-) Stufe schon gesehen haben, erfüllt.

Eine weitere Voraussetzung ist dann noch, daß der getrenntgeschlechtige Zustand im entstehenden Bastard über den gemischtgeschlechtigen dominiert oder doch praevaliert, daß der Bastard also nicht gemischtgeschlechtig ist. Auch diese Bedingung ist in den bekannten Fällen verwirklicht.

In beiden Richtungen, gemischtgeschlechtig  $\times$  männlich und weiblich  $\times$  gemischtgeschlechtig, ist der Versuch freilich nur in der Gattung *Bryonia* mit der getrenntgeschlechtigen *B. dioica* und der einhäusigen *B. alba* gelungen. Bei letzterer Art entstehen an jedem Sproß zunächst Doldentrauben mit männlichen Blüten und darüber solche mit weiblichen Blüten. Von *Bryonia alba* gibt es also nur einerlei Pflanzen, einhäusige, von *B. dioica* zweierlei, Männchen und Weibchen.

1) Das Ergebnis der Bastardierung *Bryonia alba*  $\text{♀} \times B. dioica$   $\text{♂}$  hatte ich schon 1903, dasjenige der *B. dioica*  $\text{♀} \times B. alba$   $\text{♂}$  1905 veröffentlicht.

Die Versuchsergebnisse waren:

I. *Bryonia dioica*, ♀, bestäubt mit dem Pollen der *B. alba*.

Verwendet wurden 16 Weibchen der ersten Art von verschiedener Herkunft und vier Stöcke der zweiten. 27 verschiedene Kombinationen gaben zusammen 589 Pflanzen, die alle weiblich waren, bis auf zwei männliche, die sicher durch einen Versuchsfehler bedingt waren. Häufig waren aber die allerersten Blüten der weiblichen Stöcke männlich, freilich funktionsunfähig (was bei rein weiblichen Stöcken die ersten weiblichen auch sind). Der getrenntgeschlechtige Zustand dominiert eben nicht vollständig über den gemischtgeschlechtigen, zunächst kann sich der letztere noch etwas geltend machen.

Das Weibchen der *Bryonia dioica* bildet also nur einerlei Keimzellen, solche mit weiblicher Tendenz.

II. *Bryonia alba* ♂ bestäubt mit dem Pollen der *B. dioica*.

Benützt wurden fünf Stöcke der ersten Art und zehn Männchen der zweiten von verschiedener Herkunft. Aus 17 verschiedenen Kombinationen gingen 358 Bastarde hervor, von denen 171 rein männlich, 187 weiblich waren; letztere hatten oft zuerst einige sterile männliche Blüten gebildet.

Das Männchen der *Bryonia dioica* bringt also zweierlei Keimzellen, Männchenbestimmer und Weibchenbestimmer, in annähernd gleichen Zahlen hervor.

Durch Kombination der beiden Versuchsergebnisse läßt sich nun ohne weiteres der Vorgang bei der Befruchtung des Weibchens der *Bryonia dioica* mit dem Männchen derselben Art ableiten: Die Eizellen mit ihrer stets gleichen, weiblichen Tendenz geben mit dem Spermakern eines weibchenbestimmenden Pollenkornes ein Weibchen, mit dem eines männchenbestimmenden Pollenkornes ein Männchen, indem die Tendenz im Spermakern stärker ist, als die in der Eizelle.

Es ist dann auch ganz verständlich, daß die Eizellen alle gleicher Art sind. Denn bei der Befruchtung, der das Weibchen seine Entstehung verdankte, kamen Keimzellen mit gleicher Tendenz zusammen, und es kann, wenn durch die Reduktionsteilung die neuen Keimzellen gebildet werden, daher nur gleiches entstehen. Bei der Befruchtung dagegen, aus der das Männchen hervorging, kamen Keimzellen mit ungleicher Tendenz zusammen, und bei der Reduktionsteilung werden die zwei Tendenzen wieder geschieden und auf die Pollenkörner verteilt. Der Vorgang der Geschlechtsbestimmung ist also, wie schon gesagt, der gleiche, wie der bei der Rückkreuzung eines einfachsten mendelnden Bastardes als Vater mit seinem rezessiven Elter als Mutter.

Wenn man die Sterilität der Bastarde und damit die Unmöglichkeit, eine zweite Generation zu erziehen, gegen diese Versuche ins Feld geführt hat, so beweist das nur, daß man die Idee, die ihnen zugrunde liegt, gar nicht verstanden hatte. Das Auftreten der rudimentären männlichen Blütenstände an den weiblichen Exemplaren des Bastardes hat der Kritik auch zu allerlei Vermutungen Anlaß gegeben. Es erklärt sich aber ganz einfach durch eine zunächst unvollkommene, später vollkommene Dominanz der Getrenntgeschlechtigkeit über die Gemischtgeschlechtigkeit, und entspricht genau dem Verhalten der Blatzzählung des Bastardes *Urtica Dodartii* + *pilulifera*, wo die Spitzen des ersten Paares Laubblätter, und nur diese, deutlich den Einfluß der *U. Dodartii* zeigen, die später ganz rezessiv ist (CORRENS, 1918).

In beiden Richtungen gelang die Bastardierung, wie schon gesagt, bisher nur mit den beiden Bryomien. In einer Richtung — für eine Art Keimzellen — war sie noch einige Male durchführbar. *Melandrium album* und *M. rubrum* brachten mit dem Pollen der gemischtgeschlechtigen (zwittrigen oder schwach

gynomonöcischen (S. 29) *Silene viscosa* bestäubt, Bastarde hervor, die alle weiblich waren, wenn sie auch starke Rudimente der Staubgefäße hatten (Abb. 41, CORRENS 1907). Ferner gaben Weibchen des *Cirsium arvense* mit Pollen der zwittrigen Individuen der (gynodioecischen) Arten *C. oleraceum* und *C. palustre* nur rein weibliche Bastarde. In allen Fällen, bei *Melandrium* und *Cirsium*,

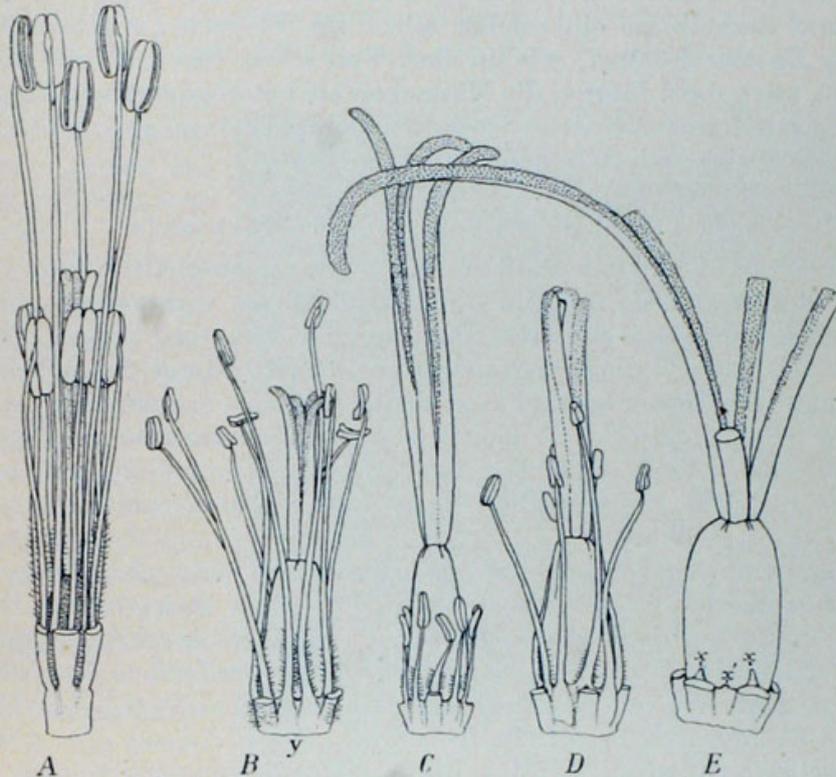


Abb. 41. Staubblätter und Stempel: A der *Silene viscosa*, E eines Weibchens von *Melandrium album*, B, C, D von verschiedenen Exemplaren des Bastardes *M. album* ♀ + *S. viscosa* ♂. Die Blumenblätter sind bis auf kurze Stummeln weggeschnitten, die Stempel stehen auf sehr verschiedenen Entwicklungsstufen. Bei A, B, D sind die Griffel noch sehr jung, auch bei C haben sie ihre volle Größe noch nicht erreicht; bei E sind sie, bis auf einen, abgeschnitten. Bei B fehlt über y ein Blumenblatt und das zugehörige Staubblatt. x, x rudimentäre Staubblätter. 3×

waren sie völlig steril, und die umgekehrte Bestäubung (*Silene viscosa* × *Melandrium* ♂ und *Cirsium oleraceum* und *C. palustre* × *C. arvense* ♂) gab keine keimfähigen Früchtchen.<sup>1)</sup>

Wenn diese Versuche auch nur dem einen der beiden mit *Bryonia* ausgeführten Experimente entsprechen (unserem Versuch I), so stimmen die Ergebnisse doch ganz untereinander überein und zeigen, daß sich das Verhalten der *Bryonia dioica* in sehr verschiedenen Verwandtschaftskreisen wiederholt. Denn wenn die weiblichen Pflanzen nur Keimzellen mit der weiblichen Tendenz hervorbringen, homogametisch sind, müssen die Männchen die zweierlei Keimzellen, Männchenbestimmer und Weibchendestimmer, hervorbringen, heterogametisch sein.

1) Ein Bastard *Melandrium rubrum* ♀ × *Lychnis Flos Cuculi*, den GÄRTNER (1849) erzielt haben wollte, und der zu polemischen Zwecken wieder in der Literatur auftauchte, war sicher reines, zum Teil freilich monströses *Melandrium rubrum*. Alle meine zahlreichen Versuche, ihn auf die eine oder andere Weise herzustellen, schlugen fehl.

Kreuzungen zwischen getrenntgeschlechtigen und gemischtgeschlechtigen Individuen derselben Spezies gehören nicht hierher, weil die Natur der Gemischtgeschlechtigkeit, ob primär oder sekundär (S. 79) nicht von vornherein feststeht. Die Nachkommenschaften eines sekundären *Melandrium*-Zwitters und einer primär zwittrigen *Silene viscosa* oder *S. noctiflora* sind ja ganz verschieden (S. 79). Von vornherein bekannt ist nur der Genotypus des primären Zwitters, und deshalb ist ein solcher allein für Versuch zu gebrauchen. Die sekundären Zwitter können, wie in den Versuchen SHULLS mit *Melandrium* (1910, 1911), auch dazu führen, die Männchen als heterogametisch, die Weibchen als homogametisch anzusehen; es verhalten sich aber durchaus nicht alle sekundären Zwitter gleich, wie wir noch sehen werden..

## 2. Geschlechtsgekoppelte Merkmale

Es handelt sich hier um die Vererbung von Eigenschaften, von denen wir annehmen müssen, daß sie mit einem der Realisatoren verbunden, „gekoppelt“ sind, während sie mit dem anderen Realisator nichts zu tun haben. Wir suchen den Sitz des Genes, das die betreffende Eigenschaft bedingt, im selben Chromosom, in dem der Realisator lokalisiert zu denken ist, also in einem der Geschlechtschromosome (S. 59), mögen sie gleich oder ungleich aussehen. Der Erbgang des Chromosoms bedingt dann das Auftreten der Eigenschaft, und umgekehrt können wir aus dem Erbgang der Eigenschaft auf den des Chromosoms und seines Realisators schließen.

Solche „geschlechtsgekoppelten“ Eigenschaften sind nicht mit den „geschlechtskontrollierten“<sup>1)</sup> (geschlechtsmodifizierten) zu verwechseln. Der Unterschied tritt darin am deutlichsten hervor, daß bei geschlechtsgekoppelter Vererbung die Eigenschaft in derselben Sippe dem betreffenden Geschlecht auch fehlen kann, während bei geschlechtskontrollierter Vererbung das Geschlecht nicht ohne die Eigenschaft auftritt (S. 103).

Einstweilen kennen wir bei den Blütenpflanzen nur ganz wenige Fälle, die alle bei *Melandrium* entdeckt worden sind. Die zwei genauer untersuchten Fälle zeigen aber schon die beiden möglichen Koppelungsweisen, die mit dem X- und die mit dem Y-Chromosom.

1. Koppelung mit dem X-Chromosom. Dieser Fall, der erste, wurde von E. BAUR (1912) entdeckt und von G. H. SHULL (1914) eingehender untersucht.

Bei *Melandrium album* war ein schmalblättriges Männchen unter breitblättrigen Geschwistern aufgetreten. Die Nachkommen, die es mit einem breitblättrigen Weibchen gab,  $F_1$ , waren alle breitblättrig, und zwar 72 Männchen und 8 Weibchen. Die  $F_2$ -Generation dagegen, von je einem Männchen und Weibchen stammend, bestand, soweit sie zum Blühen kam, aus 32 Weibchen, die alle breitblättrig waren, und aus 17 Männchen, von denen ein Teil (11) breit-, ein Teil (6) schmalblättrig war (Abb. 42).

Schmalblättrigkeit war also gegenüber Breitblättrigkeit rezessiv und spaltete in  $F_2$  wieder heraus. Alle schmalblättrigen Pflanzen waren aber Männchen; daneben traten, außer den stets breitblättrigen Weibchen, noch gewöhnliche, breitblättrige Männchen auf. Nehmen wir an, ein Gen B bedinge die Breitblättrigkeit, sei dominant (epistatisch) und in dem X-Chromosom lokalisiert, also mit dem weibchenbestimmenden Realisator gekoppelt. Fehlt es, so werden schmale Blätter gebildet. Dann ist das breitblättrige Weibchen BX BX, das normale Männchen BX BY und das schmalblättrige Männchen bX bY, indem

1) Terminologie nach R. GOLDSCHMIDT (z. B. 1923). Geschlechtsgekoppelt = sex-linked, geschlechtskontrolliert = sex-limited.

das mit X verbundene B ausgefallen und das b für Schmalblättrigkeit herausgekommen ist. Dann besteht nach Befruchtung von BX BX durch bX bY  $F_1$  aus Weibchen BX bX und aus Männchen BX bY, die alle breitblättrig sein müssen, und gibt als  $F_2$ :

1. BX BX breitblättrig und weiblich, homozygot,
2. BX bX breitblättrig und weiblich, heterozygot,
3. BX bY breitblättrig und männlich, heterozygot,
4. bX bY schmalblättrig und männlich, homozygot.

Mit diesen vier Typen lassen sich vier Kombinationen ausführen, die SHULL ebenfalls hergestellt hat:

a) 2+4, BX bX  $\times$  bX bY. Sollte gleichviel breitblättrige und schmalblättrige Pflanzen geben, zur Hälfte Weibchen, zur Hälfte Männchen (BX bX, BX bY, bX bX, bX bY). SHULL erhielt 666 breitblättrige und 529 schmalblättrige; in beiden Klassen kamen fast nur Männchen vor. Von den breitblättrigen blühten nämlich 630 männlich und zwei weiblich, von den schmalblättrigen alle 463 männlich. Die Kombination BX bX, schmalblättrige Weibchen, fehlte ganz.

b) 1+4, BX BX  $\times$  bX bY. Sollte gleichviel Männchen (BX bY) und Weibchen (BX bX), alle breitblättrig heterozygot, geben und gab in Wirklichkeit 1644 männliche und 12 weibliche Pflanzen, alle breitblättrig.

c) 2+3, BX bX  $\times$  BX bY. Sollte der  $F_2$ -Generation entsprechen und auf drei breitblättrige weibliche und männliche eine schmalblättrige männliche Pflanze (bX bY) geben; von den breitblättrigen sollten je zwei weiblich, BX BX und BX bX, sein, und eine männlich (BX bY). Es waren 1312 breit- und 369 (=28%) schmalblättrig, von den breitblättrigen blühten 819 weiblich und 395 männlich; die 340 schmalblättrigen, die zur Blüte kamen, waren alle männlich, bis auf eine weibliche Pflanze.

d) 1+3, BX BX  $\times$  BX bY. Sollte lauter breitblättrige Pflanzen geben, von denen die Hälfte homozygotisch und weiblich, BX BX, die Hälfte heterozygotisch und männlich, BX bY, wären. SHULL erhielt lauter breitblättrige Individuen, und zwar 399 Weibchen und 401 Männchen.

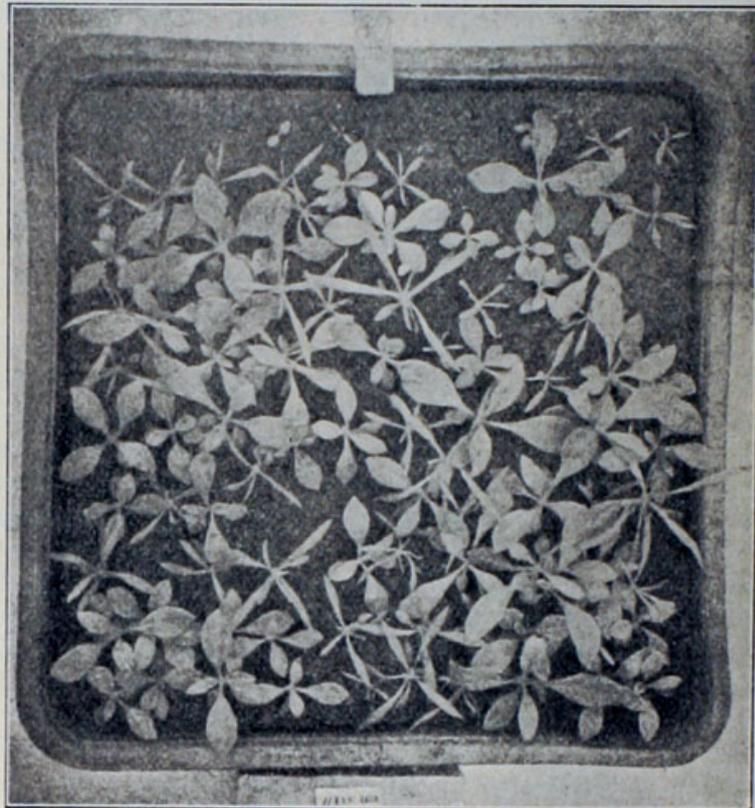


Abb. 42. *Melandrium*.

Nachkommen einer Kreuzung zwischen einem heterozygoten breitblättrigen Weibchen und einem schmalblättrigen (*angustifolium*-)Männchen. Die ältesten Pflänzchen sind 29 Tage alt Etwa  $\frac{1}{4}$ . (Nach SHULL, 1914)

Man sieht, daß bei den Versuchen meist viel zu viel Männchen und viel zu wenig Weibchen gefunden wurden, ja daß eine ganze zu erwartende Individuenklasse ausfiel, die schmalblättrigen Weibchen,  $bX\ bX$ , die bei der Kombination  $a$  entstehen sollten. Obwohl an der Richtigkeit der Deutung BAURS und SHULLS kein ernstlicher Zweifel bestehen konnte, und eine Koppelung mit dem X-Chromosom vorliegen mußte, waren also die Vorgänge noch nicht recht aufgeklärt.

Den ersten Versuch, hier Abhilfe zu schaffen, verdanken wir G. VON UBISCH (1922). Sie nimmt eine ungleich große Schnelligkeit an, mit der die verschiedenen veranlagten Pollenkörner keimten oder ihre Schläuche wachsen ließen. Solche mit dem Chromosom  $BX$  sollen etwas schneller sein als die mit  $bY$ , diese aber bedeutend schneller als die mit  $bX$ . Damit lassen sich in der Tat die Versuchszahlen SHULLS sämtlich erklären. Nur muß ein sehr großer Unterschied in der Schnelligkeit angenommen werden, mindestens wie 1 : 10, und bei meinen Versuchen (S. 56) war der Unterschied zwischen männchenbestimmenden und weibchenbestimmenden Pollenkörnern nur im Durchschnitt vorhanden.

Eine im Prinzip nicht sehr verschiedene Erklärung gibt Ö. WINGE (1927). Er nimmt an, daß das Gen für Schmalblättrigkeit ( $b$ ) für gewöhnlich einen letalen Einfluß auf die Pollenkörner mit dem X-Chromosom, die es besitzen, ausübt, aber bei den Eizellen ohne Wirkung ist. (WINGE benützt eine abweichende Erbformel, das schmalblättrige Männchen ist bei ihm nicht  $XbYb$ , sondern  $XbY$ ; das Y-Chromosom ist also, wenigstens für die Gene, von denen die Blattform abhängt, leer.) Auch damit lassen sich die Ergebnisse SHULLS bei der Kombination der  $F_2$ -Pflanzen untereinander glatt erklären. Es ist ja auch wirklich kein großer Unterschied mehr zwischen einer Herabsetzung der Schnelligkeit auf  $\frac{1}{10}$ , oder weniger, und meist völliger Untauglichkeit vorhanden. Eine Schwierigkeit liegt vielleicht darin, daß man wegen der Dominanz der Breitblättrigkeit geneigt sein wird, den Zustand  $b$  hypostatisch unter  $B$  anzunehmen und  $B$  dann den letalen Einfluß von  $b$  auf die Pollenkörner aufheben muß.

2. Koppelung mit dem Y-Chromosom. Dieser Fall wurde erst ganz kürzlich von Ö. WINGE beschrieben (1927). Während die X-Chromosomen immer zwischen Weibchen und Männchen hin- und herwechseln, bleibt das Y-Chromosom stets beim Männchen. Wenn das Gen für eine dominierende Eigenschaft in ihm lokalisiert wäre, müßten alle männlichen Nachkommen sie zeigen. In WINGES Fall handelt es sich aber um das Gen für eine rezessive Eigenschaft, hellgelbgrüne Blattfarbe, *chlorina*, der zwei epistatische Gene,  $A$ ,  $B$ , gegenüber stehen, die beide zusammen, und jedes für sich allein, typisches Grün geben. Die Formel für ein *chlorina*-Männchen ist dann  $ab\ X\ ab\ Y$  — die rezessive *chlorina*-Anlage lassen wir immer weg —, die für ein *typica*-Weibchen kann  $ABX\ ABX$  oder  $AbX\ aBX$ , oder  $AbX\ abX$ , oder  $aBX\ abX$  usw. sein. Ein Weibchen des *Melandrium rubrum*, dem WINGE die Formel  $aBX\ abX$  gibt, wurde mit dem Pollen eines Männchens des *Melandrium album*,  $AbX\ AbY$ , bestäubt. Die 462 Nachkommen waren, wie die Eltern, typisch grün, teils männlich (245), teils weiblich (217). Ein Männchen,  $AbX\ abY$ , und ein Weibchen  $AbX\ abX$  wurden zur Fortsetzung des Versuches ausgewählt und gaben 896 Nachkommen, von denen 61, also etwa  $\frac{1}{16}$ , *chlorina* und zugleich, soweit sie blühten, 46, männlich (also  $abX\ abY$ ) waren. Von den 835 typisch grünen kamen 363 Männchen, 260 Weibchen und 59 Zwitter zur Blüte. Nach der Theorie sollten  $\frac{7}{16}$  Weibchen und  $\frac{8}{16}$  Männchen gefunden werden. Das alles würde auch noch zu einer Koppelung des *chlorina*-Genes mit dem X-Chromosom stimmen. Entscheidend ist die Rückkreuzung der herausgespaltenen *chlorina*-Männchen mit ihrer grünen, heterozygotischen Mutter. Bei Koppelung mit dem X-Chromosom müßten dabei *chlorina*-Weibchen und *chlorina*-Männchen,

bei Koppelung mit dem Y-Chromosom nur *chlorina*-Männchen entstehen. Die Zahlen sind freilich einstweilen noch klein: von 47 Pflanzen waren 6 *chlorina* (was der Erwartung 7 grün : 1 *chlorina* gut entsprach), es blühten aber nur 3, diese waren Männchen. Das stimmt also ganz dazu, daß eine Koppelung mit dem Y-Chromosom vorliegt.

Die beiden eben beschriebenen Fälle geschlechtsgekoppelter Vererbung werden gewiß nicht die einzigen bleiben. Über die mögliche Erklärung des Verhaltens der thelygenen und arrhenogenen Männchen bei *Melandrium* durch Gene, die man sich im X- und im Y-Chromosom lokalisiert denken kann, vergleiche man S. 101. Andere Fälle, bei denen auch Beziehungen zwischen Geschlecht und Ausbildung von Eigenschaften bestehen, sind noch nicht genauer untersucht. So gibt es bei *Melandrium* eine Sippe, bei der die Kronblätter der Weibchen an Zahl und Größe zurückgebildet sind (Abb. 43), selbst so stark, daß die Blüten apetal erscheinen, während die Männchen gleicher Herkunft (fast) stets ganz normale, fünfblättrige Kronen aufweisen. Da die Nachkommenschaft solcher Weibchen mit normalen Männchen anderer Herkunft ganz normale Weibchen gibt, kann keine Übertragung durch das Eiplasma im Spiele sein.

Zu der von SCHÜRHOFF (1924) angenommenen geschlechtsbegrenzten Vererbung der Kleistogamie bei *Plantago* Sect. *Novorbis* sei folgendes bemerkt: Bei den Spezies dieser Sektion kommen zweierlei Individuen vor, kleistogame und chasmogame, die als männlich angesehen werden; die Fruchtknoten sollen degeneriert sein und niemals Samen erzeugen.<sup>1)</sup> Die kleistogamen Pflanzen bringen nur ihrerlei hervor; das genetische Verhalten der chasmogamen ist völlig unbekannt. Zunächst wird man wohl vermuten, es läge Androdioecie vor, mit der Komplikation, daß die (primär) gemischtgeschlechtigen Pflanzen (S. 79) nachträglich zur Kleistogamie übergegangen wären. Es wäre aber auch noch möglich, daß die als männlich angesprochenen chasmogamen Individuen nur völlig selbststeril wären, wie *Plantago lanceolata* es ist, bei der sich auch Kleistogamie beobachten läßt, die dann natürlich Sterilität bedingt. Ihr Auftreten würde sich dann leichter erklären, als wenn sie durch Befruchtung der kleistogamen Blüten mit ihren wenigstens gewöhnlich ganz eingeschlossenen Narben entstünden. Dabei widerspräche freilich das gleichzeitige Vorhandensein von völliger Selbststerilität und völliger Selbstfertilität bei derselben Sippe der Erfahrung und hätte nur in *Oryza clandestina* eine Parallele. SCHÜRHOFF spricht aber die kleistogamen, also gemischt geschlechtigen Stöcke als sekundäre Zwitter an, hervorgegangen aus Weibchen, und leitet daraus die Berechtigung ab, von geschlechtbegrenzter Vererbung zu sprechen.

1) Herbarmaterial von solchen Pflanzen des *Plantago tomentosa* subsp. *hypolasia* und subsp. *affinis* (das ich Herrn Professor PILGER verdanke) zeigt Fruchtknoten, die, äußerlich wenigstens, gar nichts anomales aufweisen. Auch an ihren Samenanlagen habe ich nichts anomales sehen können.

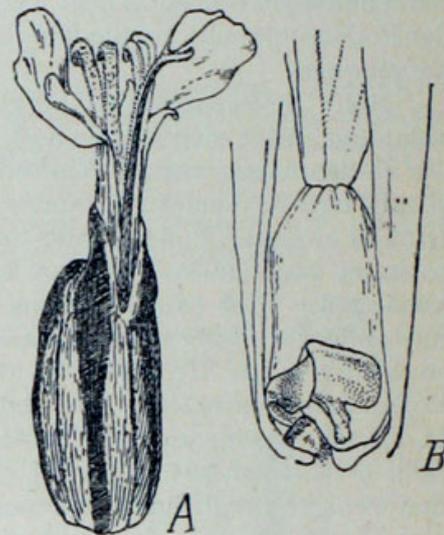


Abb. 43. *Melandrium album+rubrum* f. *oligopetalum*. A ganze Blüte, mit zwei normalen Blumenblättern, schwach vergrößert. B dieselbe Blüte, nach Entfernung d. Kelches; zwischen den Nägeln der zwei normalen ein verküppeltes Blumenblatt. Etwas stärker vergrößert. (Dr. O. ROEMER gez.)

## 3. Konkurrenzversuche

Die dritte Gruppe von Tatsachen gaben die Konkurrenz- oder, um HERIBERT NILSSONS (1920) Ausdruck zu gebrauchen, die Zertationsversuche (CORRENS 1917 u. f.).

Man kann für die Bestäubung der Blüten einer weiblichen Pflanze, wie für jede Bestäubung, sehr viel oder sehr wenig Pollen verwenden, gerechnet auf die Zahl der vorhandenen und befruchtbaren Samenanlagen und Eizellen. Im einen Falle, dem der „Überbestäubung“, kommen auf jede Samenanlage mehrere bis viele Pollenkörner (und Pollenschläuche), im anderen, dem der „Unterbestäubung“, wenige Körner, oder ein einziges, oder gar auf mehrere Samenanlagen nur ein Korn. Im einen Extrem muß eine sehr starke Konkurrenz der Pollenschläuche um die Eizellen stattfinden, im andern ist jeder Wettbewerb aufgehoben.

Sind die verwendeten tauglichen Pollenkörner alle in ihrer erblichen Veranlagung unter sich gleich und auch gleich tüchtig zur Befruchtung, so kann die Pollenmenge keinen Einfluß auf die Beschaffenheit der Nachkommenschaft haben, sondern — unter einer gewissen Grenze — nur auf ihre Zahl. Gibt es zweierlei Pollenkörner und sind beide Sorten gleich befruchtungstüchtig, so kann von der Pollenmenge ebenfalls nur die Gesamtzahl der Nachkommen abhängen. Gibt es aber zweierlei Sorten Pollenkörner, und die eine Sorte ist imstande, ihre Spermakerne rascher zu den Eizellen zu schaffen, als die andere, so wird nur die Unterbestäubung das richtige Zahlenverhältnis der beiden Pollensorten verraten. Die Überbestäubung muß die konkurrenzfähigere Sorte in Vorteil setzen, und die ihr entsprechenden Nachkommen werden in größerer Zahl erscheinen, als bei der Unterbestäubung, während die Nachkommen, die der weniger tauglichen Sorte entsprechen, in geringerer Zahl auftreten müssen.

Wenn sich nun das Zahlenverhältnis der zweierlei Nachkommen durch die Veränderung der Pollenmenge abändern läßt, während alle anderen Bedingungen gleich bleiben, so darf man umgekehrt auf das Vorhandensein von zweierlei Pollenkörnern schließen.

Gibt, wie bei *Melandrium* und *Rumex Acetosa*, viel Pollen mehr Weibchen als wenig Pollen, so folgt daraus also, daß es hier zweierlei Pollenkörner geben muß, männchenbestimmende und weibchenbestimmende. Die eine Sorte, die der Weibchenbestimmer, ist im Vorteil, und die andere Sorte, die dann nur aus den Männchenbestimmern bestehen kann, ist im Nachteil.

Diese Methode ist so sicher wie jede andere und läßt sich vor allem noch da versuchen, wo die anderen drei versagen. Selbstverständlich muß bei beiderlei Bestäubungsweisen der Pollen vom selben Männchen stammen.

Als Zahlenbeispiele seien zwei Versuchsserien, die eine mit *Melandrium*, die andere mit *Rumex Acetosa*, angeführt.

Tabelle 6

Einfluß der Pollenmenge auf das Zahlenverhältnis der Geschlechter  
A. *Melandrium* (CORRENS, 1918)

Vers.- Pflanze	I. Sehr viel Pollen				II. Wenig Pollen				Diff. II—I in %
	n	♀	♂	Proz. ♂	n	♀	♂	Proz. ♂	
15 d	1144	754	390	34,09	1169	660	509	43,54	9,45
21 a III	525	373	152	28,95	708	378	330	46,61	17,66
22 b III	167	111	56	33,53	210	131	79	37,62	4,09
25 b I	420	304	116	27,62	290	165	125	43,10	15,48
zus.	2256	1542	714	31,65	2377	1334	1043	43,78	12,13

B. *Rumex Acetosa* (CORRENS, 1922)

	I. Sehr viel Pollen				II. Wenig Pollen				Differenz II-I in %
	n	♀	♂	% ♂	n	♀	♂	% ♂	
A♀+D♂	1175	1027	148	12,60 ± 0,97	1152	818	334	28,99 ± 1,34	+16,39 ± 1,65
B♀+E♂	1145	1057	88	7,68 ± 0,79	1118	753	365	32,65 ± 1,42	+24,97 ± 1,61
C♀+E♂	1109	1039	70	6,31 ± 0,65	1140	786	354	31,05 ± 1,39	+24,74 ± 1,52

Erreichen die weibchenbestimmenden Spermakerne wirklich die Eizellen rascher als die männchenbestimmenden, so hat das einige weitere Erscheinungen zur Folge, die bei *Melandrium* mit seinen zahlreichen Samenanlagen im Fruchtknoten (Abb. 44) auch wirklich leicht nachzuweisen sind und so die Richtigkeit der Annahme erhärten.

Unterbricht man nach der Bestäubung rechtzeitig — wenn die ersten Pollenschläuche im Fruchtknoten angekommen sind — die Leitungsbahnen, indem man die Griffel über ihrer Einfügungsstelle auf dem Fruchtknoten durchschneidet, so muß die relative Zahl der Weibchen ebenfalls größer ausfallen, als wenn man die Leitungsbahnen nicht unterbricht, weil die Pollenschläuche, die zuerst im Fruchtknoten ankommen, zu weibchenbestimmenden Körnern gehören. Das läßt sich experimentell zeigen (Tab. 7).

Es müssen ferner die Samen des oberen Abschnittes relativ mehr Weibchen geben, als die Samen des unteren, wenn

man die Fruchtkapsel kurz vor dem Aufspringen quer durchteilt und die Samen der beiden Teile getrennt erntet und aussät. Denn je näher die Samenanlage der Spitze des Fruchtknotens (wo die Pollenschläuche eindringen) steht, desto eher wird sie gemeiniglich von einem der Pollenschläuche, die zuerst ankommen, befruchtet werden. Tabelle 8 zeigt deutlich, daß das wirklich der Fall ist.

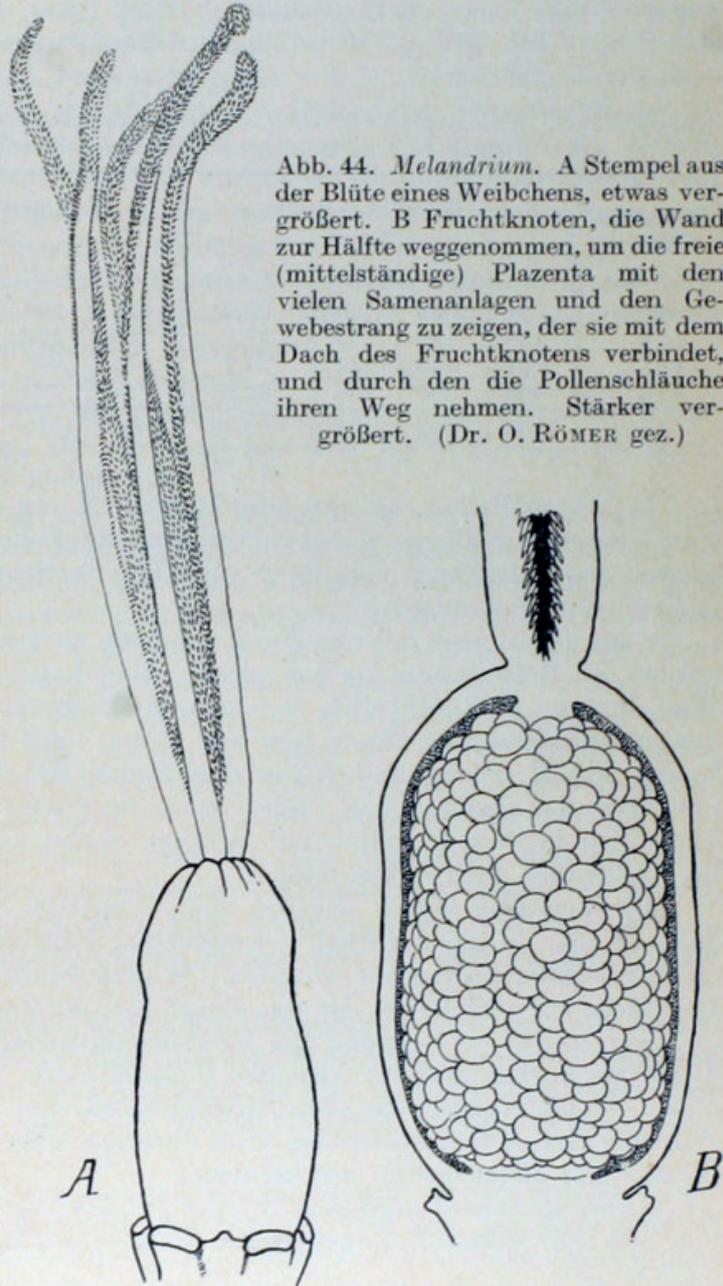


Abb. 44. *Melandrium*. A Stempel aus der Blüte eines Weibchens, etwas vergrößert. B Fruchtknoten, die Wand zur Hälfte weggenommen, um die freie (mittelständige) Plazenta mit den vielen Samenanlagen und den Gewebestrang zu zeigen, der sie mit dem Dach des Fruchtknotens verbindet, und durch den die Pollenschläuche ihren Weg nehmen. Stärker vergrößert. (Dr. O. RÖMER gez.)

Tabelle 7

*Melandrium*, Wirkung einer Unterbrechung der Leitungsbahnen für die Pollenschläuche (CORRENS, 1921, S. 346)

♀ Versuchs- pflanze	I. Kontrolle			II. Unterbrechungsversuch			Differenz II—I
	n	♂	% ♂	n	♂	% ♂	
37 F	866	344	39,72 ± 1,66	853	268	31,42 ± 1,59	8,30 ± 2,30
40 B	1746	664	38,03 ± 1,16	1065	347	32,58 ± 1,44	5,45 ± 1,85
66 A	2445	1066	43,60 ± 1,00	714	179	25,85 ± 1,64	17,75 ± 1,71
72	772	286	37,05 ± 1,74	449	120	26,73 ± 2,09	10,32 ± 2,72

Tabelle 8

*Melandrium*, Abhängigkeit des Geschlechtes des Samenkorns von der Stellung der Samenanlage in dem Fruchtknoten (CORRENS, 1921, S. 337)

♀ Versuchs- Pflanze	I. Oberer Abschnitt				II. Unterer Abschnitt				Differenz II—I in %
	n	♀	♂	% ♂	n	♀	♂	% ♂	
41 b	344	239	105	30,5	443	241	202	45,6	+15,1
57 b	196	131	65	33,2	259	152	107	41,3	+ 8,1
62 k	657	433	224	34,1	814	425	389	47,8	+13,7
67 a	305	205	100	32,8	514	292	222	43,2	+10,4
zus.:	1502	1008	494	32,89 ± 1,21	2030	1110	920	45,33 ± 1,11	+12,44 ± 1,64

In beiden Fällen, ob nun eine Unterbrechung erfolgt oder nicht, gelangen eben zuerst vor allem weibchenbestimmende Pollenschläuche in den Fruchtknoten und befruchten vorzüglich die nächsterreichbaren, also die am höchsten stehenden Samenanlagen.

Ganz genau nach ihrer Stellung von oben nach unten an der Zentralplazenta erfolgt die Befruchtung freilich nicht. Man kann das zeigen, indem man ein Weibchen des weißblühenden *Melandrium album* zunächst mit sehr wenig Pollen des rotblühenden *M. rubrum* bestäubt, dann, nach 24 Stunden, mit reichlichem Pollen des *M. album*, und später den Spitzenteil der Kapseln für sich erntet und getrennt aussät. Man findet dann die rotblühenden Bastarde nicht ausschließlich in diesem Spitzenteil, sondern einige auch tiefer unten, und dafür im Spitzenteil auch *album*-Samen.

Die Versuche sagen, wie ich von vornherein hervorgehoben habe, nichts darüber aus, ob die weibchenbestimmenden Pollenkörner rascher keimen, oder ob ihre Schläuche rascher wachsen. Wahrscheinlich trifft beides zu. Da der Enderfolg der gleiche ist, ist die Frage für uns müßig.

Ein negativer Ausfall des Konkurrenzversuches beweist an sich nichts gegen das Vorkommen von zweierlei Pollenkörnern. Es muß ja dieselben Folgen haben, ob die Konkurrenz unter einerlei Keimzellen vor sich geht, oder ob zwar zweierlei Keimzellen vorhanden sind, diese sich aber nicht merklich in der Tauglichkeit zur Befruchtung unterscheiden.

Selbst innerhalb derselben Spezies (*Melandrium*) gibt es Sippen mit stark und mit sehr schwach ausgeprägtem Unterschied der beiden Pollenkornsorten.

#### 4. Heterochromosomen

Die vierte und jüngste Gruppe von Tatsachen liefert die Chromosomen-garnitur der männlichen und weiblichen Keimzellen und der männlichen und weiblichen Individuen. Die „Heterochromosomen“ geben noch heute auf zoologischem Gebiete die Hauptstütze der Theorie ab.

Die Versuche, auch bei getrenntgeschlechtigen Pflanzen einen sichtbaren Unterschied im Chromosomenbestand nachzuweisen, blieben ja lange ergebnislos. Seit STRASBURGERS Untersuchungen (1909, 1910) schien die Frage im negativen Sinne entschieden. Man konnte zwar die Anwesenheit von Geschlechtschromosomen für so gut wie sicher halten, aber das X- und das Y-Chromosom schien morphologisch ununterscheidbar zu sein.<sup>1)</sup> Das findet sich ja auch im Tierreich, z. B. bei dem Fische *Lebistes* nach WINGE (1922).

Da kam 1917 die überraschende Mitteilung ALLENS, daß bei einem getrenntgeschlechtigen Lebermoose (aus unserer zweiten Stufe), bei *Sphaerocarpus Donnellii*, ein Heterochromosomenpaar vorhanden sei (S. 11), das bald darauf von MIß SCHAKE auch bei *Sph. texanus* gefunden wurde. Es dauerte aber weitere sechs Jahre, bis neue Fälle von morphologisch verschiedenen Geschlechtschromosomen entdeckt wurden, diesmal bei Blütenpflanzen, von SANTOS bei *Helodea* (1923) sowie von MIß BLACKBURN (1923) und Ö. WINGE (1923) bei *Melandrium*. Hier hat das Männchen ein großes X-Chromosom und ein kleineres Y-Chromosom, und seine Pollenkörner und generativen Kerne zur Hälfte ein X- und zur Hälfte ein Y-Chromosom. Das Weibchen hat zwei große X-Chromosomen und seine Embryosäcke und Eizellen je ein X-Chromosom. Bei der Befruchtung entstehen dann weibliche XX- und männliche XY-Zygoten.

MIß BLACKBURN hatte zunächst die zwei gleichen Chromosomen des Weibchens dem Y-Chromosom des Männchens gleichgesetzt; die späteren Untersucher identifizierten sie aber alle bestimmt mit dem X-Chromosom des Männchens, wenn sie auch etwas kleiner sind.

Nun folgte aber Schlag auf Schlag Entdeckung auf Entdeckung, und wir stehen noch mitten in der Jagd nach Heterochromosomen im Pflanzenreich. In der letzten Zusammenstellung, die OLAVI MEURMAN 1925 gegeben hat, sind mit seinen eigenen Funden bereits 21 Fälle aufgezählt, von denen 19 als ganz sicher angesehen wurden. Sie verteilten sich auf elf Gattungen aus acht ganz verschiedenen Familien. Seitdem mußten zwei wieder gestrichen werden, dafür sind wohl eine Reihe neuer Arten, aber keine neuen Gattungen dazugekommen. Tabelle 9 (S. 62) bringt alle mir bekannten Fälle; der Vollständigkeit halber sind auch die Lebermoose, die, wie wir sahen, von LORBEER mit großem Erfolg auf Heterochromosomen durchsucht worden sind, aufgenommen worden.

In den Abbildungen 45 bis 53 sind aus den Originalarbeiten besonders instruktive Bilder für die Heterochromosomen der meisten Gattungen von Blütenpflanzen, die in der Tabelle aufgezählt sind, wiedergegeben. Außerdem sind in Abb. 54 eine Anzahl Mikrophotographien reproduziert, die sich auf *Melandrium* beziehen.

In allen genau untersuchten Fällen bei Blütenpflanzen — über die Lebermoose vergleiche man S. 14 — liegt der *Lygaeus*-Typus mit einem größeren X-Chromosom und einem kleineren Y-Chromosom vor. (Über das angenommene Vorkommen des *Protenor*-Typus mit einem X- aber keinem Y-Chromosom vgl. den Zusatz zu Tabelle 9, S. 62.)

Ohne Parallele im Tierreich ist das Verhalten von *Rumex Acetosa* (nach KIHARA und ONO 1923, später auch Y. SINOTO 1924) und dem nächstverwandten *R. thyrsiflorus* (MEURMAN), wo einem X-Chromosom zwei Y-Chromosomen gegenüberstehen (Abb. 45 und 46). Man kann sich das ja durch den Zerfall eines größeren Y-Chromosoms erklären oder durch die Verklebung von zwei X-Chromosomen. Es sieht aber nach den Zeichnungen der Autoren und vor allem nach

1) Im Folgenden wird deshalb zwischen Geschlechtschromosomen als dem weiteren und Heterochromosomen als dem engeren Begriff unterschieden.

Abb. 45 bis 53. Heterochromosomen bei Blütenpflanzen

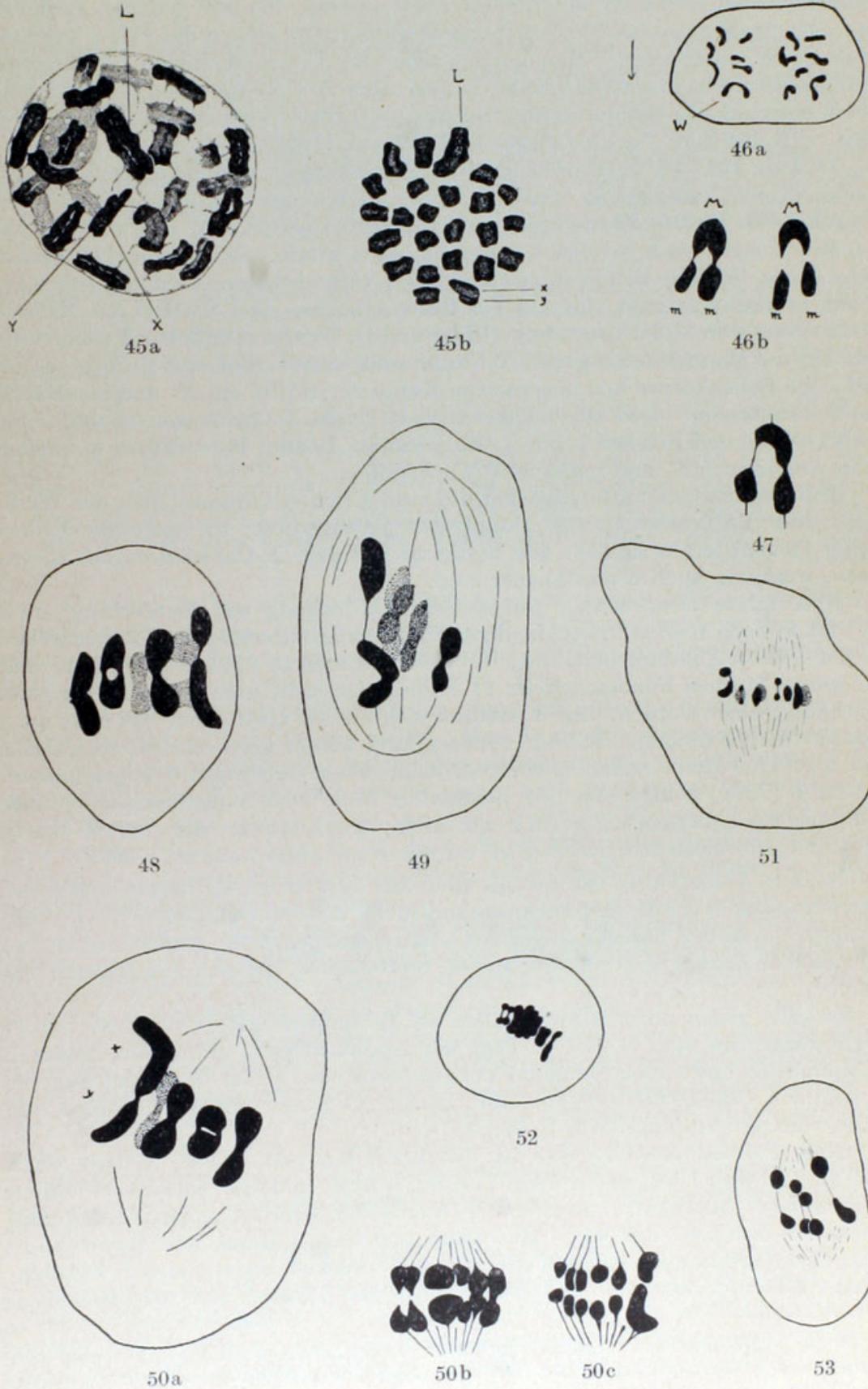


Abb. 45. *Elodea gigantea*, a Diakinese, b Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung (SANTOS, 1923). Abb. 46. *Rumex Acetosae*, a Heterochromosomengruppe aus der Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung, Seitenansicht, b zwei Äquatorialplatten der zweiten Reifungsteilung; die linke liefert Männchen-, die rechte Weibchenbestimmer (KIHARA und ONO, 1923). Abb. 47. *Rumex thyrsiflorus*. Wie Abb. 45a. 3100  $\times$ . (MEURMANN, 1925.) Abb. 48. *Humulus Lupulus*, einige Chromosomenpaare aus der ersten Reifungsteilung in Seitenansicht, rechts die XY-Gruppe. 1700  $\times$ . (WINGE, 1923.) Abb. 49. *Humulus japonicus*. Wie Abb. 46. 1700  $\times$ . (WINGE, 1923.) Abb. 50. *Melandrium album*. a einige Chromosomenpaare aus der Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung; links die XY-Gruppe. 1700  $\times$ . (WINGE, 1923); b einige Chromosomenpaare aus der ersten Reifungsteilung der Pollenmutterzelle, c ebenso aus dem Embryosack. (BLACKBURN, 1923.) Vgl. auch die Abb. 54, S. 61 und 63, S. 89. Abb. 51. *Populus trichocarpa*. Erste Reifeteilung der Pollenmutterzelle, Seitenansicht, links die beiden Heterochromosomen. 3100  $\times$ . (MEURMAN, 1925) Abb. 52. *Urtica dioica*. Erste Reifeteilung der Pollenmutterzelle, Seitenansicht, links die Heterochromosomen. 3100  $\times$ . (MEURMAN, 1925.) Abb. 53. *Valeriana dioica*. Reifeteilung der Pollenmutterzelle, Anaphase in Seitenansicht, rechts die Heterochromosomen. 3100  $\times$ . (MEURMAN, 1925) (Abb. 45, 46, 48 bis 50 aus BĚLAŘ, 1923)

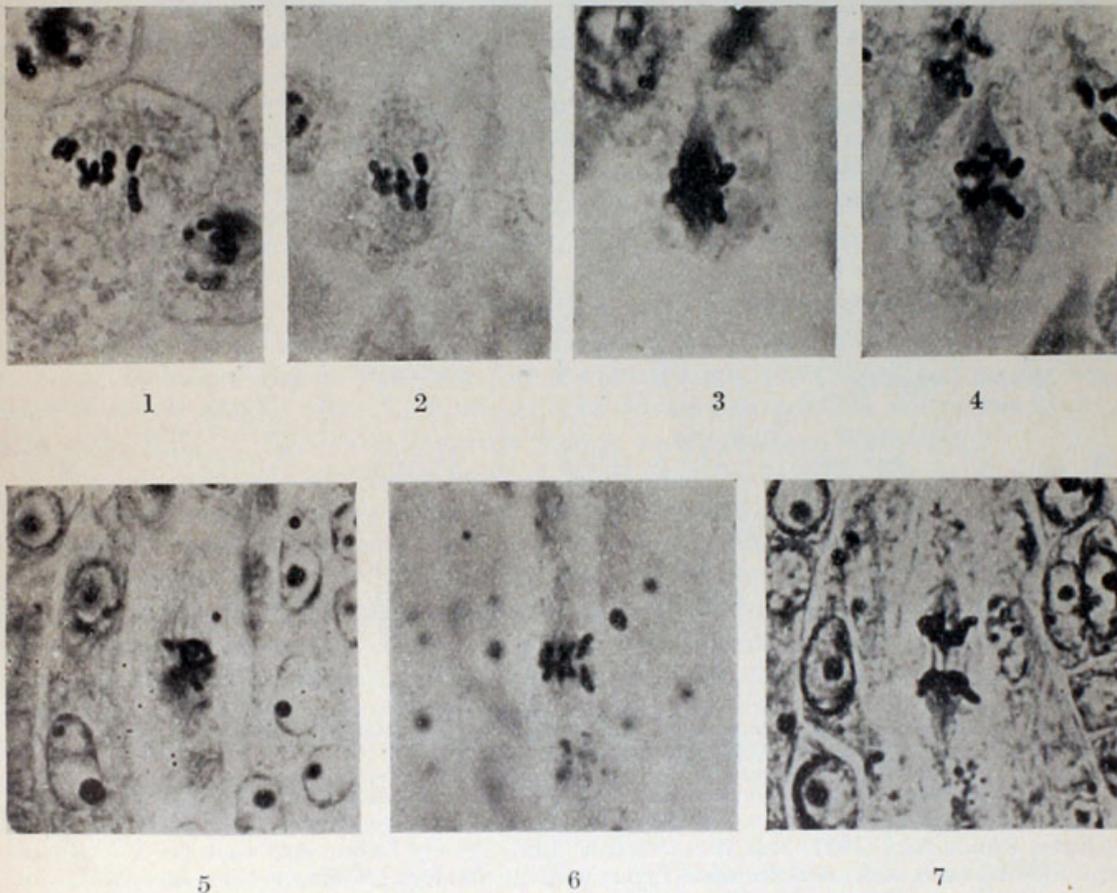


Abb. 54. *Melandrium*. Heterochromosomen. 1 bis 4 vom Männchen, erste Reifeteilung in Seitenansicht, 3 zeigt die Insertion des XY-Paares (rechts) an der Spindel, 4 frühe Anaphase. 5 bis 6 vom Weibchen, erste Reifeteilung, 5 Ringform des XX-Paares, 6 und 7 frühe Anaphasen, XX-Paar, rechts. Das Y-Chromosom liegt stets oben. 1000  $\times$ . (Nach BĚLAŘ, 1925)

Tabelle 9

Übersicht der getrenntgeschlechtigen Kormophyten mit Heterochromosomen, in Klammern die erschlossenen, nicht direkt beobachteten Zahlen.

(Nach O. MEURMAN 1925, ergänzt und verbessert)

Lfd. Nr.	Spezies	Chromosomenformeln		Untersucht von
		♂ Gameten	♀ Gameten	
1	<i>Sphaerocarpus Donnellii</i>	7+Y	7+X	ALLEN (1917), LORBEER (1927)
2	.. <i>teranus</i>	7+Y	7+X	SCHACKE (1919), LORBEER (1927)
3	.. <i>terrestris</i>	7+Y	7+X	LORBEER (1927)
4	<i>Riella helicophylla</i> . . .	7+Y	7+X	..
5	<i>Riccia Bischoffii</i> <sup>1)</sup> . . .	7+Y	7+X	..
6	<i>Pellia Fabbroniana</i> . . .	7	7+X+X	..
7	.. <i>Neesiana</i> . . .	7	7+X+X	..
8	<i>Populus tremula</i> . . .	18+X 18+Y	(18+X)	BLACKBURN u. HARRISON (1924)
9	.. <i>trichocarpa</i> . .	18+X 18+Y	(18+X)	MEURMAN (1925)
10	.. <i>balsamifera</i> . .	18+X 18+Y	(18+X)	..
11	.. <i>Simoni</i> . . .	18+X 18+Y	(18+X)	..
12	<i>Salix viminalis</i> . . .	18+X 18+Y	18+X	BLACKBURN u. HARRISON (1924)
13	.. <i>lucida</i> . . . . .	37+X 37+Y	(37+X)	HARRISON (1926)
14	.. <i>aurita</i> . . . . .	37+X 37+Y	(37+X)	..
15	.. <i>cinerea</i> . . . . .	37+X 37+Y	(37+X)	..
16	.. <i>Andersoniana</i> . .	56+X 56+Y	(56+X)	..
17	<i>Humulus Lupulus</i> . . .	9+X 9+Y	(9+X)	WINGE (1923)
18	.. <i>japonicus</i> . . .	9+X 9+Y	(9+X)	WINGE
19	<i>Cannabis sativa</i> . . . .	9+X 9+Y	(9+X)	HIRATA (1924)
20	<i>Urtica dioica</i> <sup>2)</sup> . . . . .	23+X 23+Y	(23+X)	MEURMAN (1925)
21	<i>Rumex Acetosa</i> . . . . .	6+X 6+Y+Y	(6+X)	KIHARA u. ONO (1923); SINOTO (1924)
22	.. <i>thyrsiflorus</i> . . .	6+X 6+Y+Y	(6+X)	MEURMAN (1925)
23	.. <i>arifolius</i> . . . . .	6+X 6+Y+Y	(6+X)	KIHARA u. ONO (1926)
24	.. <i>nivalis</i> . . . . .	6+X 6+Y+Y	(6+X)	..
25	<i>Melandrium album</i> . . .	11+X 11+Y	(11+X)	BLACKBURN, WINGE (1923), HEITZ, MEURMAN (1925)
26	.. <i>rubrum</i> . . . . .	11+X 11+Y	11+X	BLACKBURN, MEURMAN (1925)
27	.. <i>alb.+rubrum</i>	11+X 11+Y	11+X	BLACKBURN, BĚLAŘ (1924)
28	<i>Valeriana dioica</i> . . . .	7+X 7+Y	(7+X)	MEURMAN (1925)
29	<i>Helodea gigantea</i> . . . .	23+X 23+Y	(23+X)	SANTOS (1923)
30	.. <i>canadensis</i> . . . .	23+X 23+Y	(23+X)	.. (1924)
31	<i>Dioscorea sinuata</i> <sup>2)</sup> . . .	17+X 17	17+X	MEURMAN (1925)

1) Die Geschlechtschromosomen sind morphologisch unterscheidbar, für ihre Funktion spricht nur ihr Verhalten bei der Reduktionsteilung.

2) Bezeichnet die nicht ganz sicheren Fälle. Bei *Urtica dioica* und *Dioscorea sinuata* hat MEURMAN selbst noch etwelche Zweifel, die, für *Dioscorea* wenigstens, sehr gestiegen sind, seitdem JÖRGENSEN (1927) und WINGE selbst (1927) gezeigt haben, daß auch bei *Vallisneria spiralis* nicht nur nicht der Protenor-Typus vorliegt, sondern überhaupt keine morphologisch unterscheidbaren Geschlechtschromosomen vorhanden sind. Bei *Cannabis* fand Mc PHEE, der gleichzeitig mit HIRATA arbeitete (1924), keine Heterochromosomen. Doch erscheint die Untersuchung HIRATAS zuverlässiger. Er gibt übrigens nur für die Sippe „Togichi“ einen Unterschied der Geschlechtschromosomen an, bei der Sippe „Karafuto“ vermißte er ihn selbst (S. 71).

den Messungen ONOS (1926) ganz so aus, als ob der Y-Komplex größer gewesen sein müßte als das X-Chromosom, während die Y-Chromosomen doch sonst kleiner sind, als die X-Chromosomen.

Sehr merkwürdig liegen die Verhältnisse bei *Rumex Acetosella*. MEURMAN (1925) hatte für das Männchen zweierlei Gameten angegeben, die einen mit der Formel  $19+X+X$ , die andern mit der Formel  $19+X$  (also einen modifizierten *Protenor*-Typus. Für die Gameten des Weibchens schloß er auf  $19+X+X$ . Seitdem hat KIHARA diese Art sehr eingehend untersucht (zuletzt 1927) und auch MEURMAN'S Originalpräparate verglichen. Die normalen Männchen weisen nach ihm diploid 42 Chromosomen auf, darunter sechs große, unter sich gleiche, die in verschiedener Weise Komplexe (Ringe) bilden und bei der Reduktions- teilung regelmäßig verteilt werden. Eines von diesen sechs fehlte bei einem der von MEURMAN studierten Männchen (das also diploid 41 Chromosomen besaß). Es läßt sich nun nicht feststellen, ob der von MEURMAN gefundene tripartite Komplex einen Komplex Geschlechtschromosomen darstellt. Er könnte durch Verklebung von zwei der großen Chromosomen entstanden sein. — KIHARA fand auch ein Männchen mit 43 Chromosomen.

Endlich bleiben noch genug Fälle, wo auch die neuesten, sorgfältigsten Untersuchungen keine Heterochromosomen, besser gesagt, keinen oder doch keinen sicheren Unterschied zwischen einem X- und einem Y-Chromosom, aufzudecken vermochten. So ging es bei *Spinacia* schon WINGE (1923), und nach MEURMAN gehören *Bryonia dioica*, *Ribes alpinum*, *Carica Papaya* und auch eine *Dioscorea (caucasica)* nebst dem verwandten *Tamus communis* hierher, während *D. sinuata* nach ihm sehr wahrscheinlich ein X- aber kein Y-Chromosom hat. Nach C. YAMPOLSKY ist auch *Mercurialis annua* hierher zu rechnen, ferner nach SUGIURA (1927) *Aucuba japonica* und *Myrica rubra*.

In all diesen Fällen negativer Ergebnisse, *Bryonia dioica* ausgenommen, wurde freilich nur die viel leichter zu prüfende männliche Pflanze untersucht. Es ist noch möglich, daß bei der einen oder anderen Spezies das Weibchen heterogametisch ist und ein X- und ein Y-Chromosom führt. Besonders *Mercurialis annua* sollte darauf geprüft werden, wenn BITTERS Angabe (1909), daß in der Nachkommenschaft isolierter Weibchen auch einige Männchen auftreten können, nicht auf einem Versehen (bei der Isolierung?) beruht, das hier ja besonders leicht möglich ist. Er fand bei acht Versuchen auf 723 Weibchen 21 ♂, also etwa 2,8%. Nur zwei Versuche gaben ausschließlich Weibchen.

Finden sich, wie bei *Salix* nach J. W. HARRISON (1926a, b), in derselben Gattung diploide und polyploide (tetra- und hexaploide) Spezies, so ist das Geschlechtschromosomenpaar doch nur einmal vorhanden. Da man nicht wohl annehmen kann, daß die Heteroploidie schon vor der Differenzierung der Geschlechtschromosomen bestand, glaubt GATES (1926), daß nachträgliche Veränderungen bei oder nach der Vermehrung der Chromosomen eingetreten sind, und man also nicht mit HARRISON das einmalige Vorhandensein des Geschlechtschromosomenpaares gegen die laufenden Ansichten über das Zustandekommen der Polyploidie ins Feld führen dürfe. Nicht zu umgehen ist dabei aber die sehr merkwürdige Umwandlung von Geschlechtschromosomen in gewöhnliche (Auto-) Chromosomen.

Es ist ganz sicher, daß es bei *Melandrium* die Pollenkörner mit dem größeren X-Chromosom sind, die rascher auskeimen oder ihre Schläuche rascher wachsen lassen, und es hat — seit WINGE (1923) — auch nicht an Stimmen gefehlt, die dafür das Plus an Chromosomensubstanz verantwortlich machten, das diese weibchenbestimmenden Pollenkörner in dem X-Chromosom mit bekommen (das

aber gegenüber der ganzen Chromosomengarnitur natürlich nur sehr klein ist). Umgekehrt soll ja, nach der Hypothese von SCHLEIP und LENZ, das weibchenbestimmende Spermatozoon im Tierreich durch das X-Chromosom mehr belastet und deshalb träger sein, und so hier das Überwiegen der Männchen in der Nachkommenschaft zustande kommen.

Nach der oben erwähnten Annahme müßte eigentlich ein konstanter Unterschied aller männchenbestimmenden Pollenkörner von allen weibchenbestimmenden hinsichtlich ihrer Befähigung zum Transport der Spermakerne vorhanden sein, weil ein konstanter Unterschied in der Größe der Heterochromosomen vorhanden ist. Halten wir dem die Tatsache entgegen, daß sich ein Unterschied in der Geschwindigkeit nur im Durchschnitt findet, und genug männchenbestimmende generative Kerne immer noch schneller ans Ziel gelangen, als, unter gleichen Umständen, viele weibchenbestimmende, so steigen Zweifel an der Berechtigung auf, das Mehr an Chromosomensubstanz so ohne weiteres zur Erklärung zu verwenden.

Nun kann man ja gewiß die Annahme so verteidigen, daß man sagt, der Unterschied in der Menge an Chromosomensubstanz sei nur eine der Ursachen, von denen die größere Schnelligkeit der Weibchenbestimmer abhängt. Aber auch diese schon bescheidenere Position scheint mir schwer zu halten gegenüber der Tatsache, daß es bei *Melandrium* einerseits Männchen gibt, deren Pollen den Vorteil der Weibchenbestimmer bei dem Wettbewerb um die Eizellen ganz ausgesprochen zeigt, andererseits auch solche, bei denen der Nachweis kaum gelingt (CORRENS 1921). Es ist nicht anzunehmen, daß bei diesen letzteren kein Unterschied in der Größe des X- und des Y-Chromosomes vorhanden sei. Alle untersuchten Männchen zeigten — nach BLACKBURN, WINGE, BÉLAŘ (1924), MEURMAN und HEITZ (1925), nach diesem auch die Präparate STRASBURGERS — etwa dasselbe Größenverhältnis von X- und Y-Chromosom.

Bedenklich stimmt auch das Verhalten von *Rumex Acetosa* und *thyrsiflorus*. Nach den Abbildungen von KIHARA und ONO einerseits, von MEURMANN andererseits ist, wie wir schon sahen, das Volum der beiden Y-Chromosomen, die hier dem X-Chromosom gegenüberstehen, eher größer als das Volum dieses X-Chromosoms. Die eingehende Untersuchung ONOS (1926) hat das nur bestätigt. Wenn man die Fläche, die das X-Chromosom bedeckt, gleich 100 setzt, so ist die von den beiden Y-Chromosomen bedeckte gleich 139. Die Massen müssen, da es sich um annähernd zylindrische Gebilde handelt, ungefähr im gleichen Verhältnis stehen. Und doch sind gerade hier bei *Rumex* die Pollenkörner, die das X-Chromosom führen, im Wettbewerb um die Eizellen sehr stark im Vorteil, wie wir sahen (S. 57), mehr noch als die entsprechenden bei *Melandrium*. Auf diesen Widerspruch hat schon MEURMAN hingewiesen.

Zweifelloos kommt dem Nachweis, daß auch bei den Pflanzen Geschlechtschromosomen vorkommen, eine sehr große Bedeutung zu. Man kann dieser Gruppe von Tatsachen aber, den andern drei gegenüber, nur den Vorzug größerer Sinnfälligkeit zugestehen. Je nach dem Objekt ist bald der eine, bald der andere Weg, den Vorgang der Geschlechtsbestimmung aufzuklären, aussichtsreicher oder allein gangbar.

Die Versuche, die männchenbestimmenden und die weibchenbestimmenden Pollenkörner an ihrer Größe zu unterscheiden, sind bis jetzt ohne Ergebnis geblieben (während ja die Messungen an den Spermatozoen mancher Säugetiere eine deutlich zweigipflige Kurve ergeben haben, die mit den zweierlei Spermatozoiden in Zusammenhang zu bringen nahe liegt).

Bei *Elodea* hat zwar SANTOS (1923) nachgewiesen, daß von den vier Körnern der ganz jungen Pollentetrade jene zwei, die ein Y-Chromosom enthalten, merklich kleiner sind, als jene zwei, die ein X-Chromosom mitbekommen; der Unterschied verschwindet aber z. T. wieder.

TISCHLER (1925) machte für *Melandrium* sehr wahrscheinlich, daß von den Pollenkörnern, die in ihrer Größe sehr schwanken, die kleineren vorwiegend die Männchenbestimmer sind. Er ließ nämlich die Körner — teils unbeeinflußt, teils nach Behandlung mit Alkoholdämpfen — auf Zuckergelatine auskeimen

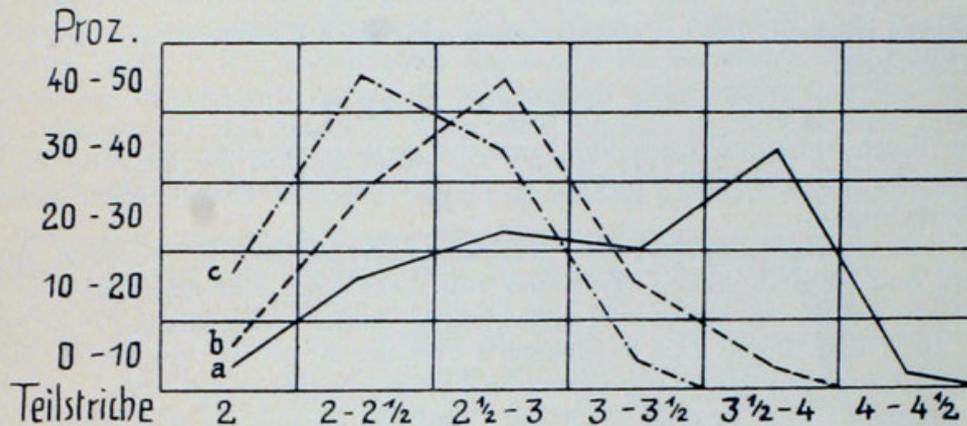


Abb. 55. Beziehungen zwischen Größe der Pollenkörner und Keimung auf künstlichem Substrat bei *Melandrium rubrum*. a sämtliche Körner, b gekeimte Körner, c gekeimte Körner nach Alkoholbehandlung. (Nach TISCHLER, 1925)

und fand, daß die größten, am schönsten aussehenden überhaupt nicht keimten, und daß die kleineren Körner der Alkoholwirkung am besten widerstehen (Abb. 55). Zusammen mit der Tatsache (S. 333), daß nach der Wirkung der Alkoholdämpfe die relative Zahl der Männchen in der Nachkommenschaft deutlich gesteigert ist, spricht dieser Befund wirklich dafür, daß unter den kleineren Körnern mehr Männchenbestimmer vorhanden sind, wenn auch wohl noch nicht jede Fehlerquelle ausgeschlossen wurde.

#### Andere experimentelle Versuche, den Modus der Geschlechtsbestimmung im Rahmen der Theorie aufzuklären

##### 1. STRASBURGERS Versuch mit Tetradenpollen

Es ist nun noch einer Versuchsanstellung zu gedenken, die STRASBURGER (1910) sich für *Helodea canadensis* ausgedacht hat. Sie sollte zeigen, ob das männliche Geschlecht heterogametisch ist, und ob die Männchenbestimmer und Weibchenbestimmer bei der Reduktionsteilung entstehen. Über der Durchführung ist STRASBURGER hinweggestorben, und das bisherige Ergebnis ist<sup>1)</sup> nicht eindeutig. Der Versuch hat auch jetzt durch den Nachweis der Geschlechtschromosomen bei *Helodea* viel an Interesse verloren, sei aber der Methode wegen nicht übergangen.

Bei *Helodea canadensis* bleiben die vier Pollenkörner, die aus einer Mutterzelle entstehen, zu einer „Tetrade“ vereinigt, gerade wie die vier Sporen von *Sphaerocarpus*, denen sie homolog sind. Treffen unsere Annahmen zu, so müssen — von abnormen Fällen abgesehen — immer zwei Körner der Tetrade Männchen-

1) Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Professor E. KÜSTER.

bestimmer, zwei Körner Weibchenbestimmer sein. Bringt man nun auf die Narben der Blüten eines Weibchens nur je eine einzige Tetrade, so sollten, da genug Samenanlagen in den Fruchtknoten vorhanden sind, aus jeder Bestäubung immer zwei Männchen und zwei Weibchen hervorgehen oder, falls weniger als vier Nachkommen entstehen, gleichzeitig nie mehr als zwei Männchen oder zwei Weibchen — immer vorausgesetzt, daß die Tetradenbildung normal verläuft. (Natürlich könnte auch eine größere, aber genau bestimmte Tetradenzahl,  $n$ , verwendet werden. Es dürften dann nie mehr als  $\frac{n}{2}$  Weibchen beobachtet werden.)

Zu beachten ist noch, daß bei *Helodea canadensis* auch Zwitter — wohl sekundäre — vorkommen.

## 2. NOLLS Versuche

An dieser Stelle soll auch der Versuche gedacht werden, die NOLL (1907) mit *Cannabis sativa* anstellte, obwohl sie zu den aus ihnen abgeleiteten Schlüssen nicht berechtigen.

Er untersuchte zunächst die Nachkommenschaften, die einzelne knapp ernährte und deshalb kleine Weibchen mit beliebigen Männchen gaben, jede für sich, und fand bei ihnen sehr verschiedene Zahlenverhältnisse, die zwischen 100 M : 10 W und 100 M : 12,5 W einerseits und 100 M : 800 W und 100 M : 900 W andererseits schwankten. (Die absoluten Zahlen werden leider weder hier noch später gegeben.) Das beweist für NOLL, „daß das Geschlecht der Nachkommen bei den diöcischen Angiospermen nicht von der Mutter bestimmt wird“.

Dann wurden zahlreiche isolierte Weibchen in zwei Versuchen mit dem Pollen je eines einzigen Männchens „möglichst ökonomisch“ bestäubt und die Früchtchen der beiden Versuche, immer von allen Weibchen zusammen, ausgesät und die Nachkommen ausgezählt. Der eine gab auf 100 M 117,3 Weibchen, der andere auf 100 M 121,6 W. Daraus schließt NOLL, „daß das typische Geschlechtsverhältnis in der Nachkommenschaft nicht einer Mutter, sondern der eines Vaters gegeben ist, daß also die Geschlechtsbestimmung durch den Vater, bzw. durch die väterlichen Sexualzellen erfolgt“. „Diese Sachlage setzt aber voraus, daß der Vater zweierlei Geschlechtszellen hervorbringt, solche, die Männchen und solche die Weibchen zeugen.“

Ich kann in den beiden Versuchsreihen keinen Beweis für diese — ja richtige — Vorstellung finden. Sie unterscheiden sich wesentlich nur in der statistischen Behandlung des Materiales. Das eine Mal wird die sicher sehr kleine Nachkommenschaft jeder einzelnen Mutter getrennt, das andere Mal die viel umfangreichere aller Mütter zusammen ausgezählt. Die einzelnen Ergebnisse der ersten Versuchsanstellung hätten gewiß, zusammengezählt, auch eine ähnliche Verhältniszahl gegeben, wie sie bei der zweiten Versuchsanstellung herauskam; und die Weibchen dieser zweiten hätten, einzeln untersucht, sicher auch starke Schwankungen aufgewiesen, wie sie für die erste Versuchsanstellung angegeben werden, wenn sie keine größeren Nachkommenschaften gaben. Die Ergebnisse erklären sich ebensogut durch die alte Vorstellung einer Zufallsentscheidung beim Kampf der weiblichen Tendenz im Ei und der männlichen im Spermakern, von der NOLL im Grunde nicht loskam, wenn er allen männlichen Keimzellen dieselbe männliche Tendenz zuschrieb und sie nur nach ihrer Valenz, der Tendenz der Eizellen gegenüber, in zwei Klassen zerfallen ließ.

### Welches Geschlecht ist heterogametisch?

Es ist sicher eines der merkwürdigsten Ergebnisse der modernen Genetik, daß im selben Verwandtschaftskreis, dem der Insekten, bald das männliche

Geschlecht die zweierlei Keimzellen hervorbringt, also heterogametisch ist, bald (bei den Schmetterlingen) das weibliche. Das kann doch nur so zu erklären sein, daß der Mechanismus der Geschlechtsbestimmung erst eingerichtet wurde, nachdem sich die Gruppe der Insekten schon als solche abgesondert hatte.

Bei den Blütenpflanzen würde eine derartige Mannigfaltigkeit nicht überraschen, denn hier ist die Geschlechtertrennung sicher vielfach, ja gewöhnlich, nach der Familien- und selbst nach der Gattungsbildung eingetreten. In allen bis jetzt genauer untersuchten Fällen hat sich aber hier dasselbe Geschlecht, das männliche, als das heterogametische herausgestellt. Die einzige, wohl sichere Ausnahme ist einstweilen *Fragaria*. Schon MORGAN, STURTEVANT, MULLER und BRIDGES (1915, S. 79) haben nach RICHARDSON'S Versuchen mit *Fragaria virginiana* und *chiloensis* (1914) auf die Möglichkeit hingewiesen, daß hier das weibliche Geschlecht die beiderlei Keimzellen bilde. Auch VALLEAU (1923) ist, wie ich nachträglich ersehen habe, bei seinen Versuchen mit den verschiedenen Geschlechtsformen der *Fragaria virginiana* zu dem gleichen Ergebnis gekommen.

Ich selbst untersuchte unsere einheimische *Fragaria elatior*. Sie ist getrenntgeschlechtig, aber anscheinend nicht so streng wie *Melandrium*. Ich konnte rein und fast rein männliche Pflanzen und rein weibliche unterscheiden; die Nüßchen, die die nicht rein männlichen Pflanzen hervorbrachten, haben nicht gekeimt, während die der weiblichen sehr gut aufgingen. Die physiologische Trennung der Geschlechter war also im Grund ganz scharf.

Die Bestäubung mit sehr viel und sehr wenig Pollen hat mir nun in umfangreichen Versuchen ungefähr die gleiche Verhältniszahl der beiden Geschlechter gegeben. Von 1034 Pflanzen, die mit viel Pollen erzeugt worden waren, waren 509, gleich 49,22%, weiblich und 525, gleich 50,77±1,55%, rein männlich oder nahezu so. Von 1394 Pflanzen, die durch Bestäubung mit wenig Pollen erzielt worden waren, waren 708, gleich 50,78%, weiblich und 685, gleich 49,29±1,37%, rein männlich oder nahezu so. Beide Versuche zusammen geben 50,12% Weibchen mit einem wahrscheinlichen Fehler von 1,01%, während die Abweichungen davon bei Verwendung von viel und wenig Pollen nur 0,30% ausmachen.

Es ist demnach hier gar keine Wirkung einer Konkurrenz zu spüren. Entweder sind also nur einerlei Pollenkörner vorhanden, oder es fehlt an jeglichem Unterschied in der Tauglichkeit der männchen- und weibchenbestimmenden Körner, was weniger wahrscheinlich ist.

Von allen Bastardierungen, die ich mit *Fragaria elatior* versucht habe, gab nur eine ein positives Resultat: die Ananaserdbeere (*F. grandiflora*), die zwittrig und etwas andromonöisch ist, bestäubt mit Pollen des *F. elatior*-Männchens. Die umgekehrte Verbindung gab keine keimfähigen Nüßchen. Die zahlreichen Bastardindividuen waren, besonders in der Wüchsigkeit, ungleich, aber alle männlich. Das Gynaeceum war reduziert und der Ansatz null; das Androeceum sah dagegen gut aus. Die Antheren sprangen auf und entließen auch oft viel gelben Pollen. Ich erhielt aber keinen Ansatz, als ich Weibchen der *F. elatior* und die Ananaserdbeere, die zur Herstellung des Bastardes gedient hatte, damit bestäubte. Die Versuche sollen aber in größerem Maßstab wiederholt werden<sup>1)</sup>.

Mit diesen experimentellen Ergebnissen stehen die einer zytologischen Untersuchung meines Materiales in Einklang, die Herr Professor KIHARA (1926) ausgeführt hat, und die mit großer Wahrscheinlichkeit Heterochromosomen beim weiblichen Geschlecht ergaben. Die diploide Chromosomenzahl ist bei beiden

1) Bei neuen Versuchen gaben sowohl Weibchen der *F. elatior* als kastrierte Blüten der Ananaserdbeere mit dem Pollen des Bastardes einige keimfähige Nüßchen. Die Sämmlinge haben noch nicht geblüht. (Zus. b. d. Korr.)

Geschlechtern 42. Bei der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen treten 21 bivalente Chromosomen auf, die regelmäßig auf die Tochterzellen verteilt werden. Bei der Reduktionsteilung in den Embryosackmutterzellen fand KIHARA dagegen 20 bivalente und zwei univalente, ungleich große Chromosomen,  $\alpha$  und  $\beta$ , die sich erst nach der Teilung der bivalenten der Länge nach spalten. In der homöotypischen Kernplatte sind nur 21 Chromosomen vorhanden; vermutlich konjugieren  $\alpha$  und  $\beta$  miteinander. Das Verhalten entspricht dem der Wanze *Oncopeltus* (wo jedoch das männliche Geschlecht heterogametisch ist). ICHIJIMA, der neuerdings (1926) auch *F. elatior* untersucht hat, fand bei der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen nichts besonders Bemerkenswertes; die Embryosackmutterzellen hat er nicht studiert.

Ich hatte von vornherein *Fragaria* für das aussichtsvollste Versuchsobjekt gehalten, wenn man weibliche Heterozygotie bei Blütenpflanzen suchen wollte, weil bei den Rosaceen, insbesondere den Potentilleen, zu denen *Fragaria* gehört, Androdioecie vorkommt.

Daß bei *Bryonia dioica* das Männchen heterogametisch ist, kann keinem Zweifel unterliegen. BATESON (1909), der meine Versuche wiederholt und die Tatsachen nur bestätigt hat, versuchte sie — unter dem Eindruck der allbekannten Ergebnisse DONCASTERS mit *Abraaxas grossulariata* — umzudeuten, damit auch hier das Weibchen heterogametisch wäre, freilich unter Voraussetzungen und mit Konsequenzen, die von vornherein unmöglich waren. *Bryonia alba* sollte demnach zweierlei Eizellen, solche mit und solche ohne weiblichen Faktor, hervorbringen, ihre männlichen Keimzellen aber sollten alle den weiblichen Faktor besitzen. *Bryonia dioica* sollte auch zweierlei Eizellen bilden, solche mit und solche ohne den weiblichen Faktor; in allen ihren männlichen Keimzellen sei der männliche Faktor anzunehmen. Damit kann man in der Tat (auf dem Papier) die Versuchsergebnisse erklären. Es müßte dann aber unter anderm *Bryonia alba* nach Selbstbestäubung statt lauter gemischtgeschlechtiger Nachkommen entweder lauter weibliche geben (Homozygoten und Heterozygoten) — wenn der weibliche Faktor den männlichen unterdrücken sollte — oder zur Hälfte gemischtgeschlechtige, zur Hälfte weibliche — wenn der männliche und der weibliche Faktor zusammen gemischtgeschlechtige geben würden. — Ich hätte diesen Umdeutungsversuch gar nicht erwähnt, wenn er nicht noch immer in der Literatur mitgeschleppt würde und z. B. noch von O. MEURMAN neben der richtigen Deutung angeführt worden wäre.

## 2. Subdioecisten

Bei anderen zweihäusigen Pflanzen ist die Trennung nicht so scharf, wie z. B. bei *Melandrium*; es treten neben Blüten des einen Geschlechtes an demselben Individuum auch zwittrige oder solche des andern Geschlechtes auf. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle sind es dann die Männchen, die mehr oder weniger gemischtgeschlechtig oder weiblich sind (*Cirsium arvense*, *Silene Roemeri* und *S. Otites*, *Spinacia*, *Humulus*, *Valeriana dioica*, *Fragaria elatior*, *Aruncus silvester*), seltener sind es mehr die Weibchen (*Mercurialis annua*, *Urtica dioica*); bei *Cannabis* scheinen sich die Rassen verschieden zu verhalten.

Unterschiede in der Vollständigkeit der Geschlechtertrennung sind leicht verständlich, wenn man an die ja oft wiederholte, untereinander unabhängige phylogenetische Entstehung aus der Gemischtgeschlechtigkeit denkt. Die weniger scharfe Trennung beruht auf einer weniger starken Wirkung (schwächeren Valenz) der später erworbenen Realisatoren

gegenüber dem ursprünglich vorhandenen, erhalten bleibenden Anlagenkomplex, der die Gemischtgeschlechtigkeit der Stammform bedingte, aus der sich die getrenntgeschlechtige Form ableitete. Die gemischtgeschlechtige Tendenz wird, je nach der Spezies und, wie wir gleich sagen können, nach den äußeren Bedingungen, bald vollständig, bald nur mehr oder weniger weitgehend, unterdrückt. (Es handelt sich nicht um eine nur teilweise Entfernung der Faktoren für die Organe eines Geschlechtes.)

Man kann, wie wir sahen, das Verhalten, wenn es die Regel und nicht eine Ausnahme ist, mit DARWIN „Subdiöcie“ nennen und statt der andröcischen, männlichen und gynöcischen, weiblichen subandröcische und subgynöcische Individuen unterscheiden.

Ein bekanntes Beispiel unscharfer Trennung ist *Mercurialis annua*, die zuletzt und am eingehendsten von C. YAMPOLSKY (1916 bis 1920) untersucht wurde. Hier hat man das Weibchen oft männliche und zwittrige Blüten bilden sehen. Seltener, und dann in geringerer Zahl, aber auch oft genug beobachtet sind weibliche Blüten an den männlichen Pflanzen. Äußere Eingriffe, z. B. starkes Zurückschneiden, lassen die Anomalie häufiger werden. Auch das Alter ist von Einfluß, je älter das Individuum wird, desto mehr abweichende Blüten treten im allgemeinen auf. BITTER (1909) bezweifelt, ob es überhaupt Weibchen gebe, die nicht schließlich doch männliche Blüten hervorbrächten. Sicher spielen auch besondere, erbliche Dispositionen bei der Häufigkeit eine Rolle<sup>1)</sup>.

Bei *Mercurialis* können wir freilich nur aus Analogie annehmen, daß die Geschlechtsbestimmung in der oben geschilderten Weise erfolgt. Beweise fehlen; von den oben angegebenen vier Wegen sind die einen noch nicht gegangen worden, die anderen haben versagt. So hat YAMPOLSKY in einer jüngst erschienenen Arbeit (1925) das Fehlen von Geschlechtschromosomen wenigstens für das Männchen angegeben.

Beim Hanf kennen wir sie aber dank den Untersuchungen HIRATAS (1925) wenigstens für die strenger getrenntgeschlechtige Sippe Togichi: das Männchen ist heterogametisch. Wir wissen auch längst, daß beim Hanf gemischtgeschlechtige Individuen auftreten können (AUTENRIETH 1821, NEES VON ESENBECK). Schon HOLUBY (1878) zeigte, daß derartige Pflanzen in gewissen Gegenden sogar häufig vorkommen, und wies damit die Rolle nach, die eine genotypische Sippenveranlagung dabei spielt.

Daß man durch Zurückschneiden auch hier das Eintreten der Änderung befördern kann, ist lange bekannt<sup>2)</sup>. PRITCHARD (1916) brachte auf diese Weise 14 bis 20% der Männchen und alle verwendeten Weibchen dazu, Blüten des anderen Geschlechtes zu bilden<sup>3)</sup>. Schon MAUZ und AUTENRIETH (1821) haben einschlägige Beobachtungen mitgeteilt. MOLLIARD (1898) hatte auch schon gefunden, daß im Gewächshaus gezogene Männchen ihre Blüten in weibliche verwandelten. Aus 160 Früchtchen erhielt er z. B. 147 Pflanzen, von denen 119 Weibchen und 28 Männchen waren; von diesen zeigten 21 in zahlreichen Blüten Übergänge zum weiblichen Geschlecht. In einem anderen Versuch keimten von 200 Früchtchen 172, davon waren 148 Weibchen und 24 Männchen, und diese

1) Die südeuropäische und nordafrikanische Sippe *M. ambigua* ist stets  $\pm$  zwittrig und vererbt die Eigenschaft nach GILLOT (1924b) streng.

2) Mehrfach zitiert wird eine Angabe BORDAGES (1898), nach der die Verletzung der Sproßspitze männliche Individuen der *Carica Papaya* zur Bildung weiblicher Blüten veranlaßte. Der Versuch gelang bei kräftigen Pflanzen wiederholt. Doch ist die Species nicht einfach diöcisch, sondern bietet nach SOLMS (1893) und USTERI (1907) recht verwickelte Geschlechterverteilung; speziell sind wirkliche Männchen nach USTERI sehr selten.

3) Sollte sich das bestätigen, so würde es lehrreich für die sein, die aus leichterer Beeinflussbarkeit auf Heterogametie schließen möchten.

wiesen sämtlich Übergänge zum weiblichen Geschlecht auf. Nach seinen Versuchen konnte weder die chemische Natur des Bodens, noch dessen Feuchtigkeitsgrad, noch die Temperatur daran schuld sein; die Umwandlung mußte durch die geringere Lichtintensität, die im Gewächshaus herrschte, bedingt worden sein.

Diese Angaben sind neuerdings von SCHAFFNER (1921) und MACPHEE (1924) durchaus bestätigt worden. Hanf-Sippen, die im Sommer im Freien aufgezogen scharf getrennte Männchen und Weibchen hervorbringen, geben bei der Aussaat während der Wintermonate im Gewächshaus, infolge der herabgesetzten Beleuchtung, sehr viel gemischtgeschlechtige Individuen. Die Änderung traf

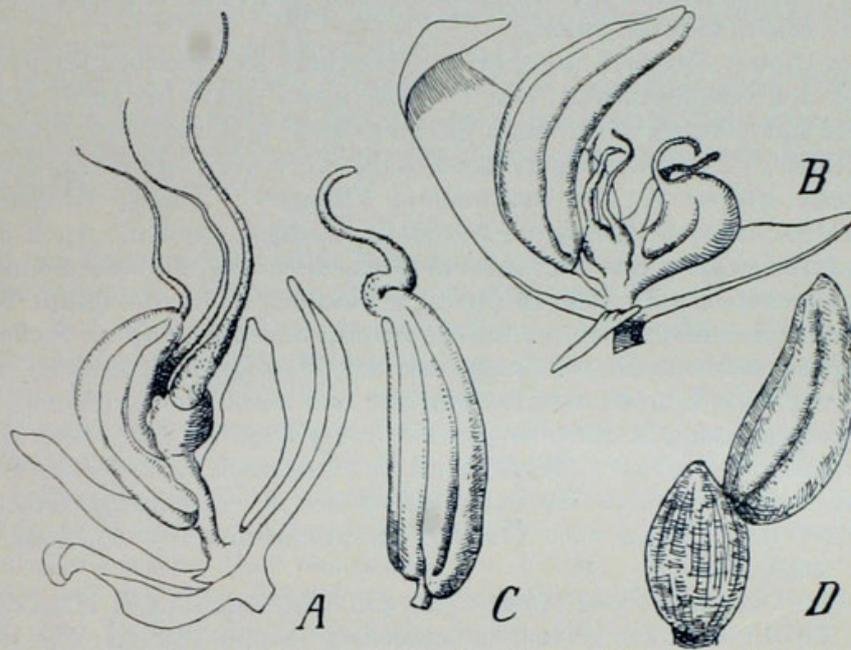


Abb. 56. *Cannabis sativa*. A Blüte mit Staubgefäß, mit Narbe und damit verwachsen ein Fruchtknoten mit zwei Narben. B Blüte mit einem normalen Staubblatt und einer Mittelbildung zwischen Staubblatt und Fruchtknoten. C Anthere mit Narbe. D Fruchtknoten, der seitlich eine Anthere trägt. Etwas vergrößert. (Nach J. H. SCHAFFNER, 1921)

aber hier sowohl die Männchen als die Weibchen. Beide Geschlechter behalten dabei ihren Habitus, so daß die mehr oder weniger gemischtgeschlechtigen Individuen ohne weiteres als veränderte Männchen oder veränderte Weibchen bestimmt werden können. Das lehrt sehr deutlich, daß es sich um eine phänotypische Änderung handelt; der Habitus ist der Beweis der vorhergegangenen genotypischen Bestimmung und ist offenbar nicht, oder doch nicht so leicht, beeinflussbar. SCHAFFNER fand bis zu 88 % der weiblichen und bis zu 84 % der männlichen Individuen verändert. Die gemischtgeschlechtigen Blüten sind gewöhnlich deutlich monströs, wie schon AUTENRIETH fand (Abb. 56). Dabei sind wenigstens die Gynäceen fast immer steril, wenn es sich um veränderte Männchen handelt<sup>1)</sup>.

1) Eine Sippe, die von mir im Winter in dem der Vermehrung dienenden Gewächshaus aufgezogen wurde, war stark subdiöcisch. Es bestand aber eine scharfe Grenze zwischen den weiblichen, unverändert bleibenden Individuen und den männlichen, die sehr oft, aber in sehr wechselnder Zahl, auch gemischtgeschlechtige, gewöhnlich deutlich monströse Blüten trugen, die fast immer steril blieben. Diese Pflanzen waren auch in den extremsten Fällen von Umwandlung am Habitus noch immer als Männchen zu erkennen. Die Sippe — oder die Bedingungen — stimmte also mit der MOLLIARD überein. Die geringere Lebensdauer der Männchen, die ein Ausreifen der Früchtchen verhindern soll, kann an dem Sterilbleiben nicht schuld sein; es erfolgt offenbar gewöhnlich schon keine (oder keine normale) Embryobildung in den mehr oder weniger anomalen Gynäceen.

Der Hanf wird sich darin gewöhnlich wie der Hopfen verhalten, wo WINGE (1914) zeigen konnte, daß bei den abnormen monöcischen Pflanzen zwar die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen durchgeführt wird, diese dann aber verhungern. Bei abnormen gynomorphen Männchen waren die Pollensäcke mit sterilem Gewebe gefüllt.

HIRATA (1924) suchte das Auftreten der Blüten des anderen Geschlechtes durch die Annahme zu erklären, die Geschlechtschromosomen wären in diesen Fällen nicht „rein“, sondern dem X-Chromosom hänge etwas vom Y-Chromosom, dem Y-Chromosom etwas vom X-Chromosom an. Es ist das eine cytologische Formulierung für die physiologische Tatsache einer verschieden starken Wirkung der Realisatoren. Sie scheint mir den Nachteil zu haben, daß sie eine scharfe Trennung der Geschlechter mit vollwertigem X- und Y-Chromosom als phylogenetische Vorstufe voraussetzt (vgl. auch HIRATA 1927).

Was wir schon bei *Mercurialis*, aber auch z. B. beim Hanf, sehen, die verschieden scharfe Ausprägung der beiden Geschlechter, ist bei anderen Pflanzen noch deutlicher. So bei *Cirsium arvense* (CORRENS 1916). Hier sind die Weibchen wirklich rein weiblich. Die Männchen verhalten sich aber verschieden. Neben solchen, die sich auch bei einem recht umfangreichen Material als rein männlich erweisen, gibt es häufiger solche, die, ganz selten oder öfters, in den Köpfchen neben den männlichen richtige Zwitterblüten tragen. Einige Zählungen sind in Tab. 10 zusammengestellt.

Tabelle 10

*Cirsium arvense*, Fruchtbarkeit der subandröcischen Stöcke von verschiedenen Standorten. (CORRENS, 1916, Tab. 1 bis 6, G. A. 826 bis 829)

Tab.	Gesamtzahl der Köpfchen	Zahl der Köpfchen mit Früchtchen										außerdem Köpfchen mit Früchtchen	Gesamtzahl der Früchtchen	auf das Köpfchen	
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9				10
1	450	290	89	49	3	4	1	1	—	1	—	—		272	0,60
2A	163	70	46	6	9	7	2	—	3	2	—	3	11, 14, 15, 15, 16, 18, 18, 20, 20, 21, 21, 21, 30, 40, 61	531	3,26
2B	110	57	33	4	1	1	1	—	1	—	—	1	16, 17, 20, 22, 32, 40, 43, 53, 54, 64, 70	501	4,55
2D	218	212	4	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	15	0,07
3W	1006	1000	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	13	22	0,02
4AL	339	296	7	6	4	5	8	2	2	3	1	—	14, 15, 17, 18, 26	240	0,71
5	20	1	3	—	1	—	1	—	1	—	—	—	11, 11, 17, 34, 35, 37, 40, 43, 44, 47, 50, 55, 115	557	28
6BW	554	554	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0,0

Standort 2A und 2B lagen sehr nahe beieinander, die andern sehr weit auseinander. Sehr wahrscheinlich stammten alle Köpfchen eines Standortes von einem genotypischen Individuum. Ferner sei noch bemerkt, daß von den Früchtchen eine schwankende, oft sehr große Zahl trotz der normalen Größe, völlig taub ist, und daß die subandröcischen Stöcke selbstfertil sind.

Wie *Cirsium arvense* verhält sich auch *Valeriana dioica* (1913).

Bei *Silene Roemeri* (CORRENS 1925) ist, bei völliger Gleichartigkeit der rein weiblichen Pflanzen, die Verschiedenheit unter den pollentragenden noch größer als bei *Cirsium arvense*. Sie reicht von (seltenen) rein männlichen bis zu Individuen, die noch stark zwittrig sind (S. 73).

In allen bekannten Fällen von Subdiöcie liegt, wie stets, wenn dasselbe Individuum Blüten verschiedenen Geschlechtes hervorbringt, bloß eine phänotypische Bestimmung der einzelnen Blüte vor. Der Genotypus bleibt unverändert. Er ist also z. B. bei den einzelnen männlichen Blüten, die ein Weibchen der *Mercurialis annua* trägt, genau der gleiche, wie in den weiblichen Blüten und in der übrigen Pflanze. Es liegt kein genotypisches Mosaik vor, wenn der Phänotypus auch danach aussieht.

Mit solchen Pflanzen kann man einen Versuch machen, der bei scharfer Trennung der Geschlechter nicht möglich ist, und der theoretische Bedeutung hat. Man kann durch Selbstbestäubung Nachkommen des unvollständig getrennten Geschlechtes erzielen (Selbststerilität scheint hier nicht vorzukommen). Schon STRASBURGER (1909), BITTER (1909) und andere haben das bei *Mercurialis annua* getan und dabei von isolierten subgynöcischen Weibchen (fast) nur Weibchen, von isolierten subandröcischen Männchen nur Männchen, diese freilich in geringerer Zahl, erhalten. YAMPOLSKY (1919, 1920) hat diese Ergebnisse dann in sehr umfangreichen Versuchen bestätigt. Auch die noch etwas zwittrigen Männchen von *Valeriana dioica* gaben nur wieder Männchen (CORRENS 1913, S. 25). Ebenso sah FIGDOR (1912) aus den einzelnen weiblichen Blüten, die er an männlichen Pflanzen des *Humulus japonicus* beobachtete, nur männliche Nachkommen entstehen.

STRASBURGER (1910) erhielt von isolierten Weibchen der *Urtica dioica*, die einzelne männliche Blüten gebildet hatten, nur Weibchen. Beim Hanf beobachtete MACPHEE (1925) als Nachkommen subgynöcischer Pflanzen nur Weibchen (46 an der Zahl); von den vier Sämlingen, die er von subandröcischen Individuen erhielt, waren drei männlich, einer aber weiblich. Von den zwei Sämlingen, die ich bei dem in der Anmerkung auf S. 70 erwähnten Versuch von einer sicher männlichen Pflanze erhielt, war der eine ein typisches Männchen, der andere trug nach wenig männlichen sehr viel weibliche Blüten, die normal aussahen, aber nicht ansetzten. Der Habitus der Pflanze war männlich.

Tabelle 11

*Silene Roemeri*. Nachkommen zweier Weibchen mit fünf Pollenträgern, die verschieden stark zwittrig waren. (CORRENS, 1925)

♀	P <sub>1</sub>				F <sub>1</sub>										
	♀	± ♂ Ansatz	KW F <sub>1</sub> S	n	± ♂ Ansatz						KW	♀	%	m ±	
					sg	g	m	s	ss	o					
2 L	2H	ss—o	0,33	263	132	—	1	30	38	45	18	1,63	131	49,8	3,1
	2C	sg!! z. T. ♀	3,72	244	130	1	42	59	20	8	—	3,01	114	46,7	3,2
7 B	7A	(ss) ♂	—	189	80	—	—	6	18	38	18	1,15	109	57,7	3,6
	10D	ss	0,67	334	30	—	—	—	5	16	9	0,87	304	91,0	1,6
	2C	sg!! z. T. ♀	3,72	336	159	2	32	88	27	9	1	2,92	177	52,5	2,7
	2G	s—m	1,42	359	180	—	11	52	62	49	6	2,07	179	49,9	2,6

Die ± männlichen Individuen waren nach ihrem Ansatz, d. h. der Zahl der Kapseln, die bei freiem Abblühen gebildet wurden, in sechs Klassen gebracht worden, von sehr gut (sg) über gut (g), mäßig (m), schlecht (s) und sehr schlecht (ss) bis null (0). Der Kennwert (KW) ist ein Mittelwert für die ganze Nachkommenschaft, der aus der Frequenz der einzelnen Klassen berechnet wurde, wobei sg=5; g=4 usw. gesetzt wurde. Das Maximum war also 5, das Minimum 0. KW F<sub>1</sub>S (Spalte 4) ist der Kennwert der Nachkommenschaft der verwendeten fünf ±männlichen Versuchspflanzen nach Selbstbefruchtung. Die subandröcische Pflanze 10D ist thelygen.

*Silene Roemerii* ist einstweilen besonders eingehend untersucht (CORRENS 1925). Wir sehen von der Thelygenie ab, die auch hier vorkommt (S. 100). Die gewöhnlichen subandröcischen Stöcke geben mit den gynöcischen, den Weibchen, etwa gleichviel subandröcische und rein weibliche Nachkommen. Die Menge, in der noch Zwitterblüten bei der den Pollen liefernden Pflanze auftreten, hat gar keinen Einfluß auf das Zahlenverhältnis der Nachkommen; rein männliche und stark zwittrige geben die gleiche Prozentzahl an Weibchen. Man sieht das in Tab. 11. Befruchten sich die subandröcischen Stöcke selbst, so ist die Nachkommenschaft wieder mehr oder weniger männlich. Unter Tausenden von solchen Sämlingen trat nicht ein Weibchen auf. Der Grad der Zwitterigkeit ist aber erblich. Relativ gut ansetzende „Männchen“ geben also eine Nachkommenschaft, die relativ, im Durchschnitt, gut ansetzt, schlecht ansetzende eine im Mittel schlecht ansetzende. Auch dafür gibt Tab. 11 Belege. Wieweit die Abweichungen in derselben Nachkommenschaft auf Heterozygotie der Stamm-pflanze und auf Modifikationen zurückzuführen ist, bleibt noch genauer festzustellen. Blüten relativ gutansetzender Stöcke, kastriert und mit dem Pollen schlecht ansetzender bestäubt, geben Sämlinge, die hinsichtlich ihres Ansatzes im Durchschnitt in der Mitte zwischen den Eltern stehen; die Variabilität ist aber größer. Als Beispiel mag ein Versuch dienen, dessen Ergebnis Abb. 57 in Kurvenform bringt.

Wie eine „subandröcische“ Pflanze entstanden ist, ob durch Selbstbefruchtung, durch Befruchtung mit dem Pollen einer anderen subandröcischen, oder durch Befruchtung eines

Weibchens, hat sonst keinen merklichen Einfluß auf ihr Verhalten.

Es liegt nahe, anzunehmen, daß auch bei *Silene Roemerii* die pollenbildenden Pflanzen heterogametisch und die weiblichen homogametisch sind, und daß daneben noch besondere, vielleicht viele Anlagen vorhanden sind, die, wenn sie beim Männchen auftreten, die Bildung von mehr oder weniger zahlreichen Zwitterblüten veranlassen<sup>1)</sup>.

An *Silene Roemerii* schließt sich wohl *Silene Otites* an, obwohl hier die subandröcischen Individuen sehr viel seltener sind als die rein männlichen, so daß auch deutliche Beziehungen zu den „Intersexen“ (S. 80) bestehen. Im übrigen männliche Pflanzen tragen mehr oder weniger zahlreiche Blüten, in denen das Gynäceum tauglich ist. Es ist auch sonst hier in den Blüten der reinen Männ-

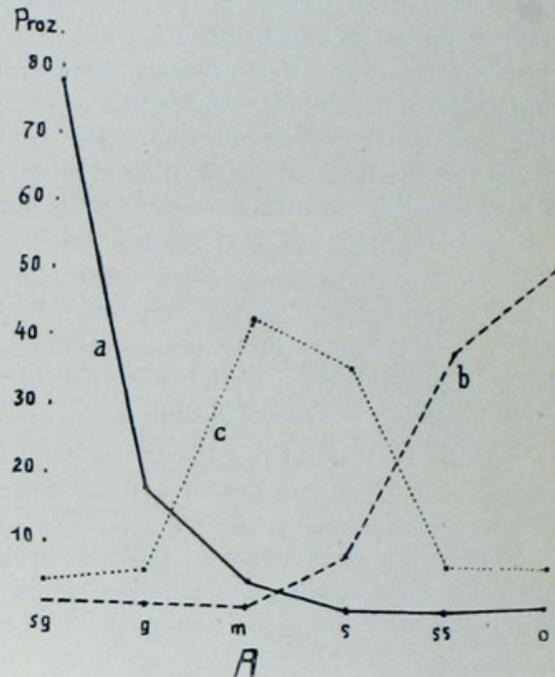


Abb. 57. *Silene Roemerii*. Ansatz der Nachkommen ± männlicher Pflanzen. a Nachkommen einer noch ziemlich stark zwittrigen, b einer stark männlichen, c der Bastarde zwischen den beiden. Auf der Abszissenachse die Ansatzklassen: sehr gut=sg, gut=g, mäßig=m, schlecht=s, sehr schlecht=ss, null=0 aufgetragen; die Ordinaten geben die prozentische Beteiligung der einzelnen Klassen an der gesamten Nachkommenschaft an

1) Herr Dr. SCHATZ hat für mich die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen verfolgt, aber keine Heterochromosomen finden können; die haploide Chromosomenzahl ist 12.

chen viel weiter entwickelt, als bei den *Melandrium*-Männchen, und hat einen deutlichen Fruchtknoten (freilich fast ohne Samenanlagen) mit drei Griffeln (der für die Gattung charakteristischen Zahl); alles freilich verkleinert, und die Griffel ohne richtige Narbenpapillen. In den Blüten der weiblichen Pflanzen sind dagegen die Staubgefäße zu kleinen Rudimenten zurückgebildet, etwa wie in denen eines gewöhnlichen *Melandrium*-Weibchens.

Ich habe die Nachkommenschaft einer ganzen Anzahl von Zwittern der *Silene Otites* aufgezogen und stets ungefähr das gleiche Ergebnis erhalten. Es traten nur rein männliche Pflanzen und männliche mit mehr oder weniger zahlreichen zwittrigen Blüten auf, kein einziges Weibchen. Das Verhalten entsprach also dem der subandröcischen Individuen der *Silene Roemeri* (S. 73) und nicht dem der *Melandrium*-Intersexe, wo ja nach Selbstbefruchtung Weibchen und Zwitter auftreten (S. 333). Weibchen der *Silene Otites*, mit dem Pollen der Intersexe bestäubt, gab Weibchen und Männchen, von denen die überwiegende Mehrzahl rein männlich waren, und nur wenige auch Zwitterblüten trugen.

Bei *Cirsium arvense* erhielt ich (1916) bei meinen ersten Versuchen von einem sich selbst überlassenen „Männchen“ neben „Männchen“ auch Weibchen, und zwar fast gleichviel von beiden (neun Männchen und acht Weibchen). Seitdem habe ich die Nachkommenschaft einiger anderer „subandröcischer“ Individuen derselben Art, aber sehr verschiedener Herkunft, geprüft, aber fast ausschließlich subandröcische, z. T. freilich pollenarme Sämlinge erhalten.

Daß das zuerst beobachtete Verhalten nicht ganz isoliert dasteht, lehren der schon erwähnte Versuch MACPHEES, der unter vier Sämlingen subandröcischer Hanfpflanzen neben drei Männchen auch ein Weibchen erhielt, und die Beobachtung SCHAFFNERS, daß ein weiblicher Ast an einem sonst männlichen Maulbeerbaum außer männlichen auch weibliche Nachkommen hervorbrachte. Die übrigen subandröcischen Species aus den verschiedenen Verwandtschaftskreisen gaben aber, wie wir sahen, nur Männchen, keine Weibchen. Hierin steckt ein noch ungelöstes Problem.

Wenn das homogametische — in den bisherigen Versuchen wohl immer weibliche — Geschlecht außer seinen Eizellen auch noch Pollenkörner, besser Spermakerne, hervorbringt, so braucht es uns nicht wunderzunehmen, daß die durch Selbstbefruchtung entstandene Nachkommenschaft durchgängig wieder dem gleichen, homogametischen Geschlecht angehört. Es haben ja alle Keimzellen, die normalen, „subepistatischen“ und die anormalen, „subhypostatischen“, den gleichen Genotypus, ob sie nun männliche oder weibliche Funktion bei der Befruchtung übernehmen werden.

Anders beim heterogametischen — in den untersuchten Fällen wohl stets männlichen — Geschlecht.

Die Pollenkörner sind teils Männchenbestimmer, teils Weibchenbestimmer; bei äußerlicher Verschiedenheit der Geschlechtschromosomen haben die einen das Y-Chromosom, die andern das X-Chromosom.

Wenn wir nun annehmen dürfen — und wir haben alles Recht dazu —, daß während der Reduktionsteilung bei der Embryosackbildung in den anormalen, „subhypostatischen“ weiblichen Blüten sich dieselben Vorgänge abspielen, wie in den Pollenmutterzellen der normalen, „subepistatischen“ männlichen, also zweierlei Eizellen, solche mit dem X- und solche mit dem Y-Chromosom entstehen, und wenn ferner — was aber im Gegensatz dazu durchaus noch nicht sichergestellt ist — die zweierlei Eizellen wirklich funktionsfähig werden, so müßte es bei der Befruchtung viererlei Kombinationen geben, also, wenn wir uns an die Geschlechtschromosomen halten, X+X, X+Y, Y+X und Y+Y.

$X+X$  müßte Weibchen geben,  $X+Y$  und  $Y+X$  Männchen; was  $Y+Y$  gäbe, wissen wir nicht, vielleicht auch Männchen.

Diese letzteren Männchen müßten sich dann aber von den gewöhnlichen Männchen dadurch unterscheiden, daß sie mit einem normalen Weibchen nur Männchen ( $XY$ ) gäben. Sie müßten sich also experimentell nachweisen lassen.

Die einfachste Erklärung für das gewöhnliche Verhalten, das Auftreten von ausschließlich männlichen Pflanzen, wäre, daß bloß die Kombinationen  $X+Y$  und  $Y+X$  einer Weiterentwicklung fähig wären,  $X+X$  gewöhnlich nicht, und  $Y+Y$  nie. Die Fruchtbarkeit ist schlecht genug, um diese Annahme zuzulassen. Bei *Cirsium arvense* aber gäbe es verschiedene subandroecische Individuen, solche, bei denen nur  $X+Y$  am Leben bliebe, und solche, wo das auch  $X+X$  täte. Die so entstehenden Weibchen wären dann genetisch richtige Weibchen, wie wenn sie von einem befruchteten Weibchen abstammten, und die Männchen typische Männchen. Auf eine etwas abweichende Möglichkeit weist TH. H. MORGAN (1926, S. 280) hin, daß nämlich schon die Eizellen mit dem X-Chromosom zugrunde gehen könnten.

Noch in einer anderen Hinsicht sind die Versuche über die Nachkommenschaft der Subdiöcisten von Bedeutung. Durch die phänotypischen Übergänge hat man sich verleiten lassen, den genotypischen Unterschied zwischen Getrenntgeschlechtigkeit und Gemischtgeschlechtigkeit zu unterschätzen oder ganz außer acht zu lassen. Die Nachkommenschaft der subdiöcischen Pflanzen verwischt ihn nicht, sondern verschärft ihn.

### 3. Die Natur der Realisatoren

Wir wollen nun ganz kurz die Frage berühren, wie die weibchenbestimmenden und die männchenbestimmenden Keimzellen des heterogametischen Geschlechtes ihre Funktion gegenüber den Keimzellen des homogametischen Geschlechtes ausüben, mit anderen Worten, was wir von den Realisatoren und ihrer Wirkungsweise wissen.

Die erste und wohl die am nächsten liegende Vorstellung war die, daß bei Heterogametie der Männchen die Weibchenbestimmer weibliche Tendenz hätten, wie die Keimzellen der Weibchen, die Männchenbestimmer dagegen männliche Tendenz. Dann kämen einerseits bei der Befruchtung zwei Keimzellen mit weiblicher Tendenz zusammen, und es entstände das homozygotische Weibchen. Andererseits träfen eine Keimzelle mit männlicher Tendenz mit einer Keimzelle mit weiblicher zusammen, wobei diese letztere Tendenz die schwächere, recessiv, wäre und unterdrückt würde, so daß ein Männchen entstände, das heterozygotisch wäre und spaltete (CORRENS 1907). Dazu stimmt das, was die bei den Blütenpflanzen erst viel später gefundenen Geschlechtschromosomen lehren. Eine Sorte Keimzellen des heterogametischen Geschlechtes muß mit den Keimzellen des homogametischen Geschlechtes übereinstimmen; das X aus  $XY$  muß mit beiden X aus  $XX$  identisch sein, sonst waltet der Spaltungsmechanismus bei der Reduktionsteilung nicht richtig.

Dieser Annahme stand von vornherein die Tatsache gegenüber, daß dann, bei Anwesenheit eines X- und eines Y-Chromosoms, die Valenz der Keimzellen mit dem kleineren Y-Chromosom stärker sein müßte, als die der Keimzellen mit dem größeren X-Chromosom. Ja, beim *Protenor*-Typus müßte die Valenz der Keimzellen ohne Geschlechtschromosom größer sein als die der Keimzellen mit dem Geschlechtschromosom. Ich sah (und sehe noch) darin keine unübersteigbare Schwierigkeit, stehe aber dabei wohl ganz allein.

Demgegenüber haben NOLL (1907) und nach ihm STRASBUGER (1910) angenommen, alle Keimzellen hätten beim heterogametischen Geschlecht (dem Männchen) die gleiche, männliche Tendenz, aber bei der einen Hälfte wäre die Valenz dieser Tendenz stärker, bei der anderen schwächer als die stets gleich stark bleibende Valenz der Keimzellen des homogametischen Geschlechtes (des Weibchens) mit ihrer weiblichen Tendenz. Dann würde in der Hälfte der Fälle bei der Befruchtung die Tendenz des homogametischen Geschlechtes über die des heterogametischen siegen, und es entstünde das homogametische Geschlecht, ein Weibchen. In der anderen Hälfte der Fälle wäre die Tendenz des heterogametischen Geschlechtes überlegen, und es resultierte das heterogametische Geschlecht, ein Männchen.

Zweifelloos hat diese Ansicht den Vorteil, daß sie ohne weitere Annahmen klarmacht, warum, wie wir sahen, die heterogametischen subandrocischen Pflanzen bei Selbstbefruchtung meist nur ihresgleichen hervorbringen. Sie verzichtet aber darauf, die Homogametie des einen und die Heterogametie des anderen Geschlechtes und die gleiche Zahl von Männchen- und Weibchenbestimmern zu erklären, überhaupt die Geschlechtsbestimmung als Vererbungsvorgang aufzufassen. Wollte man das doch tun, so müßte das Weibchen zweierlei Keimzellen, solche mit weiblicher Tendenz und solche mit schwacher männlicher, geben, die früher oder später, vor der Befruchtung, in die weibliche umgewandelt werden müßte. Das Männchen brächte ebenfalls zweierlei Keimzellen hervor, solche mit starker männlicher Tendenz und solche mit weiblicher, die sich ebenfalls vor der Befruchtung in die schwache männliche verwandeln müßte.

Nach der Entdeckung der Geschlechtschromosomen bei den höheren Pflanzen hat auch diese Ansicht kaum mehr viel Anhänger.

Auf zoologischem Gebiet wird jetzt wohl ganz überwiegend GOLDSCHMIDTS (1912) quantitative Erklärung angenommen. Ist das Männchen heterogametisch, so ist die Erbformel des Weibchens FFMM, die des Männchens FfMM, wobei die Valenz von MM stärker als die von Ff, aber schwächer als die von FF anzunehmen ist ( $FF > MM > Ff$ ). Ursprünglich bedeuteten F und M wohl die Anlagenkomplexe für die Sexualorgane selbst; in neuerer Zeit sieht auch GOLDSCHMIDT in ihnen nur Differenziatoren (Realisatoren) der wirklichen Anlagenkomplexe. Die Entwicklung der männlichen und weiblichen Komplexe geht nach ihm nebeneinander her; die Differenziatoren beschleunigen nur den Gang der Entwicklung beim einen oder anderen Komplex, der sich dadurch allein oder vorwiegend manifestiert.

Um Wiederholungen zu vermeiden verweise ich auf die Darstellung der Theorie GOLDSCHMIDTS, die WITSCHI in diesem Handbuch gibt (Bd. II, D).

Die Erbformeln FFMM für das Weibchen und FfMM für das Männchen lassen sich natürlich formal ohne weiteres auf die getrenntgeschlechtigen Blütenpflanzen übertragen, wenn sie Realisatoren bedeuten dürfen. Sie haben auch bei den Untersuchungen von PAULA und GÜNTHER HERTWIG über *Melandrium*-Zwitter ihren heuristischen Wert bewiesen. Auf der anderen Seite lassen sie sich freilich im Pflanzenreich phylogenetisch schwer verständlich machen.

Sehen wir von den Schwierigkeiten ab, die uns die Wirkungsweise der Männchen- und Weibchenbestimmer noch immer bietet, so beruht das, was man gegen die Theorie (in ihrer allgemeinsten Form) eingewendet hat, auf Mißverständnissen.

Daß die Abweichungen vom mechanischen Zahlenverhältnis der Geschlechter 1:1 in den Händen des Experimentators zu einem Beweis für die Theorie geworden sind, haben wir schon gesehen (S. 56).

Ebensowenig wird sie durch die Fälle unscharfer Geschlechtertrennung widerlegt, und durch die Möglichkeit, in manchen dieser Fälle durch Eingriffe von außen die Zahl der abweichenden Blüten an einem Individuum zu vergrößern. Die Bestimmung des Geschlechtes dieser abweichenden Blüten ist rein phänotypisch und läßt den Genotypus des Individuums unverändert. Erblich festgelegt ist bloß die Reaktionsfähigkeit auf die Eingriffe, die von Sippe zu Sippe, z. B. beim Hanf, auffällig verschieden sein kann.

Die Theorie besagt ja nur, daß Gene, Realisatoren, bestimmen sollen, ob der weibliche oder der männliche Anlagenkomplex zur Entfaltung kommt. Jedes Gen hat aber an und für sich eine bestimmte Wirkungsstärke (das, was ich seine Valenz genannt habe) gegenüber den phylogenetisch schon früher vorhandenen (zugrunde liegenden) Anlagenkomplexen für Staubgefäße und Fruchtblätter (nicht gegenüber einem, nicht vorhandenen „Gen für Gemischtgeschlechtigkeit“). Andere außerdem vorhandene Gene oder allerlei Außeneinflüsse können schwächer, aber auch stärker sein in ihrer Wirkung auf die Anlagenkomplexe als die Realisatoren-Gene. Die Außeneinflüsse sind ganz verschiedenartig: vom Plasma der Eizelle ab, in das die Chromosomengarnitur mit dem betreffenden Realisator-Gen zu liegen kommt, bis zu den Einflüssen der Umwelt.

Sind die Außeneinflüsse stark genug, so heben sie die Wirkung des Realisators auf oder schränken sie ein. Die Kenntnis der Wirkung der *Ustilago violacea* beim *Melandrium*-Weibchen (S. 44) mußte von vornherein davor bewahren, in den Realisatoren-Genen etwas zu sehen, für das es keine übergeordneten Faktoren geben könne (CORRENS 1907). Umgekehrt ist es ganz verkehrt, die Hauptrolle der Realisatoren bei der Geschlechtsbestimmung zu leugnen, weil hier und da äußere Einflüsse stärker werden können als sie. Eine männliche Hanfpflanze, die durch Zurückschneiden oder Winteraussaat im Warmhaus gemischtgeschlechtig gemacht wurde, bleibt genetisch getrenntgeschlechtig.

Man braucht sich bloß an das Blau der *Campanula*-Blüte (KLEBS 1905) oder das Rot der *Primula sinensis*-Blüte (BAUR 1911) zu erinnern. Die Gene für die Farbstoffbildung wirken nur, oder nur voll, wenn die Temperatur, bei der die Pflanzen gehalten werden, nicht zu hoch ist. Oder man denke an ein normal veranlagtes Individuum, das durch schlechte Ernährung zu einem zwergigen heranwächst, das kleiner sein kann, als ein gut ernährtes einer erblichen Zwerg-rasse derselben Species.

Unter den Gegnern hat in der letzten Zeit JOHN SCHAFFNER<sup>1)</sup> viel von sich reden gemacht, und am meisten Aufsehen haben wieder seine Angaben über normal eintretende und experimentell hervorgerufene Änderungen des Geschlechtes bei *Arisaema triphyllum* erregt, das er diöcisch nennt (1922).

Der Sämling ist hier zunächst steril, dann bildet er ein paar Jahre lang je einen männlichen Blütenstand und in späteren Jahren weibliche. Gute Ernährung beschleunigt den Eintritt des weiblichen Stadiums, schlechte kann die weiblich gewordene Pflanze wieder männlich machen. Ganz entsprechende Resultate erhielt TOKUJIRO MAEKAWA (1924) bei einer sehr sorgfältigen Untersuchung des *Arisaema japonicum*.

Die Tatsachen sind schon vor dreißig Jahren von Major VON TRESKOW (1895) zwar nur kurz, aber ganz treffend beschrieben worden, auf Grund von mehr als zwanzigjähriger Beobachtung. Vor allem hat er auch den Einfluß guter und schlechter Ernährung bereits festgestellt. (Man vergleiche auch ATKINSON 1898, GOW 1913 und PICKETT 1918).

1) Eine Aufzählung seiner sämtlichen einschlägigen, zum Teil schwer zugänglichen Abhandlungen hat SCHAFFNER jüngst (1927) selbst gegeben.

Sind aber *Arisaema triphyllum* und seine Verwandten überhaupt diöcisch? Daß man sie im Freien oder im Herbar dafür hält, will doch nichts besagen. In Wirklichkeit sind sie gemischtgeschlechtig, und zwar ausgeprägt monöcisch.

Wir sehen z. B. bei *Bryonia alba*, wie an jedem der langen Schößlinge nach einigen sterilen Blättern zunächst in jeder Blattachsel ein rein männlicher Blütenstand entsteht, dann, also darüber, fast immer ohne jegliche Übergänge, ein weiblicher Blütenstand nach dem andern. Gewöhnlich schlägt hier also in einem Internodium, zwischen zwei Blättern, das Geschlecht um. Denkt man sich, daß der Sproß der *Bryonia alba* die einzelnen Internodien nicht rasch hintereinander ausbildet, sondern jedes Jahr nur eines, zuerst die männlichen, dann die weiblichen, so hat man, abgesehen von dem sympodialen Aufbau der Aroideen, genau das Verhalten der genannten *Arisaema*-Arten.

Das Geschlecht des jährlich gebildeten Blütenstandes ist phänotypisch bestimmt, nicht genotypisch. Daß äußere Einflüsse beschleunigend oder hemmend, selbst umkehrend wirken, braucht uns dann nicht besonders wunderzunehmen. Bei *Bryonia alba* ist diese phänotypische Bestimmung offenbar eher fester als bei *Arisaema*. — Charakteristisch für die Diöcie ist das Vorhandensein von zweierlei genotypisch verschiedenen Individuen, aber nicht die ganz scharfe nur zeitliche Trennung der Geschlechter.

#### Zusammenfassung für die Diöcisten und Subdiöcisten

Schließen wir an das Verhalten der gemischtgeschlechtigen Pflanzen an (S. 41), so haben wir auch für die getrenntgeschlechtigen zunächst einmal die Genkomplexe jener anzunehmen: A, den Komplex, der für die Ausbildung der Staubgefäße da ist, und G, jenen, der für die Fruchtblätter vorhanden ist, endlich Z, das Gen (oder die Gene), die Ort und Zeit der Entfaltung von A und G bestimmen. Dazu kommen nun als neu die Realisatoren,  $\alpha$  für den Komplex A und  $\gamma$  für den Komplex G, die aber mit jenen, die wir für die zweite Stufe, die getrenntgeschlechtigen Moose, angenommen haben, nicht identisch oder homolog, sondern nur analog sind. Dann ist das Weibchen AGZ $\gamma$  AGZ $\gamma$ , und seine Keimzellen sind alle AGZ $\gamma$ . Das Männchen aber ist AGZ $\gamma$  AGZ $\alpha$  und seine Keimzellen sind teils AGZ $\gamma$  und AGZ $\alpha$ . Aus ♀ AGZ $\gamma$  und ♂ AGZ $\gamma$  entsteht wieder ein Weibchen, aus ♀ AGZ $\gamma$  + ♂ AGZ $\alpha$  ein Männchen.

$\alpha$  und  $\gamma$  hat man sich als Hemmungsfaktoren vorzustellen;  $\alpha$  wirkt dann auf die Anlagen G und  $\gamma$  auf die Anlagen A. Denn vergleicht man Andröceum und Gynäceum einer getrenntgeschlechtigen Pflanze mit denen ihrer nächsten Verwandten, die primär oder sekundär zwittrig sind — z. B. *Melandrium* mit *Silene viscosa* oder *Melandrium*-Euhermaphroditen (S. 79) —, so sieht man keinen oder keinen merklichen Unterschied. Es findet also auch keine Kompensation für die Unterdrückung der einen Sorte von Sporophyllen statt.

Man kann aber auch mit GOLDSCHMIDT annehmen, die Realisatoren wirkten als Beschleuniger bei der Entfaltung der Genkomplexe A und G, und zwar so stark, daß jedesmal einer überhaupt nicht oder doch nur unvollkommen in Erscheinung tritt. Im Erfolg kommt das natürlich auch auf eine Hemmung hinaus. Die Beschleunigung sollte sich aber durch eine vergleichende Entwicklungsgeschichte der Sporophylle getrenntgeschlechtiger und zwittriger nächstverwandter Spezies nachweisen lassen, bei der es auf die Zeitdauer ankäme.

Im wesentlichen ist die Mechanik der Geschlechtsbestimmung für Diöcisten und Subdiöcisten gleich (und die der gleich zu besprechenden sekundären Zwitter leitet sich auch von ihr ab). Der Unterschied liegt in der Wirkungs-

stärke (Valenz) der Realisatoren. Bei Subdiöcie sind beide Realisatoren schwächer (gegenüber dem zugrunde liegenden, gemischtgeschlechtigen Zustand) als bei Diöcie, oder, häufiger, ist es nur der eine, während der andere, gewöhnlich der die Weiblichkeit bedingende, voll wirksam ist, wie bei einer typisch diöcischen Spezies.

#### 4. Sekundär gemischtgeschlechtige Pflanzen

Bei vielen Spezies kommen, auch wenn wir von der Subdiöcie absehen, neben getrenntgeschlechtigen auch gemischtgeschlechtige Individuen vor. Man hat dann zwei Fälle scharf auseinanderzuhalten. Die gemischtgeschlechtigen Pflanzen können nämlich von doppelter Art sein.

Die einen stellen Rückschläge vom schon erreichten getrenntgeschlechtigen Zustand zu dem ursprünglichen, gemischtgeschlechtigen dar. Wir nennen sie sekundär gemischtgeschlechtig.

Bei den andern ist der ursprüngliche gemischtgeschlechtige Zustand erhalten, sie sind Relikten, oder sie stellen, und das ist wohl der häufigere Fall, Ruhepunkte auf dem Wege von der Gemischtgeschlechtigkeit zur völligen Geschlechtertrennung dar — wenn sie gynomonöcisch oder andromonöcisch sind. Sie mögen primär gemischtgeschlechtig heißen.

Morphologisch läßt sich die Zugehörigkeit einer gegebenen gemischtgeschlechtigen Pflanze nicht immer bestimmen. Nur dann, wenn ausgesprochene Gynandromorphie vorliegt, kann man wohl stets mit Sicherheit auf den sekundären Zustand schließen. Im Genotypus ist aber wohl immer ein scharfer Unterschied vorhanden. Ein sekundärer *Melandrium*-Zwitter vererbt seinen Zustand anders als ein primärer Zwitter einer gynodiöcischen Art aus der nächstverwandten Gattung *Silene*. Das Verhalten des *Melandrium*-Zwitters leitet sich von dem Verhalten der getrenntgeschlechtigen Melandrien ab, und er gehört in die Stufe IV, der *Silene*-Zwitter dagegen in die Stufe III. Dem entspricht auch, daß, wie wir bald sehen werden, das cytologische Verhalten des *Melandrium*-Zwitters ganz das eines *Melandrium*-Männchens ist (er also ein X- und ein Y-Chromosom führt), während bei primären Zwittern, speziell auch bei der von SCHÜRHOFF (1925) untersuchten *Silene noctiflora* L. (*Melandrium noctiflorum* Fr.) keine Heterochromosomen zu finden (und zu erwarten) waren.

Wir besprechen deshalb nur die sekundäre Gemischtgeschlechtigkeit hier in Stufe IV und werden die Fälle von „Polyöcie“, wo primäre Gemischtgeschlechtigkeit und Getrenntgeschlechtigkeit bei derselben Spezies vorkommt, in einem besonderen Abschnitt, III+IV (S. 113), besprechen.

Die sekundär gemischtgeschlechtigen Individuen lassen sich ihrerseits wieder in zwei große Gruppen bringen.

In die erste Gruppe stellen wir jene Individuen aus Arten, die für gewöhnlich getrenntgeschlechtig sind, die ein feineres oder gröberes, oft ein sehr grobes, offenbar gesetzloses (zufallsbedingtes) Mosaik der beiden, an sich scharf getrennten Geschlechter zeigen. Man kann sie mit dem der Zoologie entlehnten Ausdruck „Gynandromorphen“ bezeichnen.

In die zweite Gruppe gehören die Individuen, bei denen die Staub- und Fruchtblätter in der bestimmten Anordnung auftreten, die wir bei den gemischtgeschlechtigen phylogenetischen Vorfahren der betreffenden, sonst getrenntgeschlechtigen Pflanzen anzunehmen haben, und die wir bei ihren noch gemischtgeschlechtigen Verwandten finden. Diese Anordnung ist genotypisch fixiert, während die Anordnung bei den Gynandromorphen, wie gesagt, von den Ursachen abhängt, die wir als „Zufall“ zusammenfassen. Ich habe früher (1925)

auf sie den Ausdruck „Intersexe“ der Zoologen angewendet, freilich nur mit Vorsicht. Es ist wohl nicht wahrscheinlich, daß z. B. die *Lymantria dispar*-Intersexe GOLDSCHMIDTS die phylogenetischen Vorstufen der Spezies wiederholen, wie es die *Melandrium*-Zwitter morphologisch sicher tun. Ich werde deshalb im folgenden die – treffende, aber leider sehr schleppende – Bezeichnung Deuterohermaphroditen für sie gebrauchen, und den Ausdruck Intersexe für Gynandromorphe reservieren, bei denen dasselbe Sporophyll, Staubblatt oder Fruchtblatt, eine Zwischenstellung einnimmt, wie es z. B. bei den sekundär zwittrigen Weiden, bei *Sempervivum tectorum* (S. 24) usw. der Fall ist.

### A. Gynandromorphe

HERIBERT NILSSON hat erst vor kurzem (1919) bei seinen *Salix*-Bastarden zwei Typen untersucht. Der eine fand sich bei *Salix viminalis* × *daphnoides* und stellt ein grobes Mosaik dar; selbst große Teile des Strauches können eingeschlechtlich sein. Er wird als Fall von Monöcie<sup>1)</sup> und als Sektorial-Chimäre aufgefaßt. Der andere, bei *S. (repens* × *viminalis)* × *aurita* beobachtet, wird als Periklinalchimäre aufgefaßt, außen männlich, innen weiblich, also mit einer Haut vom einen und einem Kern vom anderen Geschlecht, aber einem Kern, der oft aus dieser seiner Haut fährt. Es treten Mittelbildungen zwischen Staubgefäßen und Fruchtblättern auf: „*f. metamorphosans*“, oder gemischte Kätzchen, in denen Staubblätter und Fruchtblätter zonenweise wechseln: „*f. androgyna*“.

Daß solche Weidensträucher auf geschlechtlichem Wege wieder ihresgleichen hervorbringen können, wußte schon CASPARY (1879, „*Salix cinerea mas*, die einzelne weibliche Blüten trug, . . . von der ich die zweite und dritte Generation zog, die meist der ersten treu blieben“). HERIBERT NILSSON erhielt bei der Bastardierung von *S. viminalis* und *daphnoides* zwölf weibliche, elf männliche und neun „monöcische“ Pflanzen und erklärt das durch die Annahme, daß außer dem Geschlechtsfaktor W bei beiden Eltern noch ein Faktor D in heterozygotem Zustand vorhanden ist, der Diöcie bedingt; fehlt er, so tritt die Monöcie hervor. Dann erhält man auf drei weibliche und drei männliche Individuen zwei monöcische, wie die kleine Tabelle 12 zeigt.

Tabelle 12

	WD	Wd	wD	wd
wD. . . . .	♀ normal	♀ normal	♂ normal	♂ normal
wd . . . . .	♀ normal	monöcisch	♂ normal	monöcisch

Dazu stimmen die beobachteten Zahlen ganz gut.

Die zweite Bastardierung (*S. repens* × *viminalis* × *aurita*) gab fünf weibliche, eine männliche und vier *metamorphosans*-Pflanzen. Hier nimmt HERIBERT NILSSON an, daß außer dem „Geschlechtsfaktor“ W noch ein Umwandlungsfaktor M (für *metamorphosans* und *androgyna* der gleiche) vorhanden sei, den der Vater (*S. aurita*) in homozygotischem Zustand besessen habe, und der nur bei den Männchen wirkt. Dann erhält man gleichviel Weibchen und *metamorphosans*-Männchen, zu denen genotypisch das eine äußerlich normale Männchen zu zählen ist, vgl. Tab. 13.

1) Monöcie in unserem Sinne (S. 29) lag natürlich nicht vor; dazu gehört phänotypisch eine bestimmte Anordnung der beiderlei Blüten und genotypisch Gemischtgeschlechtigkeit, die nicht nachgewiesen ist.

Tabelle 13

	WM	wM
wm . . . . .	♀ normal	♂ metamorph.

Eine F<sub>2</sub>-Generation, erhalten durch Bestäubung eines F<sub>1</sub>-Weibchens mit einem stark androgynen F<sub>1</sub>-Männchen, sollte dann vier Weibchen, drei *metamorphosans* und ein typisches Männchen geben, wie Tab. 14 zeigt.

Andro-Intersexualität

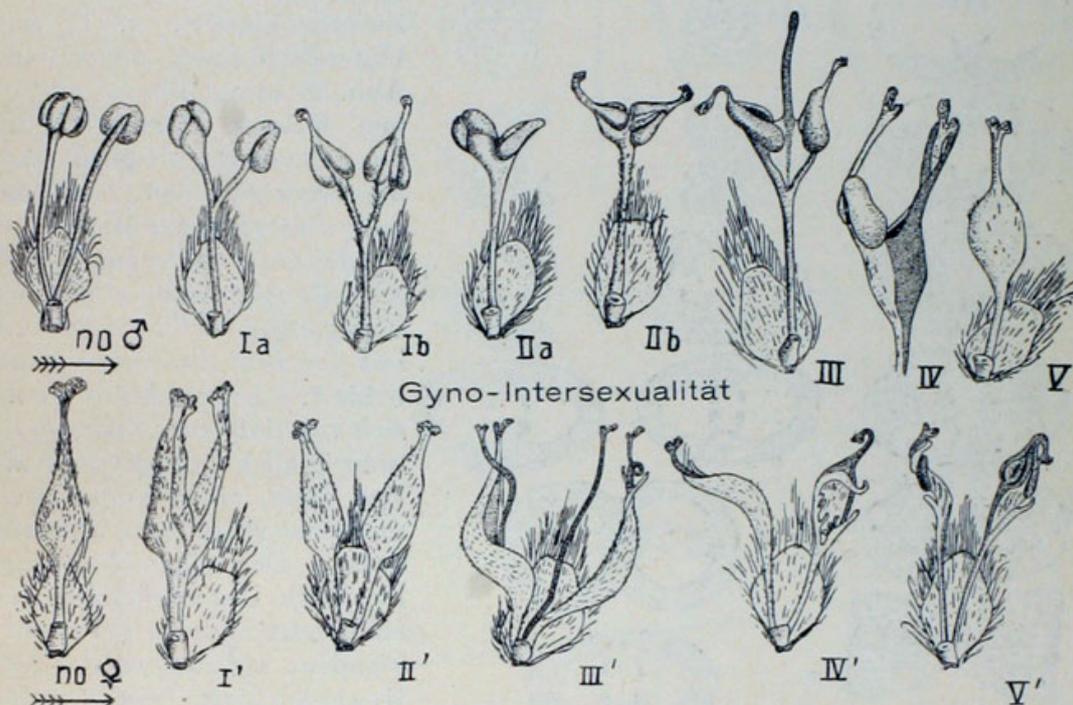


Abb. 58. *Salix*. Übergangsreihen von normalen Blüten des einen Geschlechtes zu normalen Blüten des anderen Geschlechtes. Das normale Endstadium ist nicht dargestellt, die Zwischenstufen sind mit römischen Zahlen bezeichnet. Oben die andro-intersexuelle, unten die gyno-intersexuelle Reihe. Schwach vergrößert. (Nach RAINIO, 1927)

Tabelle 14

	WM	Wm	wM	wm
wM. . . . .	♀ normal	♀ normal	♂ metamorph.	♂ metamorph.
wm. . . . .	♀ normal	♀ normal	♂ metamorph.	♂ metamorph.

Erhalten wurden zehn Weibchen, sieben metamorphosans und ein gewöhnliches Männchen.

Wenn man auch Bedenken gegen einige Formulierungen HERIBERT NILSSONS haben muß, so scheint aus den Beobachtungen schon so viel hervorzugehen, daß bei der Gynandromorphie der Weiden mendelnde Faktoren eine Rolle spielen.

In einer Arbeit, die kurz vor dem Abschluß des Manuskriptes in die Hände des Verfassers gelangte, bringt RAINIO (1927) die Ergebnisse einer sehr eingehenden

den morphologischen und anatomischen Untersuchung zahlreicher sekundär gemischtgeschlechtiger Weidensträucher, die im Freien gefunden worden waren. Er unterscheidet Andro-Intersexuelle, bei denen alle Übergänge von den zwei Staubblättern der normalen männlichen Blüte zum einen Fruchtknoten der normalen weiblichen vorkommen, und Gyno-Intersexuelle, bei welchen

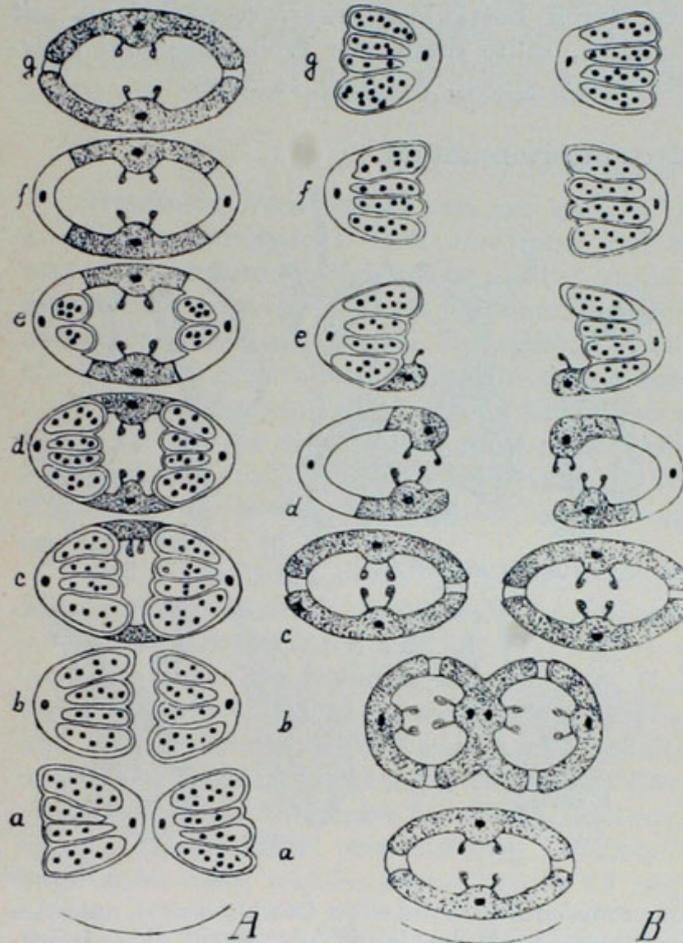


Abb. 59. *Salix*. Schematische Darstellung der inneren Umwandlung: A einer männlichen Blüte in eine weibliche und B einer weiblichen in eine männliche. a der normale Ausgangszustand, g der normale Endzustand, b–f Zwischenstufen. Der männliche „Teil“ ist weiß gezeichnet, der „weibliche“ gepunktet. (Nach RAINIO, 1927)

die Umwandlung bei dem normalen Fruchtknoten der weiblichen Blüte beginnt und zu den zwei getrennten Staubblättern der männlichen führt. In beiden Reihen werden fünf Zwischenklassen, z. T. mit Unterabteilungen, aufgestellt. Abb. 58 bringt für die einzelnen Klassen Vertreter, die aus den von RAINIO gegebenen herausgesucht sind, oben die andro-intersexuelle Reihe, unten die gyno-intersexuelle, und Abb. 59 zeigt schematisch den Übergang in beiden Reihen mit mit den fünf Zwischenklassen b bis f. Unser Autor stellt sich vor, daß jedes Sporophyll ursprünglich zwei gleich kräftige Teile, einen männlichen und einen weiblichen, besessen habe. Das eingeschlechtige ist durch Unterdrückung des einen oder anderen Teiles entstanden; auf dem wieder Aktivwerden dieses Teiles und der Unterdrückung des anderen beruht nach RAINIO die Geschlechtsumwandlung des Sporophylles. Die Abb. 58 zeigt ohne weiteres, daß sich die tatsächlich beobachteten Stadien der Umbildung in der Andro-Reihe und Gyno-Reihe

nicht so entsprechen, daß die eine einfach eine Umkehr der anderen ist; vor allem fehlen in der Gyno-Reihe die letzten Formen, die mit den normalen Männchen verbinden.

Außerdem wird zwischen iso-intersexuellen und hetero-intersexuellen Sträuchern unterschieden.

Im ersten Fall verhalten sich die Blüten eines Kätzchens und die Kätzchen eines Strauches annähernd gleich. Sie gehören entweder der Andro- oder der Gyno-Reihe an und fallen in zwei (oder drei) Zwischenklassen, die Hauptmenge meist nur in eine. Die zahlreichen Aufnahmen RAINIOS zeigen das sehr deutlich; es ist auffallend, wie bei verschiedenen Sträuchern alle möglichen Übergangsstadien vertreten sind, aber beim einzelnen Individuum immer nur ein kurzes Stück der ganzen Reihe. Abb. 60 A bis F bringt einige beliebig herausgegriffene

Kurvenfiguren. Jede Kurve entspricht einem Kätzchen; man sieht wie staunenswert ähnlich sie für dasselbe Individuum ausgefallen sind, so daß es RAINIO genügte, je drei Kätzchen genau zu analysieren.

Im zweiten Fall, dem der Hetero-Intersexuellen, ist die Gyno- und Andro-Reihe im selben Kätzchen und, vor allem, auf demselben Strauch ver-

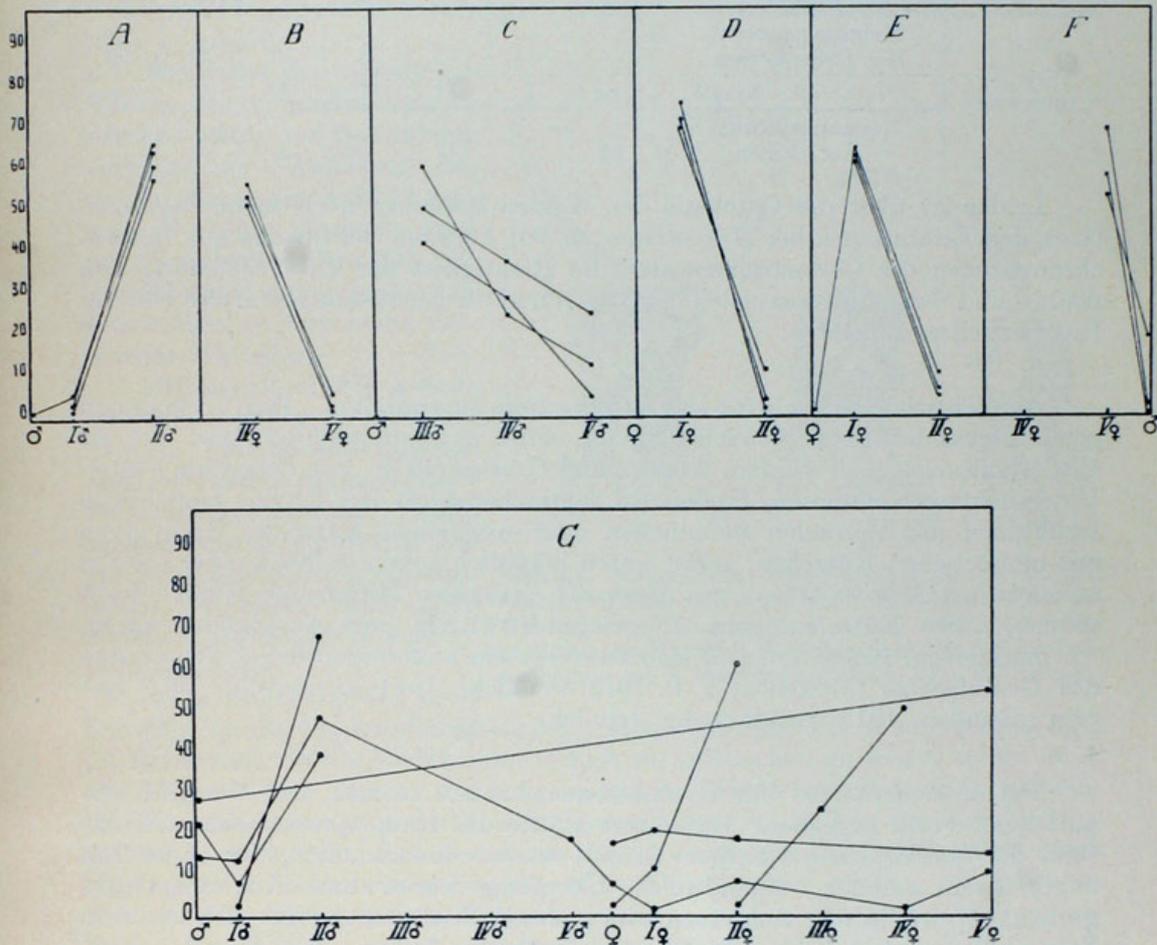


Abb. 60. *Salix*, iso- und hetero-intersexuelle Sträucher. A—F Kurven für die Zusammensetzung von je drei (bis vier) Kätzchen von sechs verschiedenen iso-intersexueller Individuen; A—C andro-intersexuell, D—F gyno-intersexuell. G Kurven für sieben Kätzchen eines hetero-intersexuellen Individuum. Auf der Abszissenachse sind die Blütenformen, die normalen (♂, ♀) und rechts davon die Zwischenstufen (I—V, vgl. Abb. 58) abgetragen, als Ordinaten die Prozentzahlen, mit denen sich die betreffenden Blütentypen an den einzelnen Klassen beteiligen. (Nach RAINIO 1927)

treten; der Einförmigkeit, die im ersten Fall herrscht, steht eine große, regellose Verschiedenheit gegenüber, wie sie Abb. 60 G für sieben Kätzchen des gleichen Individuums zeigt.

Auch über die Tauglichkeit der Pollenkörner und Samenanlagen hat RAINIO Untersuchungen angestellt; einige der Angaben bringt die kleine Tabelle 16.

Die Anordnung nach Art der Sektorialchimären, wie sie HERIBERT NILSSON angibt, sollen (seltene) Zufallserscheinungen sein; die Sektoren gehörten meist nur scheinbar einem Geschlecht allein an.

Tabelle 16

Andro- Intersexe	Keimungsprozent der Pollenkörner	99	94	94	82	79	46	—
	Klasse	♂ no	I	II	III	IV	V	♀ no
	Keimungsprozent der Samen	—	—	—	—	—	20	51
Gyno- Intersexe	Keimungsprozent der Pollenkörner	—	—	—	—	53	56	99
	Klasse	♀ no	I	II	III	IV	V	♂ no
	Keimungsprozent der Samen	51	?	47	12	3	—	—

Leider ist über die Cytologie der Weiden-Intersexe noch nichts bekannt. Nach den Erfahrungen bei *Melandrium* (S. 90) könnten bei Species mit Heterochromosomen die Chromosomensätze die Richtigkeit der Unterscheidung von Andro- und Gyno-Intersexuellen bestätigen und die genetische Natur der Hetero-Intersexuellen aufklären.

Ähnlich wie *Salix* scheint sich *Myrica Gale* zu verhalten. Das Vorkommen gemischtgeschlechtiger Sträucher dieser sonst getrenntgeschlechtigen Art ist wiederholt angegeben worden. DAVEY und GIBSON (1916), von denen die letzten Untersuchungen stammen, fanden (in Sommersetshire) drei Typen: monöcische Individuen mit normalen männlichen oder weiblichen Kätzchen, Individuen mit monöcischen Kätzchen, meist unten männlich, oben weiblich (wie bei den monöcischen *Myrica*-Arten) mit einer oft zwittrigen Mittelzone, endlich Individuen, deren Kätzchen ganz überwiegend zwittrig (mit Anomalien) waren. An markierten Sträuchern ließ sich zuweilen ein außerordentliches Schwanken des Geschlechtes feststellen, z. B. 1913 weiblich, 1914 monöcisch, 1915 fast rein männlich, 1916 wieder mehr weiblich.

Bei *Melandrium* ist mir Gynandromorphie nur einmal, aber dann in sehr auffälliger Form begegnet. Die untere Hälfte des Hauptsprosses einer Pflanze (und die Seitensprosse aus dem Grund) waren rein männlich, der obere Teil dagegen rein weiblich. Irgendwelche Übergänge waren auch nicht einmal angedeutet; der Sprung vom einen zum anderen Geschlecht mußte sich in einem Stengelglied, zwischen zwei Blattpaaren, vollzogen haben. Wer den Bau eines Phanerogamen-Vegetationspunktes kennt, weiß, daß hier keine Änderung in einer Zelle den Umschlag von männlich zu weiblich innerhalb eines Internodiums bedingt haben kann. Ob die Deutung als Periklinalchimäre mehr als eine formale Erklärung des Verhaltens gibt, ist mir mehr als fraglich. Eine Chimäre mit weiblichem Kern und männlicher Epidermis kann nicht vorgelegen haben. Denn die subepidermale Schicht des unteren, männlichen Abschnittes des Gynandromorphen hatte den männlichen Chromosomensatz (S. 85) gehabt und männliche Keimzellen gegeben; der obere weibliche Abschnitt kann also nicht dadurch zustande gekommen sein, daß die Oberhaut gesprengt worden ist.

Leider wurde die Pflanze zu spät gefunden und bei der ersten Untersuchung gerade die Spitze zerstört, so daß ich nur noch wenige weibliche Blüten zu Versuchen verwenden konnte. Sie gaben, mit dem Pollen der männlichen Blüten desselben Stockes bestäubt, nur Weibchen, die zum größeren Teil ganz normal waren (46), zum kleineren Teil aber (18=28%) ein reduziertes Gynäceum besaßen (Abb. 61), ohne daß dafür etwa die Staubgefäßrudimente irgend stärker

als sonst ausgebildet gewesen wären. Es wurden also fertile und sterile Weibchen gebildet.

Mit dem Pollen eines nicht verwandten Männchens entstanden ebenfalls fast nur Weibchen, und zwar lauter normale (21), dazu einige (4) Männchen. Das war aber nur der Erfolg des zufällig zur Bestäubung ausgelesenen, thelygenen Männchens. Eine Kapsel, die von einer Blüte stammte, die noch frei auf dem Versuchsfeld abgeblüht war, gab nämlich auch ziemlich viel Männchen (29,5 %,  $n=79$ ).

Der Pollen der männlichen Blüten des gynandromorphen Stockes wurde zur Bestäubung verschiedener Weibchen benutzt. Eines gab auf 132 normale Weibchen 39 sterile, drei nur normale Weibchen (345, 297 und 367), und ebenso verhielten sich sieben weitere nicht verwandte Weibchen.

Dr. BÉLAË (1925) konnte nur den männlichen Teil des Stockes cytologisch untersuchen; er fand die ganz typische Chromosomengarnitur eines *Melandrium*-Männchens. Die bei Selbstbefruchtung entstandenen Weibchen sind noch nicht auf ihren Chromosomenbestand geprüft.

Meine Hoffnung, im zweiten Jahr an der Stammpflanze wieder gynandromorphe Triebe zu erhalten, und die Erwartung, in der Nachkommenschaft sie auftauchen zu sehen, waren eitel. Die Stammpflanze brachte nur mehr männliche Blüten hervor. Am wahrscheinlichsten scheint mir nach der Nachkommenschaft — sie ist hier nur zum Teil angeführt — einstweilen, daß es sich um die phänotypische Umstimmung eines thelygenen Männchens gehandelt hat. Unter seinen sieben untersuchten Brüdern war freilich keiner thelygen.

### B. Deuterohermaphroditen

Diese Bezeichnung haben wir für jene Individuen gewählt, die neben getrennt- (ein-) geschlechtigen vorkommen und dadurch gemischtgeschlechtig geworden sind, daß die gewöhnlich untauglichen oder ganz, bis zu völligem Schwunde, reduzierten Fortpflanzungsorgane der Blüte wieder (nochmals) tauglich wurden. Die Blüte ist dann morphologisch zu dem ursprünglichen, gemischtgeschlechtigen Zustand zurückgekehrt. Entsprechend kann die ganze, eigentlich eingeschlechtige Pflanze wieder monöisch werden, wenn sie solche Vorfahren hatte.

Man kann sich vorstellen, daß das auf zwei verschiedenen Wegen erreicht werden kann, dadurch, daß bei einer männlichen Pflanze die unterdrückten Fruchtblätter wieder ausgebildet werden, oder dadurch, daß bei einer weiblichen die rudimentären Staubblätter tauglich werden. Was geschehen ist, wird man an beigemischten unveränderten Blüten, an sekundären Geschlechtsmerkmalen,

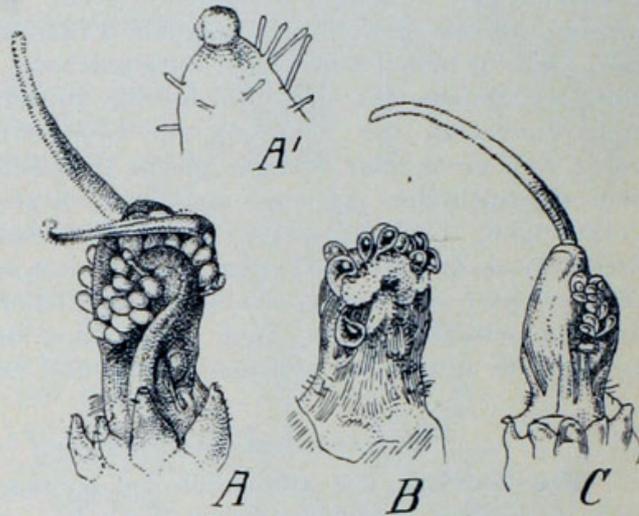


Abb. 61. *Melandrium*. Drei Fruchtknoten der sterilen weiblichen Pflanzen, die in der Nachkommenschaft des Gynandromorphen aufgetreten sind. Schwach vergrößert (ungefähr  $6\times$ ) A Spitze eines der Staubgefäßrudimente von A, stärker vergrößert. (Dr. RÖMER gez.)

wohl auch am cytologischen Verhalten — wenn die Geschlechtschromosomen äußerlich verschieden sind — und am genetischen Verhalten erkennen können, wenn bekannt ist, welches Geschlecht das homogametische und welches das heterogametische ist.

Pflanzen, die hierher gerechnet werden können, haben wir eigentlich schon bei den „subdiöcischen“ Spezies (S. 68) kennen gelernt. Die einzigen, auch wohl nur relativen Unterschiede sind dreifacher Art. Der eine beruht in der Seltenheit, mit der die Deuterohermaphroditen neben den typischen getrenntgeschlechtigen Pflanzen gefunden werden, während z. B. die Männchen von *Cirsium arvense* gewöhnlich taugliche Fruchtknoten ausbilden, wenn auch nur ganz einzelne neben sehr vielen untauglichen. Der andere dürfte darin bestehen, daß, wenigstens für gewöhnlich, alle Blüten des deuterohermaphroditischen Individuums in der Richtung zur Gemischtgeschlechtigkeit abgeändert und unter sich mehr oder weniger gleich (gemischtgeschlechtig) sind, während bei dem subdiöcischen getrennt- und gemischtgeschlechtige Blüten nebeneinander vorkommen. Und den dritten liefert das genetische Verhalten: Nehmen wir den *Melandrium*-Zwitter als Typus eines Deuterohermaphroditen und etwa *Silene Roemerii* oder *Mercurialis annua* als den einer subandrocischen Art, so bringt der eine selbstbefruchtet auch Individuen des anderen Geschlechtes hervor, der andere unter der gleichen Bedingung nur seinesgleichen.

#### Deuterohermaphroditen bei *Melandrium*

Das Material, das allmählich bei meinen Versuchen aufgetreten ist, läßt sich nach dem morphologischen Verhalten in mindestens drei Sippen, oder Sippengruppen, bringen. Der Bauplan der Blüte verlangt zehn Staubgefäße, fünf Fruchtblätter und dementsprechend fünf Griffel. Die erste Sippengruppe, wir wollen sie androhermaphroditisch<sup>1)</sup> nennen (Abb. 62, A, B), steht der männlichen Pflanze näher. Die Staubgefäße sind normal ausgebildet; die Zahl der Fruchtblätter schwankt von 0 bis 4, in einzelnen Blüten wohl auch bis 5. Ist nur eines vorhanden, so kann es fadenförmig ausgebildet sein, es bleibt, auch wenn es einen richtigen Fruchtknoten bildet, steril. Auch bei zwei Fruchtblättern ist das gewöhnlich noch der Fall. Der Samenertrag ist überhaupt, auch im günstigsten Fall, gering. Hierbei sind wohl mehrere Typen zusammengefaßt, doch macht die starke Modifizierbarkeit eine Abgrenzung, zur Zeit wenigstens, unmöglich.

Die zweite Sippengruppe, sie mag euhermaphroditisch heißen (Abb. 62, C), hat außer den noch ganz gut ausgebildeten Staubgefäßen auch ein gut ausgebildetes Gynäceum, meist aus fünf, gelegentlich nur aus vier und selbst nur aus drei Fruchtblättern gebildet. Der Samenertrag kann dem der Weibchen ziemlich nahekommen.

Die dritte Sippengruppe, die gynohermaphroditisch genannt werden soll (Abb. 62, D, E), hat ein vollausgebildetes Gynäceum. Die Staubblätter sind aber klein und untauglich, wenn auch Filament und Anthere noch gut differenziert sind. Einzeln kommen zwischen den reduzierten ganz normale, taugliche Staubgefäße vor. Der Samenertrag kann ganz gut sein<sup>2)</sup>.

1) Eigentlich sollte sie androdeuterohermaphroditisch heißen. Damit die Bezeichnung nicht zu schleppend wird, ist das deutero weggelassen. Primär androhermaphroditische Blüten gibt es wohl nicht.

2) Inzwischen hat ÅKERLUND (1927) für eine Form des *Melandrium rubrum*, die wohl mit unseren Gynohermaphroditen identisch ist — wenigstens sich morphologisch wie diese verhält —, eine weibliche Chromosomengarnitur (also zwei X-Chromosomen) nachgewiesen. (Zus. b. d. Korr.)

Am besten sind die Androhermaphroditen durch G. H. SHULL (1910, 1911) und PAULA und GÜNTHER HERTWIG (1922) auf ihre Genetik untersucht. Zwischen den Ergebnissen besteht zwar ein merklicher Unterschied, der sich auf das Zahlenverhältnis von Zwittern und Männchen bezieht, doch ist er wohl ziemlich weitgehend nur scheinbar, indem Androhermaphroditen, die zufällig gerade keine deutlichen Zwitterblüten zeigten, für männlich gehalten wurden; z. T. werden auch eigentlich nebensächliche Sippenunterschiede schuld sein.

Für ihre Zwitter haben PAULA und GÜNTHER HERTWIG mit großer Sorgfalt eine faktorielle Erklärung ausgearbeitet, die sie auch den Ergebnissen SHULLS angepaßt haben, und mit der wir uns hier etwas näher beschäftigen wollen.

Sie gehen aus von den Annahmen und den Erbformeln GOLDSCHMIDTS für die getrenntgeschlechtigen Tiere bei Heterogametie des männlichen Geschlechtes. Die Formel ist für das weibliche FFMM und für das männliche FfMM (S. 76). Sie nehmen nun eine Steigerung der Valenz von F und f an, die zu F' und f' werden. Während sonst FF stärker als MM, Ff aber schwächer als MM ist, genügt eine Valenzzunahme (um gleichviel Prozent), die F' und f' stärker als MM macht, aber schwächer als FF läßt, um „Intersexe“, F'f'MM, zu erhalten. Die Ergebnisse für die fünf Grundversuche sind dann:

1. Selbstbestäubung. Der Intersex ist F'f'MM, seine männlichen und weiblichen Keimzellen sind F'M und f'M. Es sind also dreierlei Nachkommen zu erwarten, nämlich:

Ein F'F'MM, „Überweibchen“ mit verstärkter Valenz von F.

Zwei F'f'MM, Androhermaphroditen wie P<sub>1</sub>.

Ein f'f'MM, „Übermännchen“, die mit normalen Weibchen nur Männchen geben dürften und nicht nachgewiesen wurden.

Beobachtet wurden von SHULL 290 ♀♀ + 221 ♂♂ + 3 ♂♂, von P. und G. HERTWIG 187 ♀♀ + 158 ♂♂ + 10 ♂♂; die ♂♂ sind eigentlich auch ♂♂, die aber aus äußeren Gründen (wegen zu schwacher Entwicklung) keine zwittrigen Blüten gebildet hatten.

2. Zwitter F'f'MM, kastriert × normales Männchen FfMM. Es sollen entstehen:

Ein F'F'MM, „Halbüberweibchen“ mit etwas verstärkter Valenz von F.

Zwei F'f'MM und Ff'MM, „Unterschwärmer“ mit herabgesetzter Valenz von F.

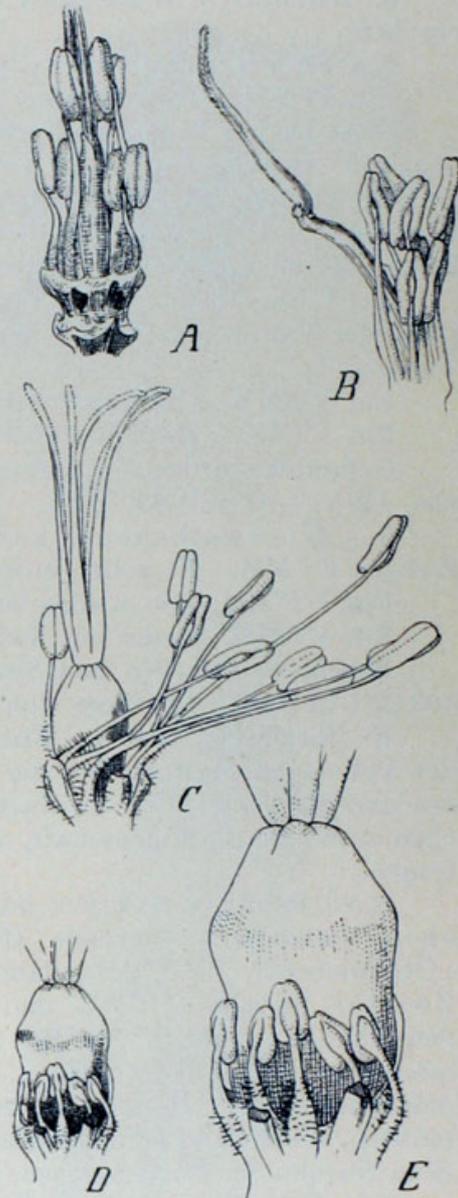


Abb. 62. *Melandrium*, Andröeum und Gynöceum: A, B der androhermaphroditen Form, C der euhermaphroditen Form, D, E der gynohermaphroditen Form. Etwas vergrößert, E stärker als A—D. (Dr. O. RÖMER gez.)

Ein  $f'fMM$ , Männchen mit Neigung zur Zwitterigkeit.

Erhalten wurden von SHULL 29 ♀♀ + 2 ♂♂ + 12 ♂♂, von P. und G. HERTWIG 12 ♀♀ + 14 ♂♂ (Gynäceum sehr schwach entwickelt) + 14 ♂♂.

3. Normales Weibchen  $FFMM \times$  Zwitter  $F'fMM$ . Es sollen sich ergeben:

Ein  $FF'MM$ , „Halbüberweibchen“.

Ein  $Ff'MM$ , „Untierzwitter“.

Diese beiden Typen sind schon bei dem Grundversuch 2 aufgetreten. Beobachtet wurden von SHULL sowohl 2612 ♀♀ + 1749 ♂♂ + 8 ♂♂ („genetische“ Zwitter) als 184 ♀♀ + 0 ♂♂ + 183 ♂♂ („somatische“ Zwitter), von P. und G. HERTWIG 264 ♀♀ + 3 ♂♂ + 236 ♂♂. Ihre drei Zwitter hatten unter sehr vielen männlichen Blüten sehr wenige zwittrige mit einem fadenförmigen Gynäceum.

4. „Überweibchen“ aus der Zwitternachkommenschaft (mit gesteigerter Valenz von F)  $F'F'MM \times$  normales Männchen  $FfMM$ . Erwartet wurden:

Ein  $F'F'MM$ , „Halbüberweibchen“.

Ein  $F'f'fMM$ , „Halbunterzwitter“ (mit herabgesetzter Valenz von F).

Gefunden wurden von SHULL 471 ♀♀ + 4 ♂♂ + 305 ♂♂, von P. und G. HERTWIG 450 ♀♀ + 93 ♂♂ + 330 ♂♂.

5. „Überweibchen“ aus Zwitternachkommenschaft  $F'F'MM \times$  Zwitter  $F'f'fMM$ . Es sollen entstehen:

Ein  $F'F'MM$ , also wieder ein „Überweibchen“.

Ein  $F'f'fMM$ , wieder ein Zwitter.

Beobachtet wurden von SHULL 429 ♀♀ + 155 ♂♂, von P. und G. HERTWIG 103 ♀♀ + 73 ♂♂ + 5 ♂♂, diese wohl verkannte Zwitter.

Es übertragen also die Eizellen des Zwitter die Zwitterigkeit, ebenso ist der Pollen des Zwitter bei der Vererbung der Zwitterigkeit beteiligt, endlich besitzen die Schwestern der Zwitter, die äußerlich ganz wie gewöhnliche Weibchen aussehen, die Eigenschaft, die Zwitterigkeit auf ihre Nachkommen zu übertragen.

Nach P. und G. HERTWIG müssen dreierlei genotypisch verschiedene Weibchen vorkommen: normale ( $FFMM$ ), „Halbüberweibchen“ ( $F'F'MM$ ) und „Überweibchen“ ( $F'F'f'fMM$ ), dann zweierlei der Veranlagung nach verschiedene Zwitter: normale ( $F'f'fMM$ ) und „Untierzwitter“ ( $F'f'fMM$ ), diese letzteren mehr den Männchen ähnlich), endlich dreierlei Männchen: normale ( $FfMM$ ), „Übermännchen“ ( $Ff'f'fMM$ ), mit fadenförmigem Gynäceum, stets steril, und „Untermännchen“ und „Halbuntermännchen“ ( $f'f'fMM$  und  $f'f'fMM$ ). Diese letzteren müßten, wenn sie existenzfähig wären, mit normalen Weibchen eine rein männliche Nachkommenschaft geben.

Die Existenz der dreierlei Weibchen und zweierlei Zwitter sehen P. und G. HERTWIG durch die angeführten Versuche (und einige weitere) als bewiesen oder doch als sehr wahrscheinlich an.

Es soll nun noch auf *Melandrium*-Zwitter hingewiesen werden, die sich nicht nur durch die Ausbildung der Staubblätter und Fruchtblätter von den Androhermaphroditen SHULLS und der HERTWIGS unterscheiden, sondern auch im Genotypus. Es gibt, nach eigenen Erfahrungen, solche, die mit gewöhnlichen Weibchen nur Weibchen hervorbringen und solche, die dann nur Zwitter als Nachkommen geben (CORRENS 1926). Wenn die Andro- und Euhermaphroditen umgewandelte Männchen sind, wie das schon SHULL angenommen hat, und wofür auch P. und G. HERTWIG eintreten, so kann man sich vorstellen, daß die Zwitter, die nur ihresgleichen hervorbringen, durch eine Umwandlung entstanden sind, die der entspricht, durch die die arrhenogenen Männchen

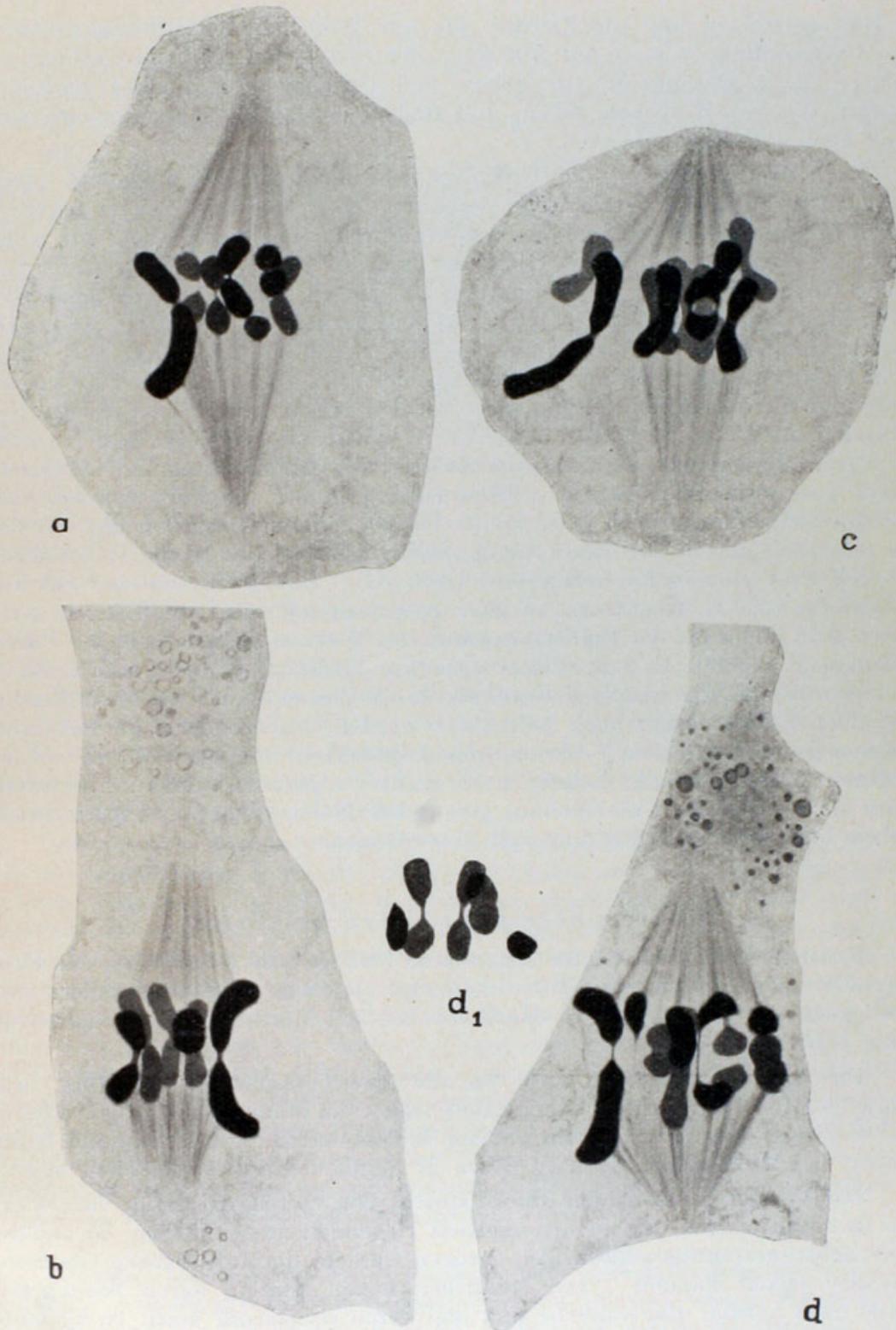


Abb. 63. *Melandrium album*, erste Reifungsteilung. a Männchen, XY-Paar links. b Weibchen, XX-Paar rechts. c Pollenmutterzelle des Zwitter, XY-Paar links. d Embryosackmutterzelle, XY-Paar links, außerdem sechs Gemini und zwei Einzelchromosomen.  $d_1$  die im nächsten Schnitt liegenden Chromosomen derselben Mitose (drei Gemini und zwei Chromosomen die zu den einzelnen von d gehören). Nur in d sind alle Chromosomen dargestellt; in den übrigen Abbildungen sind die, die zu tief oder im nächsten Schnitt liegen, nicht eingezeichnet. 3600  $\times$ . (Nach BÉLAR, 1925)

(S. 100) entstehen, und die Zwitter, die nur Weibchen hervorbringen, durch eine Umwandlung, wie sie am Auftreten der thelygenen Männchen schuld ist. Zwitter, die wieder nur Zwitter geben, und arrhenogene Männchen einerseits, Zwitter, die nur Weibchen geben, und thelygene Männchen andererseits, sind dann eben Parallelbildungen<sup>1)</sup>.

Nach der Entdeckung der Geschlechtschromosomen hat man auch gleich Vermutungen über das cytologische Verhalten der *Melandrium*-Zwitter geäußert. Schon WINGE (1923) hat ihre Entstehung durch „non disjunction“ für wahrscheinlich gehalten, und HEITZ (1925) sie auch mit Abweichungen von der normalen Reduktionsteilung in Verbindung zu bringen gesucht, die er tatsächlich beobachten konnte, ja, man hat sogar aus dem Verhalten verwandter, primärer Zwitter Schlüsse ziehen zu können gehofft. K. BÉLAŘ (1925) hat aber einige meiner Zwitter untersucht und die Chromosomengarnitur (mit X- und Y-Chromosom) und die Reduktionsteilung ganz wie bei einem typischen Männchen gefunden, nicht nur in den Antheren, sondern auch in den Samenanlagen. Es handelt sich dabei um Zwitter, die Androeceum und Gynäceum gleich gut ausgebildet hatten, „Euhermaphroditen“. Geprüft wurden neun verschiedene Pflanzen; bei jeder wurde bei 20 Pollenmutterzellen und bei drei bis zehn (im ganzen 50) Embryosackmutterzellen bei der ersten Reifeteilung das XY-Paar einwandfrei festgestellt (Abb. 63). Das X-Chromosom war auffallenderweise, im Gegensatz zu den getrenntgeschlechtigen Pflanzen, stets gleich groß (nicht bei der Embryosackmutterzelle etwas kleiner als in der Pollenmutterzelle, S. 999). Es kam etwa ebensooft in die Makrospore, die zum Embryosack wurde und die Eizelle lieferte, als das Y-Chromosom. Ob diese Eizellen mit dem Y-Chromosom auch befruchtet werden, insbesondere, ob mit ihnen die Spermakerne mit dem Y-Chromosome kopulierten, und was etwa mit solchen Zygoten weiter geschah, konnte noch nicht festgestellt werden. Jedenfalls kann die cytologische Untersuchung gerade auf diesem Gebiet die experimentelle Arbeit noch besonders wirkungsvoll unterstützen.

#### Deuterohermaphroditen bei *Vitis*

Es ist noch fraglich, ob die sekundären Zwitter von *Melandrium* das Paradigma der Deuterohermaphroditen überhaupt abgeben. Doch sind andere Fälle noch nicht so gut untersucht. Kurz erwähnt soll hier noch das Verhalten der *Vitis vinifera* werden.

Die wilden Weinstöcke sind, wie die amerikanischen Reben, (fast) ausschließlich diöcisch. (In der Rheinebene sollen die Männchen häufiger sein als die Weibchen, wenn auf die sehr kleinen Zahlen Verlaß ist; ZIEGLER und MORIO (zitiert bei MÜLLER und KOBEL) geben 37 Männchen auf 9 Weibchen an.)

Das Verhalten der wilden Stöcke spricht von vornherein dafür, daß es sich bei den kultivierten, die in den meisten Gegenden ausschließlich, in anderen aber neben getrenntgeschlechtigen gezogen werden, um sekundäre Gemischtgeschlechtigkeit handelt. Die Männchen haben Blüten, deren Staubgefäße meist ganz normal und aufrecht sind und deren Gynäceum stark rückgebildet ist; selten wird es in manchen Blüten tauglich („Intersexe“ STOUTS).

1) Die Gynohermaphroditen gaben bei der Bestäubung mit dem Pollen normaler Männchen wenigstens zum Teil Resultate, die zu dem cytologischen Befund ÅKERLUNDS (S. 86, Anm. 2) insofern stimmten, als einerseits Männchen, andererseits Weibchen und eine Anzahl Zwitter, zuweilen nur Gynohermaphroditen, zuweilen außerdem auch Euhermaphroditen, entstanden.

Bei den Weibchen sind die Fruchtknoten normal, die Staubgefäße kürzer, bogig zurückgekrümmt oder sonst anomal; die Antheren enthalten nur einzeln taugliche Pollenkörner. Die Zwitter endlich zeigen normale Fruchtknoten und aufrechte Staubgefäße (deren Pollen aber ausnahmsweise untauglich sein kann).

Über die Genetik sind wir durch HEDRICK und ANTHONY (1915), deren Ergebnisse durch VALLEAU (1916) und RASMUSON (1917) ausgedeutet wurden, und durch MÜLLER und KOBEL (1924) unterrichtet, wenn auch die Zahlen naturgemäß sehr klein sind. Die Zwitter sind von zweierlei Art, sie geben bei Kreuz- und Selbstbefruchtung entweder nur Zwitter oder Zwitter und Weibchen; MÜLLER und KOBEL fanden auf 85 Zwitter 21 (=20%) Weibchen. Bestäubt mit dem Pollen der Männchen bringen sie ihresgleichen und männliche Stöcke hervor; MÜLLER und KOBEL fanden auf 24 Zwitter 31 (=56%) Männchen. Entsprechend besteht die Nachkommenschaft aus Zwittern und Weibchen, wenn die Weibchen mit dem Pollen der Zwitter bestäubt werden.

VALLEAU hat folgenden Deutungsversuch gemacht: Die Weibchen sind FF, die Männchen FM, die Zwitter zunächst FFM, wobei FM als Einheit behandelt und der Kürze halber mit H bezeichnet wird. Diese Zwitter müssen bei der Selbstbefruchtung 1 FF : 2 FH : 1 HH geben, 1 Weibchen : 2 Zwitter : 1 abgeleiteter Zwitter, also 1 : 3. Solche abgeleiteten Zwitter geben bei Selbstbefruchtung nur ihresgleichen. Bestäubt man einen Zwitter mit dem Pollen eines Männchens, so erhält man, je nach der Natur des Zwitters entweder 1 FF : 1 FH : 1 FM : 1 HM oder 2 FH : 2 HM, auf jeden Fall also einen neuen Typus, HM, ein abgeleitetes Männchen. Auch die anderen Ergebnisse HEDRICKS und ANTHONYS kann VALLEAU so erklären, nur nicht das (vielleicht irrtümliche) Ergebnis nach Selbstbefruchtung der Weibchen (die ja, wie wir sahen, einzelne taugliche Pollenkörner bilden können). Statt lauter Weibchen erhielten die Autoren etwa gleichviel Weibchen und Männchen.

MÜLLER und KOBEL geben auch einen zweiten Erklärungsversuch, bei dem sie an Andeutungen A. ERNSTS (1924) anknüpfen und von einem Dihybridenschema ausgehen. Ein Faktor K hemmt die Ausbildung der Narbe (ruft also das männliche Geschlecht hervor), fehlt er, k, so wird sie ausgebildet. S bedingt aufrechte, taugliche Staubgefäße, s untaugliche, zurückgekrümmte, ruft also das weibliche Geschlecht hervor. Gewöhnlich soll K mit S und k mit s gekoppelt sein. Die Weibchen sind dann kkss, die Männchen KkSs. Durch crossing over kann aber auch KKSs, eine zwittrige Pflanze anderer Art, entstehen und KkSs, eine männliche Pflanze mit zurückgebogenen, aber tauglichen Staubgefäßen, die nicht bekannt ist. Durch Kreuzungen endlich gelangt man zu Zwittern von der Formel kkSS und abgeleiteten männlichen Reben KkSS, KKSs und KKSS. Auch mit dieser ganz anders gearteten Theorie lassen sich die bisher beobachteten Ergebnisse erklären (wieder mit Ausnahme des einen schon oben erwähnten Versuches von HEDRICK und ANTHONY).

Über die Ursachen, die bei getrenntgeschlechtigen Spezies das Auftreten der sekundär gemischtgeschlechtigen Individuen hervorrufen, wissen wir im Pflanzenreich kaum etwas Sicheres. Vielfach wird angenommen, sie seien die Folge einer Bastardierung; und die Ergebnisse, die R. GOLDSCHMIDT bei seinen Sippenkreuzungen innerhalb der Spezies *Lymantria dispar* erzielt hat, zeigen, daß das Zusammenkommen von Keimzellen, deren Valenz nicht aufeinander abgestimmt ist, tatsächlich diese Wirkung hat. Von den 46 im Freien gefundenen Weiden-Iso-Intersexen, die RAINIO (1927) untersucht hat, waren nach den Bestimmungen eines Spezialisten nur sieben reine Arten, der Rest Bastarde, und von den 70

Hetero-Intersexen aus dem Freien sogar nur zwei reine Arten, alles andere Bastarde.

Von HERIBERT NILSSON wurden dagegen bei seinen experimentell hergestellten Bastarden Zwitter nur als Ausnahme beobachtet; das Verhalten der Eltern war nicht näher bekannt. erinnert man sich endlich an *Myrica Gale*, die nicht selten gemischtgeschlechtig gefunden wird, und die außerordentlich einförmig zu sein scheint — ich finde keine Abänderung angegeben —, so wird einem die Annahme weiterer Ursachen nahegelegt, wenn auch über sie nichts Näheres bekannt ist.

Eine Zusammenfassung über das genetische Verhalten der sekundär gemischtgeschlechtigen Pflanzen ist zur Zeit nicht möglich; die Ergebnisse sind noch zu wenig homogen. Wichtig erscheint mir, hier nochmals die Unterscheidung zwischen primären und sekundären Zwittern hervorzuheben, und bei diesen letzteren wieder die zwischen den Gynandromorphen im weitesten Sinne, mit einem z. T. sehr feinen Mosaik der beiden Geschlechter, selbst im nämlichen Sporophyll, und den Deuterohermaphroditen, bei denen die normalen Sporophylle in den Blüten in der Anordnung stehen, in der sie sich bei den primärzwitterigen Verwandten finden, und die sie auch auf der gemischtgeschlechtigen phylogenetischen Vorstufe der getrenntgeschlechtigen Species gehabt haben mögen. Die Gynandromorphen teilen wir wieder ein in echte Gynandromorphe mit einem groben, oft sehr groben Mosaik der Geschlechter und in Intersexe mit einem feinen, oft sehr feinen Mosaik im selben Sexualorgan, das den Eindruck einer Mittelbildung machen kann und dann an die Intersexe im Tierreich erinnert, von denen der Name stammt.

### 5. Das Zahlenverhältnis der Geschlechter

Wichtig war der Nachweis der Geschlechtschromosomen bei den höheren Pflanzen unter anderm auch deshalb, weil er uns etwas direkt vor Augen führt, was wir sonst nur mit sehr großer Wahrscheinlichkeit erschließen könnten, daß nämlich die Bestimmung über die Geschlechtstendenz der Keimzellen des heterogametischen Geschlechtes bei der Reduktionsteilung erfolgt. Damit ist aber schon gesagt, daß Männchenbestimmer und Weibchenbestimmer im Zahlenverhältnis 1 : 1 zu erwarten sind, und daraus folgt dann weiter, daß eigentlich auch Männchen und Weibchen infolge des Mechanismus der Geschlechtsbestimmung in diesem „mechanischen“ Verhältnis 1 : 1 (CORRENS 1917) auftreten sollten.

Daß dies nun nicht — oder doch nur ausnahmsweise — genau der Fall ist, hat kurzsichtige Kritiker die Theorie verwerfen lassen.

Das Zahlenverhältnis 1 : 1 kann aber nur dann rein herauskommen, wenn eine ganze Reihe von Bedingungen erfüllt sind. Es müssen

1. schon bei der Reduktionsteilung die Aussichten für die Männchenbestimmer und die Weibchenbestimmer gleich groß sein, wenn von den Teilungsprodukten ein Teil zugrunde geht (wie es z. B. regelmäßig bei der Entstehung des Embryosacks und damit der Eizelle aus der Macrosporenmutterzelle der Fall ist),
2. die Aussichten bis zur Reife und
3. jene bei der Befruchtung dieselben bleiben, und es müssen
4. auch die beiderlei Embryonen die gleiche Lebenswahrscheinlichkeit haben, wenigstens bis zu dem Zeitpunkt, auf dem sich das Geschlecht feststellen läßt.

All das ist aber kaum je gleichzeitig verwirklicht.

Der Erfolg der früher (S. 56) geschilderten Konkurrenzversuche beruht z. B. auf der ungleichen Befruchtungstüchtigkeit der Weibchen- und Männchenbestimmer. Wenn, wie es oft der Fall ist, auch nach der Aufhebung aller Konkurrenz das Zahlenverhältnis noch von dem mechanischen abweicht, so können daran nur ungleiche Entwicklungschancen der Pollenkörner vor der Befruchtung oder der Embryonen nach ihr schuld sein.

Es liegt nahe, zu versuchen, durch äußere Eingriffe das Zahlenverhältnis der Geschlechter zu ändern, indem man die Chancen der einen oder der anderen Sorte Keimzellen oder Embryonen vergrößert. Haben wir dabei Erfolg, so können wir, um eine kurze Bezeichnung zu haben, dasjenige Verhältnis, das dem mechanischen, 1:1, am nächsten kommt, das „proximale“, das am weitesten abweichende das „distale“ nennen. Bei den Konkurrenzversuchen gibt also „arme“ Bestäubung das proximale, „reiche“ das distale Verhältnis.

Außer durch die Zahl der Pollenkörner ließ sich bei *Melandrium* auch durch Behandlung des luftgetrockneten Pollens mit Alkoholdämpfen eine Verschiebung erreichen (CORRENS 1922a; ein Versuch STRASBURGERS vom Jahr 1900 war ohne Erfolg geblieben). Die Zahl der Männchen nahm deutlich zu, gewiß weil die — sonst befruchtungstauglicheren — Weibchenbestimmer wenig resistent gegen diese Schädigung waren. Tab. 16 bringt die Hauptergebnisse des Versuches.

Tabelle 16

*Melandrium*, Änderung des Zahlenverhältnisses der Geschlechter durch Einwirkung von Alkoholdämpfen auf den trockenen Pollen

♀ Vers. Pfl.	A. Kontrolle					B. Alkoholdämpfe — Einwirkungsdauer —								Diff. (IV+V)—II in %
	I Anthere		II Pollenspur		Diff. II—I in %	III 30 Min.		IV 40 Min.		V 60 Min.		IV+V		
	n	% ♂	n	% ♂		n	% ♂	n	% ♂	n	% ♂	n	% ♂	
1182	685	7,6	515	25,4	+17,8	552	25,9	131	38,2	237	43,0	368	41,3	+15,9
1214	541	8,5	688	23,6	+15,1	540	18,3	87	36,8	204	32,5	291	33,7	+10,1
1246	638	8,6	545	16,3	+7,7	666	21,6	101	38,6	164	36,6	265	37,4	+21,1
zus.	1864	8,21 ±0,64	1748	21,85 ±0,99	+13,64 ±1,18	1758	21,96 ±0,99	319	37,93 ±2,72	605	37,69 ±1,97	924	37,77 ±1,59	+15,92 ±1,72

Zunächst müssen die Alkoholdämpfe schon dadurch, daß sie die Pollenkörner nach und nach abtöten oder doch untauglich machen, die Prozentzahl der Männchen steigern, so lange die Zahl der Samenanlagen wesentlich kleiner ist als die Zahl der verwendeten Pollenkörner. Denn die Konkurrenz nimmt dadurch ab — wie wenn mit immer weniger Pollen bestäubt würde —, bis sie ganz aufgehoben ist. (Man vgl. Spalte III mit Spalte II der Tabelle 16.)

Das kann aber nur so weit gehen, bis das proximale Verhältnis bei Ausschluß der Konkurrenz erreicht ist; entstehen noch mehr Männchen, so muß der Alkohol außerdem irgendeinen ungünstigeren Einfluß auf die weibchenbestimmenden Pollenkörner haben, als auf die männchenbestimmenden.

Das gleiche Ergebnis — Zunahme der Männchen — ließ sich, wieder bei *Melandrium*, durch Alternlassen des Pollens erreichen (CORRENS 1921a, 1924). Bei Verwendung von ganz altem, etwa 80- bis 100-tägigem Pollen, waren die relativ wenigen Nachkommen, die noch zu bekommen waren, fast ausschließlich Männchen.

Das Alter der Eizellen, das freilich nach dem Öffnen der Blüten nur etwa fünf Tage, höchstens sieben Tage erreichen kann, hatte keinen nachweisbaren

Einfluß auf die Zusammensetzung der Nachkommenschaft. Das ist als Folge ihrer genotypischen Gleichartigkeit ja auch nur verständlich. (An und für sich ist übrigens doch auch hier ein Einfluß des Alters denkbar, wenn nämlich das Absterben der Eizellen im Fruchtknoten nicht gleichzeitig eintritt, sondern so, daß die erst ankommenden Pollenschläuche gerade noch die Befruchtung ausführen könnten, die späteren nicht mehr, was auf verschiedene Weise bedingt sein könnte. Unter den erstankommenden sind ja mehr Weibchenbestimmer, unter den späteren mehr Männchenbestimmer.) Als Beleg für die Einflußlosigkeit des Alters der Eizellen mag Tab. 20 auf S. 100 dienen. Man sieht die Differenz bleibt innerhalb ihres einfachen wahrscheinlichen Fehlers. (Daß die alten Eizellen etwas mehr Weibchen gegeben haben, als die jungen, könnte in der oben angegebenen Weise gedeutet werden.)

Das Alter der Spermakerne deckt sich bei *Melandrium* mit dem der Pollenkörner, da das reife Korn, wie schon STRASBURGER (1910) wußte, bereits neben dem vegetativen die generativen (Sperma-) Kerne enthält. Mit dem steigenden Alter der Körner (bei Aufbewahren über Natronkalk) nimmt die Zahl der befruchtungstauglichen immer mehr ab, und es sterben, was auffallender ist, außerdem immer mehr von den Embryonen, die solchem alternden Pollen ihr Dasein verdanken, vor der Reife ab. Die Zahl dieser „großtauben“ Samen nimmt deshalb immer mehr zu; sie steigt von 5 bis höchstens 7% auf 90, 95, schließlich bis auf 100% (Abb. 64). (Die reifwerdenden Samen haben dann aber keine merklich schlechtere Keimfähigkeit gezeigt.) Mit 80- bis 110-tägigem Pollen lassen sich nur dann noch einzelne keimfähige Samen erhalten, wenn man sehr viel Pollen (aus mehreren Antheren) auf die Narben bringt. Mit 120-tägigem Pollen endlich sind nur noch einige großtaube Samen zu erzielen.

Wie mit dem Alter des Pollens die Zahl der Männchen steigt und die der Weibchen abnimmt, zeigt Abb. 65 für drei verschiedene Weibchen. Das Weibchen D war mit seinem Bruder H, T und W mit ihrem Bruder M bestäubt worden.

Nach FL. LILIENFELD (1921) und nach RIEDE (1925) wirkt auch bei *Cannabis* das Alternlassen des Pollen auf das Zahlenverhältnis. Im einzelnen widersprechen sich aber die Angaben. FL. LILIENFELD erhielt mit frischem Pollen 62,23% Weibchen ( $n=1218$ ), mit Pollen, der mehr als 12 (bis 36) Stunden alt war, 57,43% ( $n=780$ ), also weniger Weibchen (Differenz  $4,80 \pm 2,25$ ). RIEDE gibt dagegen (einstweilen ohne alle Zahlen) an, je länger der Pollen liege, desto größer sei die Zahl der Weibchen; schließlich würden nur mehr weibliche Individuen erzielt.

Neben den oben angeführten Einflüssen, Pollenmenge, Alkohol und Alter, werden gewiß auch noch andere die Aussichten der beiderlei geschlechtbestimmenden Keimzellen ändern können.

Es gibt bis in die neueste Zeit hinein eine ganze Literatur über Versuche, die Geschlechtsbestimmung als abhängig von äußeren Faktoren nachzuweisen, indem man für verschiedene Außenbedingungen verschiedene Zahlenverhältnisse der Geschlechter festzustellen versuchte. Hierfür hat vor allem *Cannabis sativa* als Versuchsobjekt gedient. Dichtsaat und lockere Saat, gute Belichtung und Beschattung, die verschiedensten Düngungsweisen, Größe der Früchtchen, ihre Stellung an der Pflanze, Farbe der Fruchtschale (die übrigens offenbar ein Sippenmerkmal ist), all das ist wiederholt geprüft worden. Die kritischen Versuche von STRASBURGER (1900) und vor allem von A. SPRECHER haben aber, wie die neuesten von HIRATA (1927) und GREGUSS (1926), ein negatives Resultat gehabt, so daß darauf hier nicht eingegangen zu werden braucht.

Eigentlich ist dies negative Ergebnis aber auffälliger, als wenn es ein positives wäre. Denn es beweist, daß unter den verschiedensten Umständen die Lebensfähigkeit der Hanfmännchen bis zur Blütezeit so groß ist wie die der Hanfweibchen. Nach dem, was wir jetzt wissen, ist ja eine epigame Geschlechtsbestimmung ganz ausgeschlossen, und Abweichungen von dem durchschnittlichen Zahlenverhältnis der Geschlechter, die bei und nach dem Keimen der Samen eintreten würden, könnten nur durch eine ungleiche Lebenswahrscheinlichkeit der Männchen und

Weibchen zustande kommen.

Daß sich nicht alle Spezies so indifferent verhalten, wie der Hanf, ist sicher zu erwarten und geht wohl auch aus einigen Angaben in der Literatur hervor. So fand FORSBERG (1888), daß bei *Juniperus communis* auf schlechtem Boden die Zahl der Männchen größer ist. Ich gebe seine Tabelle wieder, nur sind statt der Verhältniszahlen, die auf 100 Weibchen berechnet waren, die Prozentzahlen eingesetzt.

Nach FORSBERG dürften auch die Männchen älter werden als die Weibchen.

Ein Weg zur Verschiebung des Zahlen-

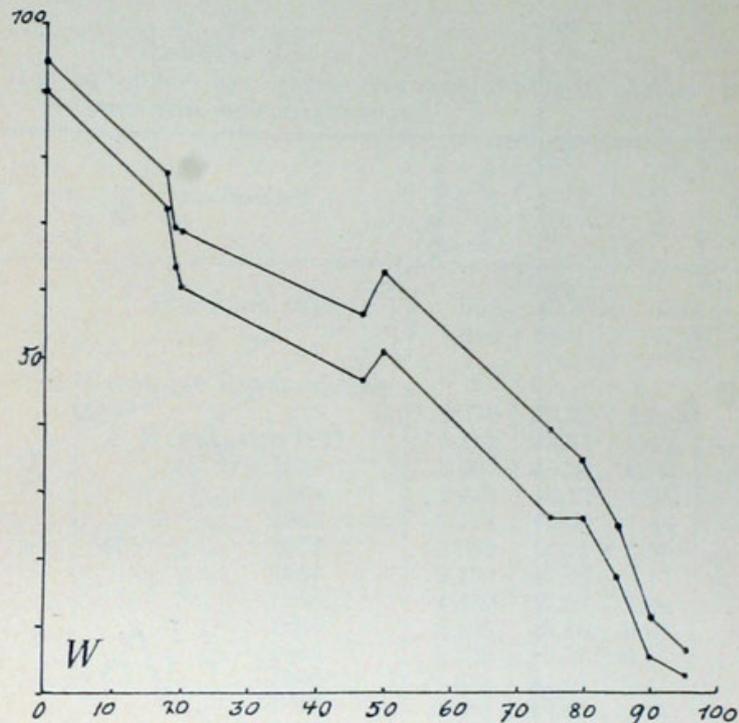
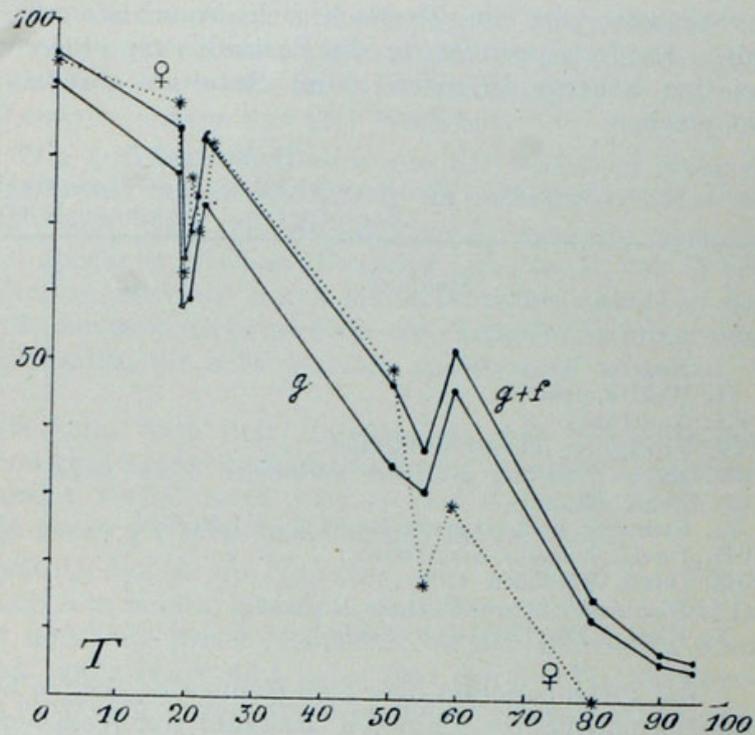


Abb. 64. *Melandrium*. Abnahme der guten (untere Kurve) und der guten+fraglichen Samen (obere Kurve), mit zunehmendem Alter des Pollens, in Prozenten der überhaupt weiter entwickelten (befruchteten) Samenanlagen. Zwei Versuchspflanzen, 499 T und 499 W. Bei T ist punktiert die Kurve für die Weibchen eingetragen, die aus den guten Samen erwachsen, ebenfalls in Prozenten der gesamten Nachkommenschaft. Das Feld oberhalb der Kurven zeigt die Zunahme der großtauben Samen mit steigendem Alter des Pollens.

verhältnisses, der im Tierreich sich brauchbar erwies und GOLDSCHMIDT zu seinen Entdeckungen führte, die Bastardierung zweier verschiedener Sippen, hat bei den höheren Pflanzen kaum Resultate gegeben, die den Anforderungen entsprechen.

Tabelle 17

*Juniperus communis*, Zahlenverhältnis der Geschlechter auf verschiedenen Standorten. (FORSBERG 1888)

Standort	n	in $\frac{\sigma}{\%}$	steril
I. Magerer Hain . . . . .	512	43,9	—
II. Weidekoppel . . . . .	805	46,7	6
III. Nadelwald . . . . .	280	45,7	—
IV. Trockenes, offenes Weideland . . . . .	192	46,9	—
V. Magerer, niedrig gelegener höckeriger Boden mit wenig Bäumen . . . . .	502	53,7	3,9
VI. Steiniger, hochgelegener Hügel (I—VI Nerike) . . . . .	984	42,2	3—8
VII. Dovre, magerer Sandboden . . . . .	464	58,9	1
VIII. Dovre, Talboden . . . . .	100	44,0	5,3
IX. Dichter Fichtenwald (Lille Elvdalen) . . . . .	90	38,9	—
X. Kiesige Berghügel (Stockholm) . . . . .	414	54,1	2—7

MACPHEE berichtet über eine Hanfsorte „Simple Leaf“, die mit dem Pollen einer normalen Sorte „Chington“ bestäubt, nur Weibchen hervorbrachte, während

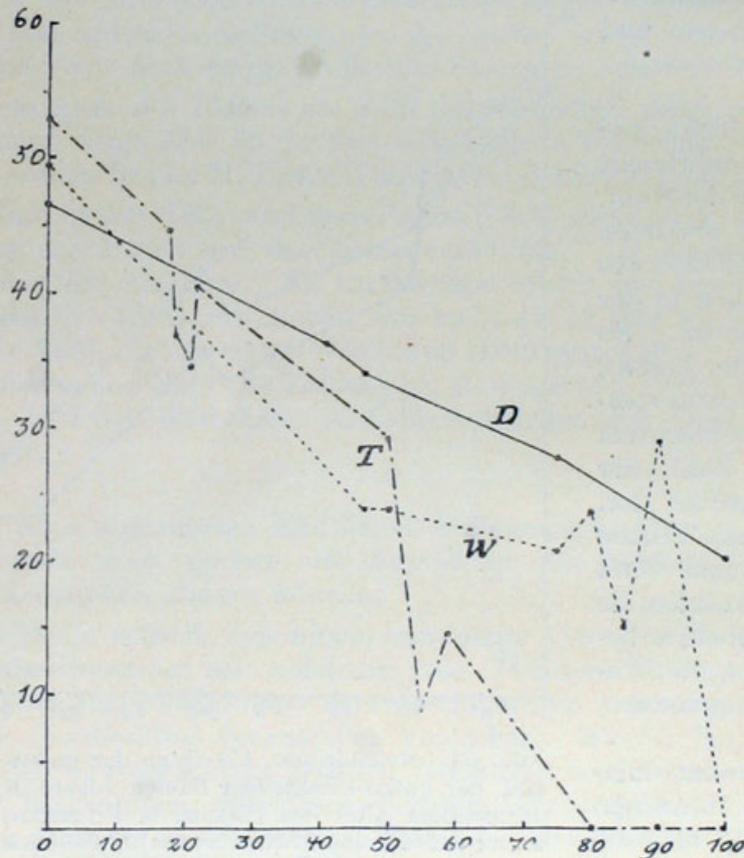


Abb. 65. *Melandrium*. (Zunahme der Männchen und) Abnahme der Weibchen mit zunehmendem Alter des zur Bestäubung benutzten Pollens. Auf der Abszissenachse das Alter des Pollens, als Ordinaten die Prozentzahl der Weibchen. Drei Versuchsweibchen D, T, W; für D wurde der Pollen eines anderen Männchens zur Bestäubung verwendet, als für T und W

sie bei Inzucht etwa 32% Männchen gab, und die Sippe Chington selbst bei Inzucht 48,8% Männchen. HERIBERT NILSSON fand zwar meist ganz überwiegend bis fast ausschließlich Weibchen bei seinen *Salix*-Bastardierungen, es gab aber auch die Verbindung *S. cinerea*+*cinera* nur (24) Weibchen.

Wieder ein anderer Weg auf dem ein Überwiegen der Weibchen zustande kommen kann, ist das Auftreten männlicher Blüten an weiblichen Individuen (*Cannabis*, STRASBURGER 1909), oder das gleichzeitige Vorkommen normaler (befruchtungsfähiger) und apogamer Eizellen (*Humulus Lupulus*, R. VON WETTSTEIN 1925). Zu den Nachkommen, die durch Männchenpollen entstehen und zum Teil weiblich sind, kommen dann ja noch die aus Selbstbefruchtung oder durch Apogamie hervorgehenden, die alle weiblich ausfallen.

Das Zahlenverhältnis kann nach dem Gesagten in zwei Versuchen nur dann gleich ausfallen, wenn genau gleich veranlagte Eltern — selbst Geschwister können sich sehr verschieden verhalten (S. 108) — ihre Keimzellen und ihre Nachkommenschaft unter genau gleichen Bedingungen hervorbringen.

Ein Geschlechtsverhältnis, das für die Spezies, oder auch nur eine Sippe der Spezies charakteristisch sein müßte, gibt es eigentlich nicht. Wenn STRASBURGER bei Bonn unter mehr als 10000 Melandrien 43,8% Männchen fand, und SHULL bei New York unter 11000 43,1%, so sind das nur Mittelwerte aus Verhältniszahlen, die unter sich verschieden sind und je einer Nachkommenschaft entsprechen. Diese Mittelwerte aber sind nur deshalb so ähnlich aus-

Tabelle 18  
Zahlenverhältnis der Geschlechter bei getrenntgeschlechtigen Arten und Rassen von Blütenpflanzen

Art, Rasse, Herkunft	Beobachter	Gesamtzahl der Individuen	♂ in %	m ±	♀
<i>Juniperus communis</i> VI . . . . .	FORSBERG 1888	984	42,2	—	—
„ VII . . . . .	„	464	58,9	—	—
<i>Cannabis sativa</i> :					
Frankreich . . . . .	GIROU DE BUZAREINGUES 1830	2 276	46,22	1,04	—
Österreich . . . . .	F. HABERLADT 1877	6 282	45,54	0,62	—
gewöhnlicher . . . . .	HEYER 1884	3 067	45,90	0,89	—
Piemont I (Riesenhauf) . . . . .	„ 1884	1 472	45,17	1,68	—
„ II . . . . .	„ 1884	1 124	45,99	1,48	—
Thüringen I . . . . .	„ 1884	4 982	47,71	0,58	—
„ II . . . . .	„ 1884	3 132	47,66	0,77	—
„ III . . . . .	„ 1886	1 496	48,93	1,29	—
kleiner russischer . . . . .	„ 1884	5 495	48,66	0,67	—
„ „ . . . . .	„ 1884	3 258	47,17	0,87	—
Lawrence (Kansas) . . . . .	„ 1886	14 834	47,66	0,41	—
M. Morris (New York) . . . . .	„ 1886	2 558	48,47	0,98	—
Chile . . . . .	„ 1886	463	44,49	—	—
Oberländer . . . . .	„ 1884	2 448	42,89	1,00	—
„ <i>Cannabis indica</i> “ . . . . .	„ 1884	736	42,67	—	—
Italien I . . . . .	BRIOSI u. TOGNINI 1894	2 445	47,03	1,01	—
„ II . . . . .	„	2 375	47,36	1,02	—
Thüringen, zusammen . . . . .	FISCH 1887	66 327	39,33	0,19	—
„ I allein . . . . .	„ 1885	47 571	39,58	0,22	—
„ II allein . . . . .	„ 1886	18 746	39,04	0,36	—
Ungarn I . . . . .	SPRECHER 1913	23 769	47,11	0,32	—
„ II . . . . .	„	1 931	50,80	1,13	—

Art, Rasse, Herkunft	Beobachter	Gesamtzahl der Individuen	in ♂ in %	m ±	±σ
Breisgau . . . . .	SPRECHER 1913	2 349	46,01	1,02	—
Dänemark I . . . . .	Ö. WINGE 1923	2 952	41,8	0,91	—
„ II. . . . .	„	1 084	43,3	1,50	—
Chington:					
a) Freiland . . . . .	Mc PHEE 1925	472	48,8	—	—
b) Warmhaus im Winter . . . . .	„	124	50	—	44
Simple Leaf . . . . .	„	401	32,1	—	56
<i>Humulus Lupulus</i> (♂ I) . . . . .	Ö. WINGE 1923	1 405	9,8	0,79	—
„ (♂ II) . . . . .	„	592	22,3	—	—
<i>Humulus japonicus</i> . . . . .	„	428	29,0	—	—
<i>Rumex Acetosa</i> i. Freien (Gießen)	H. HOFFMANN 1885	584	23,26	—	—
„ Versuch . . . . .	SPRECHER 1913	6 049	29,33	0,59	—
„ im Freien <sup>1)</sup> . . . . .	„	1 437	32,82	1,02	—
„ Versuche: . . . . .	CORRENS 1922				
a) wenig Pollen . . . . .	„	3 410	30,87	0,79	—
b) viel Pollen . . . . .	„	3 429	8,92	0,48	—
„ anderes Material sehr wenig Pollen . . . . .	„	430	42,1	—	—
„ im Freien (Japan)	KIHARA u. ONO 1925	3 788	28,27	0,23	—
<i>Rumex thyrsiflorus</i> im Freien . . . . .	RAUNKJÄR 1918	6 000	9,56	0,38	—
<i>Spinacia oleracea</i> . . . . .	NOHARA 1923	991	50,10	—	—
„ . . . . .	CORRENS <sup>2)</sup> 3)	54 909	47,7	0,21	300
<i>Melandrium</i> („ <i>Lychnis dioica</i> “) . . . . .	GIROU DE BUZAREINGUES 1831	1 151	54,6	1,47	—
„ Versuche . . . . .	„ 1833	2 160	49,6	1,08	—
„ ( <i>M. album</i> = 1. . . . .	H. HOFFMANN 1871	764	46	—	—
„ <i>Lychnis dioica</i> ) 2. . . . .	„	891	45	—	—
„ Versuch a) . . . . .	HEYER 1884	630	48,25	—	—
„ b) . . . . .	„	1 777	42,59	1,17	—
„ ( <i>M. album</i> ) i. Frei- . . . . .	STRASBURGER 1900 (COR-	10 662	43,84	0,48	—
„ Versuche . . . . .	„ RENS 1917)	11 904	43,75	0,45	—
„ ( <i>M. rubrum</i> ) . . . . .	„ 1910	1 035	36,3	1,49	—
„ ( <i>Lychnis dioica</i> ) Vers. . . . .	SHULL 1910	11 197	43,13	0,47	—
<i>Silene Otites</i> im Freien . . . . .	CORRENS <sup>2)</sup>	8 527	61,9	0,53	18
<i>Fragaria elatior</i>					
„ Versuch a) viel Pollen . . . . .	CORRENS <sup>2)</sup>	1 034	50,77	1,55	—
„ b) wenig Pollen . . . . .	„	1 394	49,27	1,37	—
<i>Mercurialis annua</i> im Freien . . . . .	HEYER 1884	21 000	51,42	0,34	—
„ (4. Zählung) . . . . .	BITTER 1909	1 052	43,73	1,51	12
<i>Acer Negundo</i> . . . . .	WITTRÖCK 1886	300	52,3	—	—
<i>Trinia glauca</i> , Versuch . . . . .	CORRENS 1919	2 276	49,74	1,05	—
<i>Asparagus officinalis</i> (Aussaart)	CORRENS <sup>2)</sup>	334	53,3	—	—

1) Nach dem Standort vielleicht *Rumex arifolius* (Weg am Osthang der Kurfürsten).

2) Unveröffentlicht.

3) Die Zahl der Zwitter ist wohl sicher zu klein ausgefallen.

gefallen, weil sich bei den großen Gesamtzahlen die verschiedenen inneren Veranlagungen und die wirksamen äußeren Umstände an beiden Orten ungefähr wiedergefunden haben.

Trotzdem stelle ich in Tab. 18 die mir bekannten Zählungen zusammen, soweit sie nicht einen allzukleinen Umfang haben.<sup>1)</sup> (Einzelergebnisse von Ver-

1) Damit scheiden manche, zum Teil recht auffallende Angaben, die einer Nachprüfung wert wären, aus. So sind nach Graf SOLMS (1907) von *Nepenthes* weibliche Pflanzen selten im Handel, was mit einem kräftigen Wachstum der Männchen zusammenhängen soll, die deshalb vorzüglich vermehrt würden. Aber auch im Freien sollen die Männchen stark überwiegen (SPENSER ST. JOHN für *N. Rajah*). Nach BONNET (1890) soll in manchen Gegenden Südfrankreichs bei *Ephedra major* erst auf etwa hundert Männchen ein Weibchen kommen.

suchen, durch die das Zahlenverhältnis verschoben werden sollte, sind im allgemeinen nicht berücksichtigt worden.) An den Unterschieden, die bei einem sehr umfangreichen Material zwischen verschiedenen Sippen (Arten oder Sorten) noch übrig bleiben, müssen spezifische, genotypische Ursachen beteiligt sein. So ist das Überwiegen der Weibchen für *Cannabis* und *Melandrium*, das der Männchen für *Mercurialis annua* und *Silene Otites* sicher charakteristisch.

Die Angaben der Autoren sind, soweit nötig, alle auf Prozente umgerechnet worden; für Zahlen über 1000 ist auch der mittlere Fehler ausgerechnet. Die früher so beliebte Methode, die Zahl für das eine Geschlecht gleich 100 zu setzen und die andere darauf zu beziehen, ist, wie JOHANNSEN mit Recht hervorgehoben hat, an sich schon wenig empfehlenswert. Zudem nimmt der eine Autor das weibliche Geschlecht, der andere das männliche gleich 100.

Am zuverlässigsten sind die Angaben für einjährige Gewächse (*Cannabis*, *Mercurialis*, *Spinacia*), die beim Zählen ausgezogen werden können, dann die für Rosetten bildende Pflanzen (*Melandrium*, *Silene Otites*). Bei Arten, die eine starke vegetative Vermehrung haben, wie *Cirsium arvense* oder *Rumex Acetosella*, sind Bestimmungen im Freien unmöglich und nur im Versuch (Aussaaten und Kultur in Einzeltöpfen) ausführbar. Als Extrem steht unter den einheimischen Gewächsen wohl *Stratiotes aloides* da, die, ganz streng getrenntgeschlechtig, wegen ihrer außerordentlich reichen vegetativen Vermehrung auf weite Strecken hin nur in einem Geschlecht vorkommt. In Dänemark, Schleswig, den Niederlanden und im Donaugebiet finden sich fast ausschließlich oder ausschließlich Weibchen, die also weiter nach Norden gehen, im übrigen Mitteleuropa ebenso ausschließlich oder fast ausschließlich Männchen (GRÄBNER 1908).

Bei Zählungen im Freien spielt die Blütezeit, die bei Männchen und Weibchen deutlich verschieden sein kann, und die ungleiche Augenfälligkeit der beiden Geschlechter eine Rolle. Lehrreich sind in dieser Hinsicht Erfahrungen mit *Silene Otites*. Für sie war ein großer Überschuss an Männchen behauptet worden; auf 100 Weibchen sollten 506,1 Männchen kommen, also 83,5 %, bei einer Gesamtzahl von 1000 Individuen. Meine ersten Zählungen (auf den Inseln Juist und Norderney) gaben ein ähnliches Verhältnis. Dazu wollten aber die Ergebnisse von Aussaatversuchen nicht stimmen. Als ich auf die frühere Blütezeit und die größere Augenfälligkeit der Männchen zu achten gelernt hatte, kamen bei den Zählungen an den gleichen Standorten nur noch 61,9 % Männchen heraus. Auch jetzt war der subjektive Faktor noch nicht ganz ausgeschaltet. Mein Kollege FRITZ VON WETTSTEIN, der mir beim Zählen zu helfen so freundlich war, fand mit seinen schärferen Augen auf direkt anstoßendem Terrain stets etwas mehr Weibchen als ich. Die folgende kleine Tabelle zeigt das deutlich.

Tabelle 19

*Silene Otites*. Zahlenverhältnis der Geschlechter nach Aufnahmen im Freien

Standort	C.						v. W.					
	n	♀	♂	%	m ±	§	n	♀	♂	%	m ±	§
a	3432	1148	2270	66,1	0,80	14	1880	743	1136	60,4	1,11	1
b	1685	672	1011	60,0	1,11	2	1530	671	858	56,1	1,12	1
a+b	5117	1820	3281	64,1	0,7	16	3410	1414	1994	58,5	0,8	2

Jede Spezies und jede Rasse muß natürlich mit der ihr eigenen genotypischen Veranlagung für das Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter und ihrer Beeinflussbarkeit auskommen. Man wird in ihr aber gewiß keine Anpassung an

bestimmte Bedingungen sehen dürfen. Das geht schon daraus hervor, daß die Umgebung der einzelnen Pflanze doch immer vom Zufall abhängt. Sicher ist, daß der Pollen, den ein *Cannabis*- oder *Rumex*-Männchen hervorbringt, für mehrere Weibchen ausreicht, sicher aber auch, daß das Zahlenverhältnis 1:1 am besten dafür sorgt oder doch sorgen würde, daß für jedes Individuum des einen Geschlechtes eines des anderen in genügender Nähe wächst.

### Thelygenie und Arrhenogenie<sup>1)</sup>

Bei *Melandrium* überwiegen schon bei gewöhnlichen Pflanzen und unter Durchschnittsbedingungen die Weibchen in der Nachkommenschaft deutlich. In manchen Versuchen erhält man aber, wieder unter Durchschnittsbedingungen, fast nur Weibchen, oder nur solche. Seltener erhält man nur Männchen oder fast nur solche (CORRENS 1922, 1924). Als Beleg sei in Tab. 20 das Ergebnis einiger Versuche mitgeteilt, bei denen die fünf Weibchen Schwestern der beiden thelygenen Männchen waren.

Tabelle 20

Nachkommenschaft zweier thelygener Männchen von *Melandrium*, zugleich die Einflußlosigkeit des Alters der Eizellen zeigend

Versuch		I. Eizellen ganz jung				II. Eizellen sehr alt			
♀	× ♂	n	♂	%	m ±	n	♂	%	m ±
1163C	× 1163A	2 981	85	2,85	0,30	495	20	4,04	0,89
1164C	× 1163A	3 189	124	3,89	0,34	355	13	3,66	1,00
1163B	× 1164A	453	4	0,88	0,44	450	7	1,56	0,58
1163D	× 1164A	1 007	26	2,58	0,50	1255	31	2,47	0,44
1164B	× 1164A	611	11	1,80	0,54	893	24	2,69	0,54
zusammen		8 241	250	3,05	0,19	3448	95	2,76	0,28
I u. II zusammen		11 689	345	2,95	0,16				

Differenz I—II=0,29±0,34 Proz.

Bei der Nachkommenschaft aus verschiedenen Kapseln gleicher Abstammung schwankt das Zahlenverhältnis beträchtlich. 14 Kapseln der Verbindung ♀ 1163C × ♂ 1163A mit durchschnittlich je 186 Pflanzen gaben 0, 0,6, 0,6, 1,6, 2,3, 2,9, 3,3, 3,7, 3,8, 4,0, 4,2, 4,9, 5,8, 5,9, im Mittel 3,15 % Männchen. Ebensoviel Kapseln der Verbindung ♀ 1164C × ♂ 1163A mit durchschnittlich je 216 Pflanzen gaben 0, 0, 1,1, 1,9, 2,4, 2,6, 2,7, 3,2, 3,5, 3,9, 5,1, 6,7, 6,8, 9,1, im Mittel 3,48 % Männchen.<sup>2)</sup>

Die genetische Analyse ist erst für die Thelygenie einigermaßen durchgeführt. Sie zeigte, daß an dem sehr starken Überwiegen der Weibchen die Männchen, die den Pollen geliefert hatten, schuld waren. Dieselben Weibchen, die mit ihnen fast nur Weibchen hervorbrachten, gaben, mit dem Pollen normaler Männchen bestäubt, eine Nachkommenschaft vom gewöhnlichen Verhalten. — Die wenigen Männchen, die bei Thelygenie noch entstehen, sind wieder „thelygen“; ihre Schwestern unterscheiden sich dagegen in nichts von gewöhnlichen Weibchen, soweit ich bis jetzt sehen konnte.

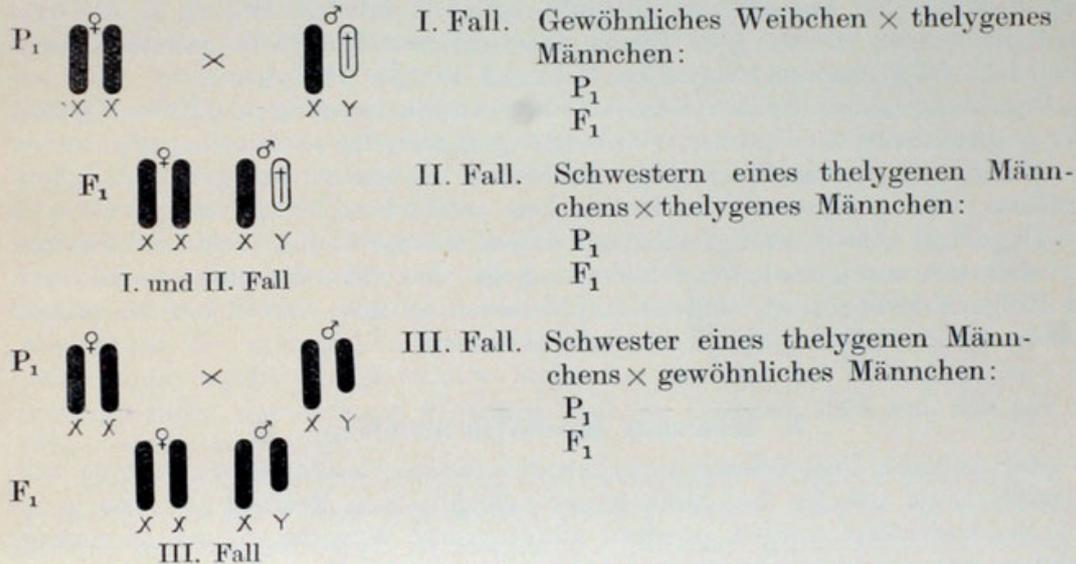
1) Da es sich um Eigenschaften handelt, die vom Männchen abhängen, oder doch abhängen können, und τόκος die Geburt heißt, sind die alten Ausdrücke „thelytok“ und „arrhenotok“ nicht recht passend. „Thelygen“ und „arrhenogen“ kann aber vom Männchen und Weibchen gebraucht werden (1924).

2) Kennt man die Thelygenie nicht und bestäubt in der einen Generation mit einem normalen, in der andern mit einem thelygenen Männchen, so kommt man zu merkwürdigen Schlüssen.

Worauf die „Thelygenie“ der Männchen beruht, ist noch nicht sicher ermittelt. Soviel läßt sich aber schon sagen, daß ihre Chromosomengarnitur nach Untersuchungen, die Herr Dr. BĚLAŘ (1925) auszuführen so freundlich war, ganz die der gewöhnlichen Männchen ist. Alle Annahmen, die mit Abweichungen hierin rechnen wollten, etwa mit einer Anomalie bei der Reduktionsteilung, sind also schon von vornherein ausgeschlossen. Wahrscheinlich sind die männchenbestimmenden Pollenkörner zum größten Teil oder alle funktionslos geworden. Damit hätte dann ein Prozeß sein Ende erreicht, dessen Anfänge wir schon bei den gewöhnlichen *Melandrium*-Männchen annehmen dürfen, um das Überwiegen der weiblichen Nachkommen auch bei Ausschluß jeder Konkurrenz zu erklären. Dazu würde stimmen, daß die thelygenen Männchen offenbar keine Gruppe bilden, die in sich abgeschlossen wäre, sondern durch viele Übergänge mit den gewöhnlichen Männchen verbunden sind, wenn sie auch genotypisch irgendwie von diesen verschieden sein müssen. Die neuen Gene würden das Absterben von immer mehr Männchenbestimmern veranlassen, bis schließlich nur mehr die Weibchenbestimmer tauglich wären.

Um eine faktorielle Erklärung zu geben, könnte man Letalfaktoren in den Y-Chromosomen annehmen, von verschieden starker, hier und da von absolut tödlicher Wirksamkeit. Das Schema bringt die dann möglichen Fälle; man sieht, daß sie mit dem tatsächlich beobachteten Verhalten völlig übereinstimmen.

Schema  
für die Erklärung der Thelygenie durch einen Letalfaktor (†)  
im Y-Chromosom



Sehr eigenartig ist, daß die mit altem Pollen erzeugten „gerontogenen“ Männchen (S. 94) sich zu fast einem Viertel als thelygen herausstellten, während ihre mit frischem Pollen erzeugten „neogenen“ Brüder fast alle (oder alle?) das gewöhnliche Verhalten zeigten. Vielleicht liegt hier eine Umstimmung der Tendenz unter dem Einfluß des Alterns vor. Es wäre das dann aber der erste bekannte Fall im Pflanzenreich.

Die Erscheinung einer Thelygenie ist gewiß weiter verbreitet. Ich fand sie wenigstens auch bei *Silene Roemeri* (1925, Pflanze 10D bei Tab. 11, S. 72) und besonders auffällig bei *Cirsium arvense* und *Serratula tinctoria* immer neben Nachkommenschaften, die das normale Verhältnis gaben. Bei der *Silene*

ist sie sicher, wie bei *Melandrium*, ausschließlich oder doch ganz überwiegend durch die Beschaffenheit des Männchens bedingt (das hier subandröcisch ist).

Das Zustandekommen der Arrhenogenie, die SHULL (1924) zum erstenmal bei *Melandrium* beobachtet hat, ist noch nicht aufgeklärt. Sicher ist aber nach gelegentlichen Beobachtungen, daß keines der Männchen aus einer solchen (fast) nur aus Brüdern bestehenden Familie wieder eine ebenso stark männliche Nachkommenschaft gibt. Die Erklärungsversuche von G. VON UBISCH und Ö. WINGE im Fall geschlechtsgekoppelter Vererbung haben wir schon kennen gelernt. (S. 54). Nimmt man statt eines hemmenden oder letalen Faktors für Breitblättrigkeit einfach ein letales Gen im X-Chromosom an, so kann man die Arrhenogenie faktoriell erklären, soweit ihr Verhalten zur Zeit bekannt ist. Umgekehrt kann man dann vielleicht besser eine (nicht immer vorhandene!) Koppelung dieses letalen Genes mit der Blattform annehmen, statt dem Gen für die Blattform auch die letale Eigenschaft zuzuteilen.

#### Zusammenfassung für das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei Diöcisten und Subdiöcisten.

Der Mechanismus der Geschlechtsbestimmung verlangt das Verhältnis 1 : 1. Durch das ungleiche physiologische Verhalten der männchenbestimmenden und weibchenbestimmenden Keimzellen und der beiderlei Embryonen wird es aber fast immer mehr oder weniger stark zugunsten des einen oder anderen Geschlechtes verschoben, im Extrem kann bei einer Sippe fast nur oder nur eines entstehen (Thelygenie und Arrhenogenie).

Das ungleiche physiologische Verhalten ist natürlich stets durch eine genetisch verschiedene Veranlagung bedingt, wobei Zufallsfaktoren (z. B. die Zahl der Pollenkörner, die um eine Eizelle konkurrieren) eine Rolle spielen können oder nicht (z. B. bei den subletalen Faktoren für die Thelygenie).

Das Endergebnis ist das Resultat der verschiedenartigen, gleichzeitig mit oder gegeneinander wirksamer Veranlagungen, wie das einstweilen am besten für *Melandrium* nachgewiesen ist. Der Streit um innere Anlagen und äußere Einflüsse, wie er seiner Zeit z. B. von dem trefflichen HEYER und C. DÜSING (1884) geführt wurde, endigt also mit einem Kompromiß: Beiderlei Ursachen sind wirksam, und je nach dem Objekt sind die einen oder die anderen wichtiger. Die Rollen sind aber doch ungleich. Die inneren Anlagen sind immer das primär Gegebene, die äußeren Einflüsse modifizieren nur.

### 6. Sekundäre Geschlechtsmerkmale

Die äußeren Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern beruhen alle in erster Linie auf der Anwesenheit der verschiedenen Realisatoren, die ja an sich nicht sichtbar werden, sondern nur an ihrer Wirkung zu erkennen sind. Nehmen wir sie als gegeben an, so können wir zunächst zwei weitere Gruppen von Unterschieden auseinanderhalten:

#### 1. Geschlechtsgekoppelte Merkmale

Es sind in der einen Sorte Geschlechtszellen, z. B. den Männchenbestimmern, Gene vorhanden, die der anderen Sorte, den Weibchenbestimmern, fehlen, und die an eines der beiden — morphologisch unterscheidbaren oder nicht unterscheidbaren — Geschlechtschromosomen, an X oder Y, gebunden sind. Es handelt sich hierbei (bisher?) nur um Eigenschaften, die mit der geschlechtlichen Fortpflanzung nichts zu tun haben (Form und Chlorophyllgehalt der Laubblätter). Ihr Verhalten wurde bereits besprochen (S. 52).

## 2. Geschlechtskontrollierte Merkmale

Beide Sorten Geschlechtszellen haben (abgesehen von den Realisatoren) die gleichen Gene. Die Realisatoren bestimmen, welche ausgebildet werden, genauer (da es sich im Grunde wohl stets um ein Mehr oder Weniger handelt), wie sie ausgebildet werden. Ein Beispiel wird klar machen, wie das gemeint ist. Bei *Melandrium* schwankt der Anthocyangehalt der Stengel und Kelche sehr stark, unabhängig von der Blütenfarbe. Es gibt rein grüne und sehr stark rote Sippen. Unter den Geschwistern bilden aber, wenn überhaupt der Farbstoff auftritt, die Männchen im Durchschnitt deutlich mehr als die Weibchen, wenn die Unterschiede auch schwer genau zu fassen sind. Wir können annehmen, daß in beiden Geschlechtern dasselbe Gen vorhanden ist, daß aber beim Männchen die Bedingungen für die Ausbildung des Farbstoffes günstiger sind, etwa weil der Zuckergehalt größer ist. Fehlt ein Faktor für rot, so bleiben die Männchen so rein grün wie die Weibchen.

Hier lassen sich wieder zwei Gruppen von Merkmalen auseinanderhalten:

A. Primäre Geschlechtsmerkmale, die sich auf die Organe beziehen, die zur geschlechtlichen Fortpflanzung nötig sind. Es handelt sich dann um zwei Anlagenkomplexe; mit der vollen Entfaltung des einen, z. B. jenes für die Staubblätter, ist die mehr oder weniger weitgehende Unterdrückung des andern, in dem Beispiel die des Komplexes für die Fruchtblätter, verbunden.

B. Sekundäre Geschlechtsmerkmale, die mit der geschlechtlichen Fortpflanzung nichts zu tun haben, wenigstens nicht direkt, aber für das eine oder andere Geschlecht charakteristisch sind. Eigentlich sollten sie erlauben, die beiden Geschlechter zu unterscheiden, auch wenn sie nicht blühen, oder ohne Zuhilfenahme der Blüten. In den meisten Fällen (oder in allen?) ist jedoch, zur Zeit wenigstens, die sichere Bestimmung jedes einzelnen Individuums im blütenlosen Zustand nicht möglich, und es unterscheidet sich das eine Geschlecht vom andern nur in den Durchschnittswerten. Am ehesten entspricht dem Ideal noch die MANOILOFFSche und BERNATZKISCHE Reaktion (S. 111).

Wir werden annehmen dürfen, daß es sich um die verschiedene Ausbildung ein und desselben Genes oder Genkomplexes handelt. Wie hoch z. B. der Stengel beim Hanf wird, kann für jede Sippe durch ein Gen festgelegt sein, denn die Sippen unterscheiden sich darin im Durchschnitt; die Realisatoren, die die Ausbildung der männlichen Blüten hervorrufen, bedingen dann auch, daß in jeder Sippe wieder die Männchen länger werden, als die Weibchen, und die Schwankungen der äußeren Einflüsse sind die Ursache, daß sich das nur im Durchschnittswert zeigt.

Die Grenze zwischen primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen ist wohl keine scharfe. Man wird darüber streiten können, ob z. B. die Ausbildung der Blütenhülle oder die der Blütenstände — sie kann ja sehr verschieden sein — noch zu den primären oder schon zu den sekundären zu rechnen sei. Diese Schwierigkeit umgeht der Ausdruck „sexueller Dimorphismus“, den GOEBEL in einer wichtigen Studie (1910) benützt hat, auf die hier ausdrücklich verwiesen werden muß. Da er sich aber auf die Unterschiede im physiologischen Verhalten (Blütezeit, Keimungsgeschwindigkeit usw.) nicht anwenden läßt, so mag es bei der oben verwendeten Terminologie bleiben.

Die Unterschiede in der Blütenhülle, den Blütenständen usw. zwischen männlichen und weiblichen Individuen sind dieselben, die wir schon bei den gemischtgeschlechtigen Pflanzen zwischen zweierlei oder dreierlei Blüten am selben Individuum angetroffen haben; es sei auf früher Gesagtes und auf GOEBEL (1910, 1999) verwiesen. Am auffälligsten sind wohl die Unterschiede in der

Blütenhülle der beiden Geschlechter bei den Orchideengattungen *Catasetum* und *Cycnoches*. Neu ist hier nur, daß ihre Ausbildung, wie das Geschlecht überhaupt, durch die Realisatoren ausgelöst wird. Wir wollen uns statt dessen auf unzweifelhaft sekundäre Merkmale beschränken und einige Beispiele besprechen, wobei wir eine Anordnung nach den Eigenschaften, nicht nach den Spezies, versuchen wollen. Wir müssen natürlich unterscheiden zwischen Merkmalen, die das Geschlecht jedes nichtblühenden Individuums zu erkennen gestatten würden, und solchen, die nur für den Durchschnitt der Individuen eines Geschlechtes charakteristisch sind. Fast alles, was wir wissen, bezieht sich auf diese letzteren.

Gewisse Unterschiede im physiologischen Verhalten der haploiden Phase, der männchenbestimmenden und weibchenbestimmenden Keimzellen, die man auch zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen rechnen kann, haben wir bereits kennen gelernt: Die größere Schnelligkeit, mit der bei *Melandrium* und bei *Rumex Acetosa* die Spermakerne der Weibchenbestimmer zu den Eizellen befördert werden (S. 56), die größere Resistenz der Männchenbestimmer gegen Alkoholdämpfe (S. 93) und gegen die Alterseinflüsse bei *Melandrium* (S. 93). Sehr verbreitet dürfte überhaupt eine ungleiche Sterblichkeit der beiderlei Bestimmer — zwischen der Reduktionsteilung, der sie ihre Existenz verdanken, und der völligen Reife — sein. Sie wird eine der Hauptursachen sein, weshalb auch nach dem Ausschalten jeglicher Konkurrenz das Zahlenverhältnis der Geschlechter so oft vom mechanischen Verhältnis 1 : 1 abweicht.

Gehen wir nun zur diploiden Phase über.

Sehr bekannt sind die Angaben DARWINS, daß bei den Restiaceen die Unterschiede zwischen den männlichen und weiblichen Pflanzen so weit gingen, daß die Systematiker (BENTHAM und OLIVER) es unmöglich gefunden hätten, die beiderlei Individuen einer Species richtig zusammenzubringen. Wie schon GOEBEL vermutet und ÜBERFELD neuerdings nachgewiesen hat, beziehen sich die stets vorhandenen, oft sehr auffälligen Unterschiede nur auf die Blütenstände (und die Blüten selbst), die bei der starken Reduktion der Blätter ausschließlich den Habitus der Pflanzen bedingen. Nirgends greifen die sexuellen Unterschiede auf die rein vegetativen Teile (Stengel, Rhizome) über. Es handelt sich also um primäre Unterschiede in unserem Sinne. Manche anderen Angaben, vor allem solche über habituelle Differenzen der beiden Geschlechter, dürften nur dadurch entstanden sein, daß man Eigenschaften, die für das Individuum (besser: für eine Sippe) charakteristisch waren, für das ganze Geschlecht charakteristisch gehalten hat.

So soll nach Beobachtungen VOLXEMS und M. LEICHTLINS (zitiert bei HEYER 1884) bei *Ginkgo biloba* der männliche Baum größer werden, viel gerader wachsen und mehr abstehende, kräftigere Äste bilden. PORTERFIELD aber, der in China jedenfalls viele Bäume sah, stellt neuerdings (1924) die Möglichkeit in Abrede, die Geschlechter an ihrem Habitus zu erkennen. Nach MOLISCHS Beobachtungen in Japan (1926) treiben die männlichen Bäume früher aus. Bei der Eibe (*Taxus baccata*) sollen im allgemeinen die männlichen Bäume höheren Wuchs, längere Internodien und kürzere Blätter besitzen und in früherem Alter zur Blüte kommen (SCHRÖTER und KIRCHNER 1908). Auch für *Juniperus communis* wird angegeben, daß sich das Geschlecht der sterilen Pflanze am Habitus erkennen lasse (FORSBERG 1888).

Bei *Asparagus* sind nach BERNATSKY (1914) die männlichen Pflanzen desselben Standortes dichter verzweigt, die Äste und Phyllokladien (die der Laie für nadelförmige Blätter hält) kürzer, härter (starrer) und zahlreicher im

Büschel. Bei *A. officinalis* sollen z. B. bei dem Männchen meist 7, bei dem Weibchen bloß 3 bis 5 Phyllokladien zusammen stehen, bei *A. acutifolius* beim Männchen 8 bis 12 Phyllokladien von 3 mm Länge, beim Weibchen meist weniger als 12, oft nur 5 bis 8, aber von 4 bis 5 und mehr mm Länge. Zur eigenen Orientierung habe ich vor Jahren an zwei Männchen und zwei Weibchen des *Asparagus officinalis* (Sorte „Conovers Colossal“), die, aus Samen gezogen, nebeneinander auf demselben Beet standen, Zählungen und Messungen, je des längsten Phyllokladiums in jedem Büschel, angestellt, die Tabelle 21 zeigt.

Tabelle 21

Zahl und größte Länge der Phyllokladien in den Büscheln bei zwei männlichen und zwei weiblichen Samenpflanzen des *Asparagus officinalis*

	Männchen		Weibchen	
	A	B	C	D
Zahl der untersuchten Büschel . . .	30	33	21	35
Zahl der Phyllokladien im Büschel .	1—7	1—8	4—11	3—9
Mittelwert . . . . .	5,3	5,4	6,4	6,2
Länge des längsten Phyllokladium in mm . . . . .	5—25	4—24,5	10—19	8—21
Mittelwert . . . . .	15,8	16,4	14,9	14,9

Das Ergebnis widerspricht vollkommen den Angaben BERNATSKYS; die untersuchten Männchen hatten im Mittel weniger Phyllokladien im Büschel, und diese waren im Durchschnitt etwas länger<sup>1)</sup>.

Schon MATTHIOLI hat, nach SIRKS (1915), angegeben, daß die Männchen der *Mercurialis annua* (von ihm „feminae“ genannt) heller grün seien, als die Weibchen. HEYER (1884) fand das gleiche; die Weibchen sind, unter sonst gleichen Verhältnissen, schon im Beginn der Blütezeit intensiver grün, wenn auch nicht sehr auffällig. Hält man aber ganze Büschel männlicher und weiblicher Pflanzen nebeneinander, so ist der Unterschied deutlich. Ferner wiegen die weiblichen Individuen schon zu dieser Zeit im Durchschnitt mehr, wie Tab. 22 zeigt.

Tabelle 22

Gewichtsverhältnis der beiden Geschlechter von *Mercurialis annua* zu Beginn der Blütezeit (HEYER 1884, 28)

Nr. des Tausend	♀	Gewicht in g	♂		Gewicht in g	100 ♂ gleich 100 gesetzt wiegen 100 ♀
				in %		
6	512	1120	488	48,8	970	110,0
7	451	721	549	54,9	815	107,7
8	480	955	520	52,0	905	114,3
9	482	974	518	51,8	890	117,6
10	492	1212	508	50,8	1130	110,7
11	491	983	509	50,9	937	108,7
12	505	416	495	49,5	368	110,9
13	482	500	518	51,8	476	112,8
15	491	1566	509	50,9	1149	112,0
	4386	8447	4614	51,27	7940	111,9

Endlich sind, worauf bereits DELPINO hingewiesen hatte, die Internodien der Weibchen etwas kürzer und der Habitus plumper als bei den Männchen.

1) Eine Arbeit von ROBBINS und JONES (1925) über sekundäre Geschlechtscharakter bei *Asparagus officinalis* war mir nicht zugänglich.

LAURENT (nach SOUVILLE 1925) hat den Unterschied im mittleren Gewicht bestätigt, und SOUVILLE (1925) den in der Länge der Internodien. Letzterer Autor leitet außerdem aus seinen Messungen ab, daß das Weibchen etwas kürzere und schmalere Blätter mit kürzeren Stielen habe.

Für den Hanf gibt HEYER (1884) schlankeren Wuchs, längere Internodien und, zu Beginn der Blütezeit, dunkler grün gefärbte Blätter der Männchen an. Später gleicht sich dieser Unterschied aus, und zuletzt haben die Weibchen die dunkleren Blätter, was jedenfalls mit ihrer längeren Lebensdauer zusammenhängt. Auch ist das Gewicht der Männchen schon bei Beginn des Blühens geringer. Tab. 23 zeigt das deutlich.

Tabelle 23

Gewichtsverhältnis der beiden Geschlechter von *Cannabis sativa*  
(HEYER 1884, 55)

Aussaat	Ernte	n	Gewicht in g		%		Gewicht in g	100 ♂ gleich 100 gesetzt wiegen 100 ♀	Entwicklungs- stadium
			♀	♂					
1	4. VIII	1353	713	9217	640	47,31	6275	131,8	Beginn d. Blüte d. ♂
2	9. VIII	1339	718	11495	621	46,62	6401	152,2	Volle Blüte der ♂
3	15. VIII	3321	1788	11065	1533	45,89	4322	221,4	Nach d. voll. Blüte der ♂

Nach den Untersuchungen von BREDEMANN und KRAIS und BILTZ (vgl. BREDEMANN 1927) ist bei den Hanfmännchen der Fasergehalt größer als bei den Hanfweibchen. Unmittelbar nach dem Abblühen der Männchen fand z. B. BREDEMANN im Mittel 13,71% (Minimum 10,23, Maximum 18,55, n=50), unmittelbar nach der Samenreife der Weibchen im Mittel 11,06% (Minimum 8,40, Maximum 13,77, n=28). Da zur Blütezeit die Faserbündel schon ausgebildet sind, fällt die ungleiche Untersuchungszeit direkt nicht in Betracht, doch ist relativ der Wert für die Weibchen wohl sicher zu klein, da sich zwischen Blütezeit und Samenreife die übrigen Gewebe im Stengel der Weibchen (das Holz) sicher vermehren werden.

Beim Hanf sollen die Bauern die beiden Geschlechter schon an ganz jungen Pflanzen unterscheiden können. Es ist das aber ein Märchen; wie die Sache wirklich liegt, zeigt sehr hübsch ein Brauch, über den HOLUBY (1878) aus einer slovakischen Gegend, in der viel Hanf gebaut wird, berichtet: „Wenn die jungen Hanfpflänzchen die ersten vier Blätter zeigen, pflegen die heiratslustigen Mädchen irgendwo am Rande des Feldes zwei solche Pflänzchen mit einem farbigen Faden zusammenzubinden um dann, wenn das Geschlecht der Pflanzen bereits erkannt werden kann, nachzusehen, ob die zusammengebundenen gleich- oder ungleichgeschlechtig sind. Ist die eine Pflanze ♂, die andere ♀, so schließt das Mädchen daraus auf eine baldige Heirat, sind die Pflanzen aber gleichgeschlechtig, wird aus der gehofften Heirat nichts.“

Über die Größe (Länge) der männlichen und weiblichen Individuen beim Hanf haben wir die sorgfältigen Untersuchungen SPRECHERS (1913). Zur Blütezeit sind die Männchen im Durchschnitt beträchtlich länger als die Weibchen, im Verhältnis 120 : 100. Späterhin nimmt der Unterschied ab, bleibt aber immer noch deutlich, 113 : 100. Die Ogivekurven der Abb. 66B, die nach den Zahlen gezeichnet sind, die SPRECHER mitgeteilt hat, zeigen den Längenunterschied der beiden Geschlechter sehr deutlich. Auch Abb. 67 läßt ihn gut hervortreten<sup>1)</sup>.

1) Man findet noch in ganz modernen Abhandlungen und Büchern die entgegengesetzte Behauptung.

Man würde sich aber täuschen, wollte man die Ergebnisse beim Hanf verallgemeinern und den Männchen der Diöcisten überhaupt einen im Durchschnitt höheren Wuchs zuschreiben. Bei *Rumex Acetosus* ist, ebenfalls nach SPRECHER, das Verhältnis der Geschlechter gerade umgekehrt. Die Weibchen sind hier im Mittel entschieden höher. Setzt man ihre Länge wieder gleich 100, so treffen auf die Männchen nur 82 Einheiten. Abb. 66A bringt auch hierfür die Ogivekurven, nach den Zahlenangaben SPRECHERS gezeichnet. Eigene Messungen gaben ein ähnliches Resultat.

Auch bei *Silene Roemeri* und *Antennaria dioica* sind nach eigenen Messungen an Geschwistern schon zur Blütezeit die Stengel der Weibchen wesentlich höher als die der Männchen. Sehr viel auffälliger und allbekannt ist die ungleiche Höhe der Geschlechter nach der Blütezeit bei den *Petasites*-Arten (GOEBEL 1910). Die sehr starke Verlängerung der Stengel der Weibchen kann hier für die Verbreitung der Früchtchen, die mit Haarkronen versehen sind, nur vorteilhaft sein.

Über die Keimungsgeschwindigkeit der Männchen- und Weibchensamen — wenn ich so der Kürze halber die Samen mit männlichem oder weiblichem Keim nennen darf — liegen für den Hanf einige ältere Angaben vor. So sollen nach FISCH (1887) die Männchensamen rascher keimen. Die letzten und besten Versuche von SPRECHER (1913) wiesen aber keinen merklichen Unterschied auf. Er fand unter 10115 Sämlingen, die nach ein bis zwei Tagen gekeimt waren,  $52,06 \pm 0,49\%$  Weibchen und unter 5972 nach dem vierten Tag gekeimten  $53,03 \pm 0,64\%$ . Die Differenz macht  $0,97 \pm 0,806\%$  aus und hat also keinen Wert. Zugrunde gegangen waren von den rasch gekeimten Nüsschen 47,3, von den langsam gekeimten 68,9%.

Dagegen gelang es bei *Melandrium*, sicher zu zeigen, daß die Männchensamen auffällig rascher keimen als die Weibchensamen (CORRENS 1927). Als Belege mögen die Kurven der Abb. 68 dienen. Die Samen stammten von sieben Weib-

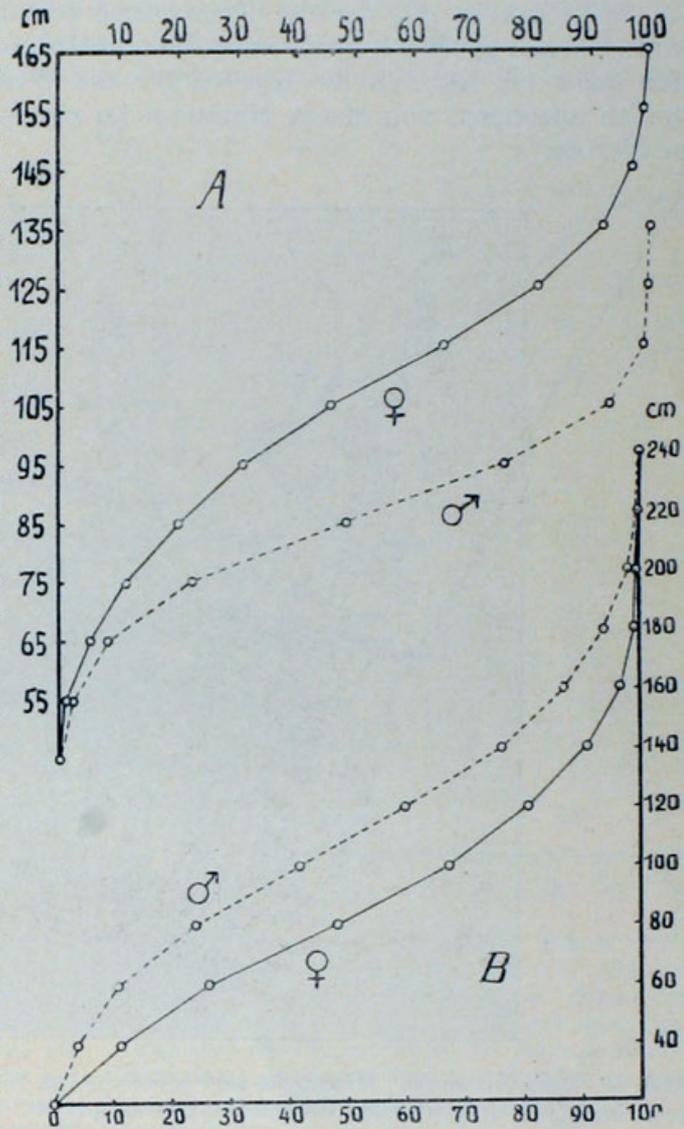


Abb. 66. Aufzählungskurven (Ogive-Kurven) für die Länge der weiblichen und männlichen Individuen, A von *Rumex Acetosus*, B von *Cannabis sativa*. Auf der Abszissenachse sind die Prozente aufgetragen, als Ordinaten die Längen in Zentimeter. (Nach den Zahlenangaben A. SPRECHERS (1913) gezeichnet.)

chen, die Schwestern waren, und mit dem Pollen von zwei ihrer Brüder, der Männchen A und B, bestäubt worden waren. Von den Nachkommen von A keimten 5823 (=90,7%), von denen von B 7316 (=95,5%). Sie wurden nach der Schnelligkeit, mit der die Keimwurzel erschien, in vier möglichst gleichgroße Klassen gebracht, in Klasse 1 die schnellsten, in Klasse 4 die langsamsten. Man sieht bei Abb. 68 die Kurven für die Weibchen bei A und bei B ganz ähnlich ansteigen, von einem Minimum im ersten Viertel zu einem Maximum im vierten.



Abb. 67. *Cannabis sativa*. Männliche und weibliche, im Saattopf herangewachsene, blühende Individuen; zu einigen ist das Geschlechtszeichen gesetzt. Zeigen den Unterschied im Habitus und in der durchschnittlichen Höhe. Etwa  $\frac{1}{5} \times$ .

Man sieht aber auch, wie das Zahlenverhältnis der Geschlechter verschieden sein kann, je nach dem Vater, auch wenn die Väter Brüder sind. Alle Werte der Versuchsgruppe B lagen unter denen der Versuchsgruppe A. Das zeigen schon die Mittelwerte für die einzelnen sieben Nachkommenschaften, bei B schwanken sie zwischen 50,9 und 60,3%, bei A zwischen 63,7 und 71,7% Weibchen. Der Mittelwert für die Hauptgruppe B ist  $53,91 \pm 0,63\%$ , der für die Hauptgruppe A  $67,16 \pm 0,68\%$ ; die Differenz macht  $13,15 \pm 0,83\%$  aus, ist also etwa 16mal größer als ihr mittlerer Fehler.

Ähnlich wie *Melandrium* dürfte sich hinsichtlich der ungleichen Keimungsschnelligkeit *Mercurialis annua* nach den von GILLOT (1924) mitgeteilten Zahlen verhalten, deren Samen aber langsam und ungleichmäßig keimen. Die zuerst aufgegangenen Sämlinge gaben (20. IV. 1920, n=780) 56,4% Männchen, die folgenden Aufnahmen der Sämlinge 52,0 (20. VIII, n=500), 50,0 (1. IX., n=272),

45,6 (30. IX., n=160), 47,1 (1921, n=310), 51,3 (1922, n=862), 47,6% (1923, n=168). Das scheinen mir doch mehr als „caprices de la levée“ zu sein.

Nach den Angaben in der Literatur beginnen die Weibchen vor den Männchen zu blühen, so nach A. VON KERNER (1891) beim Hanf, beim Hopfen, bei *Mercurialis perennis*, bei *Salix*-Arten. Genauere Angaben scheinen zu fehlen, und so mag in Ermangelung von etwas Besserem zunächst in Abb. 69 in Kurven-

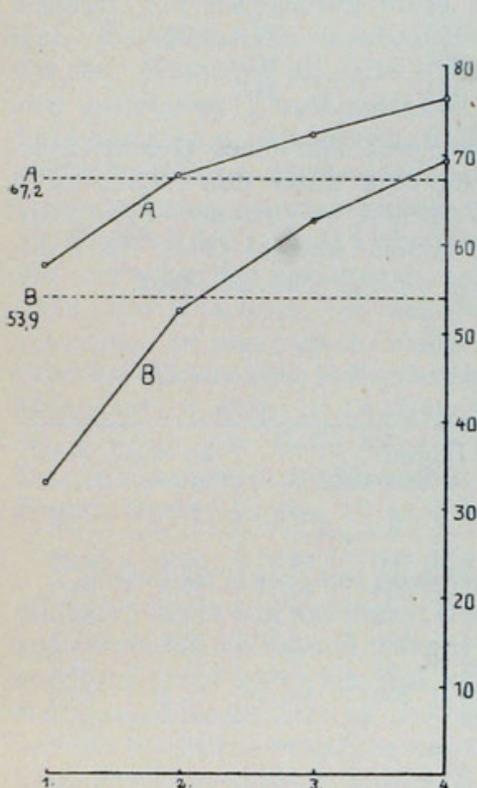


Abb. 68. *Melandrium*. Zunahme der Weibchen mit Abnahme der Keimungsschnelligkeit in den beiden Hauptversuchsgruppen: A (Männchen 4512A) und B (Männchen 4514A). Auf der Abszissenachse die Klassen (1 die am schnellsten, 4 die am langsamsten gekeimten Samen), als Ordinaten die Beteiligung der Weibchen an den Klassen in Prozenten. Die Mittelwerte für alle vier Klassen zusammengenommen sind gestrichelt eingetragen.

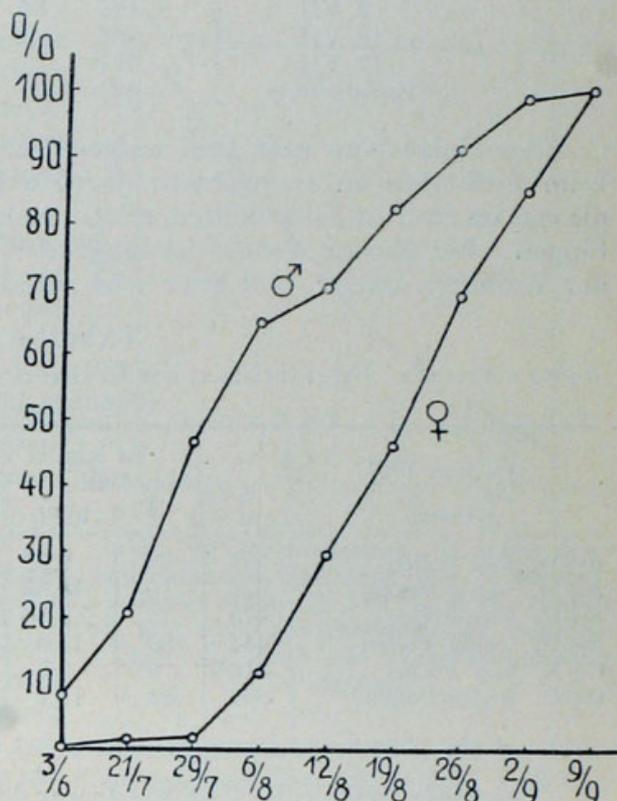


Abb. 69. *Asparagus officinalis*. Erstes Aufblühen der Männchen und Weibchen. Auf der Abszissenachse sind die Tage, an denen die Pflanzen untersucht wurden, aufgetragen, als Ordinaten die Prozentzahlen der Männchen und Weibchen, die bis zu dem betreffenden Datum zur Blüte gekommen waren.

form das (überhaupt) erste Aufblühen von 150 männlichen und 78 weiblichen Sämlingen des *Asparagus officinalis* wiedergegeben werden, die alle unter gleichen Bedingungen aufwuchsen. Es wurde für beide Geschlechter berechnet, wieviel Prozent der Pflanzen, die überhaupt zum Blühen kamen, bis zu den einzelnen Aufnahmetagen blühten. Die einzelnen Untersuchungen lagen meist um eine Woche auseinander. Man sieht, daß hier, im Gegensatz zu den oben genannten Arten, die Männchen mit dem Aufblühen im Durchschnitt vorangingen. Auch *Carex Davalliana* verhält sich so.

Sehr auffallend ist die Verzögerung im Beginn zu blühen bei den Weibchen der *Silene Otites* — wo sie zu ganz unrichtigen Angaben über das Zahlenverhältnis der Geschlechter geführt hat — und bei *Silene Roemerii*, was durch die kleine Tab. 24 belegt werden mag (CORRENS 1925).

Tabelle 24

*Silene Roemeri*, verspätetes Aufblühen der Weibchen

Datum der Aufnahme	es blühen Pflanzen	davon ♀	in Prozent
26. VI	20	—	0
3. VII	168	20	11,9
10. VII	454	126	27,8
17. VII	761	308	40,5
Endergebnis	927	451	48,7

Bei *Melandrium* war kein ausgesprochenes Voraneilen eines Geschlechtes beim Aufblühen zu beobachten; dagegen fanden sich unter den „Trotzern“, die erst im zweiten Jahr blühten, relativ mehr Weibchen, wenigstens bei gewissen Sippen. Bei *Rumex Acetosa* ist umgekehrt im ersten (Aussaat-) Jahr die Zahl der Weibchen größer, und zwar sehr auffallend, wie die Tab. 25 zeigt.

Tabelle 25

*Rumex Acetosa*. Ungleich rasches Blühreifwerden der Männchen und Weibchen (CORRENS 1922)

Aussaat 1921 Versuch	Es kamen zum Blühen						im ersten Jahr blühten von den	
	schon 1921			erst 1922			♂ %	♀ %
	n	♂	in %	n	♂	in %		
A+D, viel Pollen . . .	656	48	7,32	519	100	19,27	32,4	59,2
A+D, wenig Pollen . . .	591	10	16,92	561	234	41,71	29,9	60,0
B+E, viel Pollen . . .	475	15	3,16	670	73	10,9	17,0	43,5
B+E, wenig Pollen . . .	444	80	18,0	674	285	42,3	21,9	48,3
C+E, viel Pollen . . .	416	9	2,2	693	61	8,8	12,9	39,2
C+E, wenig Pollen . . .	394	54	13,7	716	300	40,19	15,3	43,3
							zus.: 22,5	47,8

Von einer ungleichen Lebensdauer der beiden Geschlechter wissen wir bei ausdauernden Gewächsen kaum etwas Sicheres. STRASBURGERS (1900) Angabe, daß bei *Melandrium* die Männchen im Winter stärker litten als die Weibchen, konnte durch zwei eigene Versuchsreihen (1919) nicht ganz sichergestellt werden, wie Tab. 26 zeigt.

Tabelle 26

Lebensdauer der Männchen und Weibchen eines Bastardes zwischen *Melandrium album* und *M. rubrum*. (CORRENS 1919)

Vers.	n	davon im 3. Jahr tot		♀	davon im 3. Jahr tot		♂	davon im 3. Jahr tot		m ±
			%			%			%	
1	3484	2452	70,4	2176	1463	67,23	1318	988	74,96	
2	677	589	87,0	468	395	84,4	209	194	92,8	

Es sind also in beiden voneinander unabhängigen Versuchen relativ mehr von den Männchen als von den Weibchen abgestorben; im einzelnen erreicht die Differenz aber ihren dreifachen mittleren Fehler noch nicht ganz. Ähnlich liegt die Sache bei *Rumex Acetosa*, wo ebenfalls die Männchen wohl sicher eine größere Sterblichkeit zeigen (CORRENS 1922).

Bei einer der wenigen getrenntgeschlechtigen Umbelliferen, *Trinia glauca*, trat dagegen kurz vor und während des Blühens eine ganz auffallende Sterblichkeit der Männchen auf, bei der offenbar eine Infektion im Spiele war, von

der die Weibchen (zunächst) fast ganz verschont blieben. Auf ein Weibchen, das zugrunde ging, kamen etwa 19 Männchen, die eingingen; dies Verhältnis blieb während der ganzen Blütezeit etwa gleich, so daß zum Schluß, wie die Kurven der Abb. 70 zeigen, noch etwa 96% der Weibchen und nur noch 7% der Männchen am Leben waren. Es ließ sich auch zeigen, daß vor der Blütezeit kein merklicher Unterschied in der Sterbenswahrscheinlichkeit der Geschlechter bestand. *Trinia glauca* blüht nur einmal, die Männchen sterben überhaupt vor den Weibchen ab, die zuletzt auch eine gesteigerte Empfänglichkeit für die Infektion zeigen; es mag sein, daß das mit stofflichen, dem Absterben vorangehenden Veränderungen zusammenhängt.

Daß bei den einmal blühenden Pflanzen, vor allem den einjährigen, z. B. beim Hanf, die Männchen vor den Weibchen absterben, ist teleologisch leichtverständlich; sie haben ihre Funktion mit dem Blühen erfüllt, während die Weibchen noch die Früchte zur Reife bringen müssen. Bei *Trinia* starben die Männchen aber zu Beginn der Blüte ab.

SPRECHER (1913) hat auch den Preßsaft männlicher und weiblicher Individuen von *Cannabis sativa* und *Rumex Acetosa* untersucht und gefunden, daß bei beiden der osmotische Druck zur Blütezeit bei den Männchen ungefähr um eine halbe Atmosphäre höher war, als bei den Weibchen. (*Cannabis* ♂: 10,578, ♀: 10,104 Atmosphären, *Rumex* ♂: 7,67, ♀: 7,21 Atmosphären.) Ein Liter Preßsaft der männlichen Hanfpflanzen enthielt im Durchschnitt 78,988 g Trockensubstanz, ein Liter der weiblichen 67,367 g, nach Abzug der Aschenbestandteile (♂ 14,228 und ♀ 15,132 g) 64,76 und 52,236 g. Da der Aschengehalt bei den Männchen eher geringer war als bei den Weibchen, wurde das verschiedene Verhalten durch organische Substanzen bedingt; die Männchen hatten etwa 24% mehr davon als die Weibchen. Doch ist nach SPRECHER der ganze Unterschied zwischen den Geschlechtern nur zeitlich; das Maximum liegt bei den Weibchen bloß später als bei den Männchen.

Im Anschluß hieran sollen noch die Versuche erwähnt werden, durch chemische Reaktionen das Geschlecht eines Individuums zu diagnostizieren (MANOILOFF 1923, BERNATZKI 1924), die übrigens in wenig beachteten Untersuchungen des Zoologen DEWITZ Vorläufer gehabt haben. Ich will nicht auf die ganze Literatur, die inzwischen stattlich angewachsen ist, und auf die Reagentien und ihre Wirkung im einzelnen eingehen. (Zusammenstellung bis Ende 1927 bei SCHRATZ 1927.) Das Wesentliche ist ein Oxydationsmittel (Kaliumpermanganat) und ein Indikator (Dahlia violett, Methylengrün). Bei der männlichen Reaktion wird das Reagens entfärbt, bei der weiblichen bleibt die Farbe des Indikators erhalten.

Die Reaktion sollte ursprünglich durch spezifische Stoffe der Geschlechter verursacht sein. Ihre bedingte Verwendbarkeit auch für getrenntgeschlechtige Pflanzen haben schon die ersten Publikationen bewiesen, und sie wurde seitdem

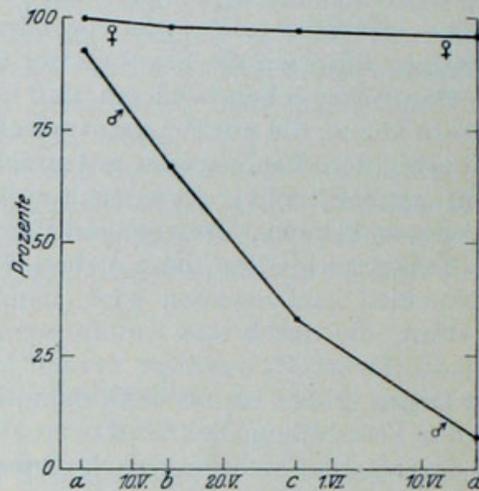


Abb. 70. *Trinia glauca*. Kurven der überlebenden Männchen und Weibchen zwischen dem 3. Mai und 16. Juni. a, b, c, d auf der Abszissenachse sind die Tage, an denen die Beete untersucht wurden.

wiederholt festgestellt, so (GRÜNBERG 1924, SATINA und DEMEREC 1925, SATINA und BLAKESLEE 1926) bei *Acer Negundo*, *Melandrium*, *Vallisneria*, *Urtica dioica*, *Cannabis sativa*, *Populus*, *Salix* usw. Den vielen positiven Ergebnissen standen immer wieder manche negative gegenüber. Wichtig für die theoretische Beurteilung der Reaktionen ist, daß, wie schon GRÜNBERG festgestellt hatte, die männlichen Blüten einer gemischtgeschlechtigen (monöcischen) *Begonia* die Reaktion eines männlichen Individuums, die weiblichen die eines weiblichen geben. Ebenso verhielten sich, wie vor allem SCHRATZ feststellte, bei verschiedenen zwittrigen Pflanzen die Staubblätter und die Fruchtknoten aus derselben Blüte.

Damit war schon bewiesen, daß es sich nicht um Stoffe (Enzyme, Hormone) handeln könne, die nur für genotypisch bestimmte Geschlechter spezifisch wären, und etwa den Realisatoren entsprächen. Eine ganze Reihe ungefähr gleichzeitig veröffentlichter Untersuchungen (von GALWIALO, WLADIMIROW, WINOGRADOW und OPPEL, SCHMIDT und PEREWOSKAJA, ALSTERBERG und HÄKANSSON und SCHRATZ) stellten dann sicher, daß ein quantitativer, kein qualitativer Unterschied nachgewiesen wird, nämlich eine verschiedene Menge organischer Substanz, die durch das Kaliumpermanganat relativ leicht (leichter als der Indikatorfarbstoff) oxydiert werden kann, und die beim weiblichen Organismus oder Organ größer ist, als beim männlichen. (Es braucht das nicht im Gegensatz mit der Feststellung SPRECHERS zu stehen, daß die männliche Pflanze im Preßsaft überhaupt mehr organische Substanz enthält.) Ist wenig davon vorhanden, so wird auch der Indikator oxydiert, und die Lösung verblaßt; ist mehr vorhanden, so bleibt der Indikator unangegriffen und die Lösung bleibt gefärbt. Derselbe Extrakt kann, je nach der Menge Reagens, die richtige oder eine falsche Reaktion geben.

Nach dem Ausgeführten ist es verständlich, daß es keine Zusammensetzung des Reagens geben kann, die bei jeder Spezies und in allen Fällen ein brauchbares Resultat gibt, es muß vielmehr für jedes Objekt erst an Proben von bekanntem Geschlecht die passende Menge Substanz bestimmter Herkunft und die passende Menge Reagens ausprobiert werden. Dann gelingt es weitgehend, auch Material unbekanntes Geschlechtes, aber gleicher Herkunft zu diagnostizieren. Auch auf das Alter des Materials muß geachtet werden.

Die Bildung von mehr oxydierbarer Substanz beim Weibchen ist natürlich eine Folge der vollzogenen Geschlechtsbestimmung und nicht etwa umgekehrt ihre Ursache. Es handelt sich einfach um ein sekundäres (geschlechtskontrolliertes) Geschlechtsmerkmal<sup>1)</sup>.

Über die Angaben JOYET LAVERGNES vgl. S. 22.

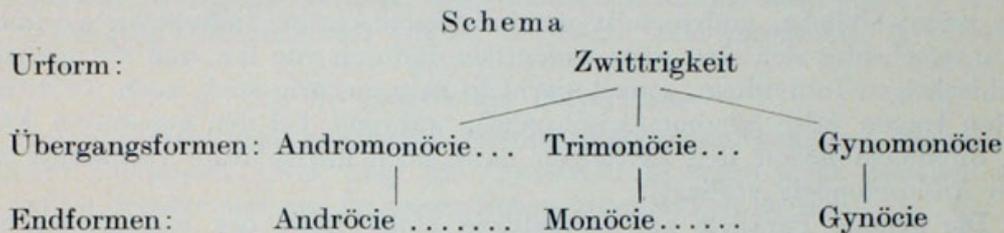
1) Auf die Arbeit von BURGEFF und SEYBOLD (1927) kann hier nicht mehr eingehender Bezug genommen werden. Es ist ja sicher, daß den Reaktionen MANOILOFFS und BERNATZKIS die theoretische Bedeutung, die man ihnen zunächst zuschreiben wollte, nicht zukommt. Auch waren ja, wie wir sahen, im Pflanzenreich stoffliche Unterschiede zwischen den Geschlechtern nicht ganz unbekannt. Der praktische Wert der Reaktionen läge aber darin, daß sie die Unterscheidung der einzelnen Individuen gestatten sollen. Er würde nicht darunter leiden, wenn man für jede Spezies erst an bekanntem Material die richtige Zusammensetzung und Menge des Reagens ausprobieren müßte, auch nicht, wenn oberirdische und unterirdische Teile sich entgegengesetzt verhielten, oder wenn sich in bestimmten Fällen kein faßbarer Unterschied herausstellen sollte.

## Stufe III + Stufe IV

**Polyöcische Arten****1. Formen und Vorkommen der Polyöcie**

Hier kommen bei derselben Spezies nebeneinander primär gemischtgeschlechtige und getrenntgeschlechtige Individuen vor. Ursprünglich nannten ERRERA und GEVAERT (1878) alle Arten „polyöcisch“, die aus mehrererlei Individuen verschiedenen Geschlechts bestehen, und bezogen so auch die rein getrenntgeschlechtigen (zweihausigen) Arten ein. Um nicht einen neuen Ausdruck einführen zu müssen, beschränken wir den alten in der oben gegebenen Weise, also auf die Kombination der III. mit der IV. Stufe.

Wir haben schon gesehen (S. 29), wie sich die einzelnen Individuen einer Art hinsichtlich ihrer Blüten verhalten können, wie sie nur gemischtgeschlechtige oder nur getrenntgeschlechtige oder gemischt- und getrenntgeschlechtige zusammen hervorbringen können. Das dort gegebene Schema mit seinen sieben Haupttypen sei hier wiederholt.



Es kann nun bei einer Spezies mehr als ein Typus vertreten sein; ja es finden sich die verschiedensten Kombinationen. Eine sehr fleißige Zusammenstellung des Bekannten haben in letzter Zeit C. und H. YAMPOLSKY (1922) gegeben, wobei sie aber mehr auf die Gattungen als die Arten Rücksicht nahmen und deshalb mehr Gruppen unterscheiden mußten, als innert der Arten oder Sippen, die doch das real Gegebene sind, sich finden. Verhalten sich doch die Spezies einer Gattung zuweilen sehr verschieden.

Einige Kombinationen haben wir schon erwähnt: zwittrig und andromonöcisch und zwittrig und gynomonöcisch (S. 29). Es sind dann beide Individuientypen gemischtgeschlechtig, und zwar primär. Der Unterschied ist durch mendelnde Gene bedingt (oder kann es doch sein). Eine andere bereits besprochene Kombination — gynöcisch + andröcisch — ist unser Typus IV. Es bleiben noch die Kombinationen übrig, wo gemischtgeschlechtige und echt getrenntgeschlechtige Individuen, also Typus III und IV, bei derselben Species vorkommen. Auf das „echt“ ist dabei alles Gewicht zu legen, da, wie wir sahen, eine gynomonöcische oder andromonöcische Pflanze im Lauf ihrer Entwicklung und unter bestimmten äußeren Bedingungen phänotypisch eingeschlechtigt, also weiblich oder männlich, sein und mit echt, genotypisch, eingeschlechtigen Individuen verwechselt werden kann, ohne daß ihr genotypisch gemischtgeschlechtiger Charakter geändert wäre. Z. B. ist gerade bei *Satureia hortensis*, von der noch mehr die Rede sein wird, die Prozentzahl der weiblichen Blüten, die ein gynomonöcisches Individuum bildet, experimentell leicht und weitgehend abzuändern (S. 34). Alle Bemühungen aber, die weiblichen Stöcke dieser Spezies zur Bildung zwittriger Blüten zu veranlassen, waren ganz vergeblich.

Die nachweisbaren Kombinationen gemischtgeschlechtiger und getrenntgeschlechtiger Individuen sind nicht alle gleich häufig.

Am verbreitetsten ist die Gynodiöcie (DARWIN 1877), bei der einerseits zwittrige Individuen aus der Stufe III, andererseits weibliche aus der Stufe IV vorhanden sind. Sehr oft — bei dem, was wir als echte Gynodiöcie bezeichnen werden (S. 117), immer? — sind außerdem auch gynomonöcische Individuen vorhanden, und ganz zwittrige können anscheinend fehlen. Man spricht dann mit E. LOEW (1889) von weiblicher Pleogamie.

Als Beispiele für echte Gynodiöcie seien genannt: viele Labiaten (z. B. *Mentha*, *Lycopus*, *Salvia pratensis*, *S. silvestris*, *Origanum*, *Thymus*, *Satureia*, *Calamintha*, *Glechoma*, *Brunella*, aber z. B. nicht *Ajuga*, *Galeopsis*, *Stachys*, *Lamium*) und Caryophyllaceen (*Dianthus*, *Silene* und viele, auch kleinblütige Alsineen), ferner Dipsaceen (*Knautia arvensis*, *Scabiosa*, *Succisa*), Borragineen (*Myosotis palustris*, *Echium vulgare*), Geraniaceen (*Geranium silvaticum*, *pratense*, *Pelargonium*), Plantaginaceen (*Plantago lanceolata*), Compositen (*Cirsium oleraceum*, *acaule*, *palustre* usw.), von Monocotylen nur die Cyperacee *Eriophorum polystachium*.

Die Gynodiöcie stimmt mit der Form der Subdiöcie, die wir bei *Cirsium arvense* und *Silene Roemeri* kennen gelernt haben, darin überein, daß wir einerseits rein weibliche, andererseits gemischtgeschlechtige Individuen vorfinden. Sie unterscheidet sich aber ganz wesentlich dadurch von ihr, daß die gemischtgeschlechtigen Individuen, soweit sie nicht rein zwittrig sind, noch weibliche Blüten tragen (also gynomonöcisch sind), während bei den genannten Fällen von Subdiöcie neben den zwittrigen dann noch männliche vorhanden sind, (also Andromonöcie vorliegt).

Die genaue Parallele zur Gynodiöcie stellt nach der männlichen Seite hin die Androdiöcie (DARWIN 1877) dar, bei der einerseits zwittrige Individuen aus Stufe III, andererseits männliche aus Stufe IV vorhanden sind, außerdem wohl stets andromonöcische, bis zum Ausschluß reiner Zwitter. Dies ist die männliche Pleogamie E. LOEWS.

Beispiele für Androdiöcie sind: einige Ranunculaceen (*Pulsatilla alpina*, während die übrigen *Pulsatilla*-Arten nach A. SCHULZ triöcisch (s. unt.) mit Zwischenstufen sind, *Caltha palustris* nur nach LECOQ) und Rosaceen (*Geum urbanum*, *rivale*) und ihr Bastard *intermedium*, *montanum*, *reptans*, *Dryas octopetala* (meist, von HARMS 1918 wurden aber neuerdings auch weibliche Stöcke beschrieben). Angegeben werden als androdiöcisch noch *Chenopodium*-Arten (*glaucum*, *Vulvaria*) usw.; manches ist wohl sicher irrtümlich hierhergezogen worden (*Asperula taurina*, *Veratrum*) und kommt nur phänotypisch rein männlich vor. Fraglich bleiben *Lilium croceum* und *L. bulbiferum*, wo HEINRICHER (1908 bis 1914) die rein männlichen Pflanzen nur als Zustände andromonöcischer auffaßt, und *Fritillaria imperialis*, bei der ich sehr kräftige, rein männliche Individuen (mit auffällig kleinerer Blütenhülle) sah, ohne ihre Genetik verfolgen zu können.

Die rein weiblichen Individuen bei der Gynodiöcie, die rein männlichen bei der Androdiöcie sind die Endstadien zweier getrennter Entwicklungsreihen, die mit dem rein zwittrigen Ausgangspunkt durch gynomonöcische und andromonöcische Zwischenglieder morphologisch verbunden sind, aber genotypisch scharf getrennt sind.

Es kommt auch vor, daß die Entwicklung bei derselben Spezies in beiden Richtungen gegangen ist. Fehlen die Zwischenstufen, hat man also nur zwittrige, weibliche und männliche Individuen, so spricht man mit DARWIN (1877) von Triöcie. Meist sind aber auch andromonöcische und gynomonöcische Individuen vorhanden, so daß man eine gleitende morphologische Reihe von

rein weiblichen über gynomonöcische, zwittrige und andromonöcische bis zu rein männlichen aufstellen kann.

So hat für DARWINS Beispiel für Triöcie, *Fraxinus excelsior*, A. SCHULZ (1892) die Zwischenstufen nachgewiesen, und ähnlich steht es wohl um alle anderen Beispiele, so um *Rhus Cotinus*, die aber fast rein diöcisch ist. Die wunderbare Orchideen-Gattung *Catasetum*, die nach DARWIN triöcisch, jedes Geschlecht mit einer besonderen Blütenform — *Monachanthus* (♀), *Myanthus* (♂) und *Catasetum* (♂) im engeren Sinne — sein sollte, ist nach ROLFE (1891) einfach diöcisch. *Myanthus barbatus* ist das Männchen und *Monachanthus viridis* das Weibchen von *Catasetum barbatum*, *Catasetum tridentatum* aber das Männchen dieser Spezies (*tridentatum*, die nach der Priorität *C. macrocarpum* RICH. heißen muß).

Alle Übergänge von zwittrig zu weiblich und zu männlich werden für *Silene inflata* angegeben, doch fehlt die rein männliche Endstufe zum mindesten in manchen Gegenden und ist jedenfalls sehr viel seltener als die weibliche.

Außer den genannten werden in der Literatur noch einige andere Kombinationen angeführt, oft nur für eine Spezies, so männlich (andröcisch) und gynomonöcisch: *Rumex* (*crispus*, *obtusifolius*, *maritimus*) nach SCHULZ (1890), und monöcisch, männlich und (selten) weiblich: *Acer platanoides* (WITTRÖCK, 1886).

## 2. Genetik der Polyöcisten

Fast alle diese eben genannten Kombinationen sind genetisch kaum oder gar nicht untersucht. Nur über die Gynodiöcie liegen mehr Angaben vor, und auf sie werden wir uns im wesentlichen beschränken müssen.

### I. Gynodiöcisten

Die Untersuchung ist überhaupt durch zwei Umstände erschwert. Einmal gehören die mehr oder weniger zwittrigen Stöcke oft, wie bei den Subdiöcisten, mehreren, vielleicht vielen Typen an, die sich in der Prozentzahl der eingeschlechtigen Blüten, die sie noch im Durchschnitt hervorbringen, unterscheiden, und die genotypisch verschieden sind. Und dann ist die Modifizierbarkeit so groß, daß die Grenzen der Typen gegeneinander ganz verwischt sein können, wozu auch noch die heterozygotische Natur vieler Stöcke beiträgt. Sehr deutlich sind solche genotypischen Stufen aber z. B. bei *Plantago lanceolata* (CORRENS 1908), wir kommen darauf zurück.

#### A. Paragynodiöcisten

Nicht in allen Fällen, wo neben zwittrigen erblich weibliche Pflanzen beobachtet worden sind, liegt echte Gynodiöcie vor. Zuweilen handelt es sich bloß um eine erbliche Monstrosität. So bei der schon lange bekannten *forma gynanthera* von *Cheiranthus Cheiri*, bei der die Staubblätter in Fruchtblätter verwandelt sind, und die erst neuerdings von CHITTENDEN (1914) und besonders SIRKS (1925) genetisch untersucht wurde. Oder bei einer Sippe von *Antirrhinum majus*, die BAUR (1924) untersucht und als *f. globosa* beschrieben hat. Hier wird (Abb. 71) an Stelle einer Einzelblüte ein verzweigter Sproß gebildet, der



Abb. 71. *Antirrhinum majus*. Teil eines *globosa*-Blütenstandes, der in der Achsel des Hochblattes L sitzende Sproß entspricht einer einzelnen Blüte der typischen Sippe. (Nach BAUR 1924)

mit einer größeren oder kleineren Zahl verbildeter Blüten endigt. Die Blüten enthalten einen Fruchtknoten, der meist aus vier Karpellen (statt aus zwei) gebildet wird, mit unregelmäßigem, verbogenem Griffel und um ihn herum mit einer dichten Hülle von kelchblattähnlichen Blättchen. Das Ganze hat die Form eines gestauchten Tannenzapfens. Ganz einzeln entstehen auf den kelchblattähnlichen Schuppen einige mehr oder weniger verkümmerte Staubbeutel, die gelegentlich auch Pollen enthalten. Mit diesem Pollen läßt sich die völlige Konstanz der *globosa*-Sippe beweisen. Eine zweite monströse weibliche Sippe des *Antirrhinum majus*, deren Kenntnis wir ebenfalls BAUR (1924/25) verdanken, die *f. nicotianoides*, neigt auch zur Vergrünung; sie zeigt ein normales Gynoeceum neben fast sterilen, stark verbildeten Antheren und einer stark reduzierten Krone.

Auch die weiblichen Exemplare der *Vitis vinifera*, die BARANOW (1927) jüngst beschrieben hat, gehören hierher; sie sind nichts weniger als „typisch“ weiblich, das Androeceum der Zwitterblüte ist durch einen Kreis (verwachsener) Karpelle ersetzt.

Erwähnt mag endlich werden eine Sippe der *Silene Armeria*, die *f. polycarpellata* genannt werden mag, und bei der nicht nur die Staubblätter, sondern

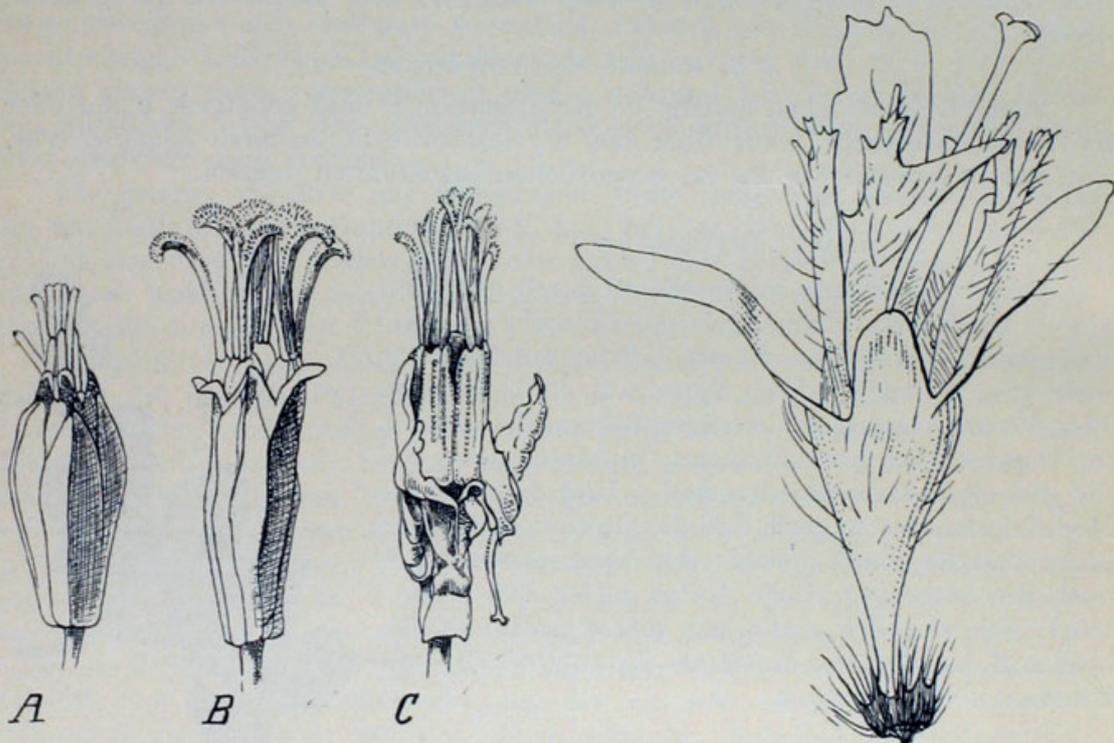


Abb. 72. *Silene Armeria f. polycarpellata*. A junge, B voll entfaltete Blüte, C Blüte nach Entfernung des Kelches. 3.5 ×.  
(Dr. O. RÖMER gez.)

Abb. 73. *Knautia arvensis f. petalostemon*. Blüte, die Staubgefäße in schmale, behaarte Blumenblätter verwandelt. 4 ×.  
(Dr. RÖMER gez.)

auch die Blumenblätter in Fruchtblätter verwandelt sind (Abb. 72), so daß selbst bei voller Blüte aus dem Kelch nur die Griffel — bis 18 — hervorragen. Ähnliche Sippen fand ich auch bei anderen Sileneen (*Silene Otites*, *S. dichotoma*, *S. mellifera*, schlecht ausgebildet auch bei *Melandrium*). Oder eine Sippe von *Knautia arvensis*, die man nicht zu selten im Freien findet, und bei der die Staubblätter in Blumenblätter verwandelt sind (Abb. 73). Sonst sind die gemischtgeschlechtigen Pflanzen, die zu solchen weiblichen gehören, reine Zwitter und auch nicht etwas gynomonöcisch. Die weiblichen Sippen sind bei *Chei-*

*ranthus*, *Anthirrhinum* und *Silene Armeria* der zwittrigen gegenüber rezessiv und spalten wieder einfach heraus. Bei *Silene Armeria* war es so ein leichtes, die Polycarpellie, die bei einer der drei Farbensippen aufgetreten war, mit den beiden andern Blütenfarben zu kombinieren. Bei *Knautia* aber sind sie dominant.

Mit nicht ganz der gleichen Sicherheit sollen auch die Fälle ausgeschieden werden, wo die Antheren anscheinend durch eine erbliche Krankheit steril werden, und die Pflanzen dadurch weiblich sind. So wohl bei dem von BATESON (1905) beschriebenen Fall von *Lathyrus odoratus* (von mir auch bei *Lathyrus latifolius* beobachtet), bei *Solanum tuberosum* (E. SALAMAN 1922) und bei *Oryza sativa*, speziell bei der von NAGAI (1926) erst kürzlich beschriebenen Sippe „awned sterile“, bei der der Pollen in den Antheren untauglich wird, während der Fruchtknoten funktionsfähig bleibt. Die Gründe, diese Fälle ebenfalls von der echten Gynodiöcie abzutrennen, sind das gleiche Verhalten, wie bei der oben genannten Gruppe: Das ganz isolierte Auftreten, das Fehlen von richtigen Bindegliedern zwischen den weiblichen und den gemischtgeschlechtigen Individuen und das einfache Mendeln. Man könnte solche Weibchen paragynöcisch und die ganze Erscheinung Paragynodiöcie nennen.

Wenn bei einem Bastard die Staubgefäße untauglich sind, das Gynäceum aber funktionsfähig ist, kommt eine äußere Ähnlichkeit mit den weiblichen Individuen eines Gynodiöcisten zustand, und man hat deshalb in der Bastardierung die Ursache der Gynodiöcie, oder doch eine Ursache derselben, finden wollen. Solche Bastarde sind aber schon dadurch verschieden, daß die zugehörigen zwittrigen oder gynomonöcischen Individuen fehlen, von ihrer, wenigstens meist, herabgesetzten Fruchtbarkeit und anderem abgesehen. — Selbstverständlich können die Bastarde zwischen gynodiöcischen Arten (*Mentha*) echt gynodiöcisch sein.

### B. Echte Gynodiöcisten

Von den eigentlichen Gynodiöcisten, deren Genetik einigermaßen bekannt ist, zeigt *Satureia hortensis* das einfachste, ganz gesetzmäßige, aber immer noch nicht restlos aufgeklärte Verhalten (CORRENS 1904 u. f., zuletzt 1908). Rein zwittrige Individuen kamen bei der kultivierten, allein untersuchten Sippe nicht vor. Die gemischtgeschlechtigen, gynomonöcischen Individuen bringen selbstbestäubt ausschließlich ihresgleichen hervor, und die weiblichen, die ja nur mit dem Pollen der gynomonöcischen ansetzen können, Generation auf Generation ebenfalls nur ihresgleichen. So war in einer Versuchsreihe unter mehr als 2000 Nachkommen weiblicher Pflanzen nicht eine gemischtgeschlechtige vorhanden; alle waren wieder weiblich. (Die ganz einzelnen Ausnahmen bei anderen Versuchen sind gewiß durch Fehler zustande gekommen, dadurch, daß anfangs Individuen, die gerade weiblich, sonst gynomonöcisch waren, trotz aller Vorsicht für echte Weibchen angesehen und geerntet wurden.)

Ganz entsprechende Resultate gab *Cirsium oleraceum* (und *C. acaule*), während bei *C. palustre* abweichende erhalten wurden (CORRENS 1926, S. 121).

Das Verhalten der gynomonöcischen Individuen ist ohne weiteres verständlich. Um so auffälliger ist das der weiblichen. Trotzdem immer wieder durch den Spermakern das Erbgut der gemischtgeschlechtigen Individuen in das Erbgut der getrenntgeschlechtigen, weiblichen eintritt, äußert sich dieses letztere immer wieder allein und in der gleichen Weise, und es entstehen stets weibliche Nachkommen.

An Erklärungsversuchen für dies auffallende Verhalten hat es nicht gefehlt. So nimmt E. JANCHEN (1923) an, daß in den Samenanlagen, bei der Tetraden-

teilung der Embryosackmutterzelle, das väterliche Chromosom mit der zwittrigen Anlage an der Kernspindel stets so wandert, daß es nach oben, außen und damit in die abortierende Tochterzelle gelangt. Die zum Embryosack werdende Makrospore erhielt also immer das mütterliche Chromosom mit der weiblichen Anlage.

Die Möglichkeit, daß bei der Reduktionsteilung die Kernspindel morphologisch (zur Umgebung) bestimmt orientiert wird, ist seit SEILERS Untersuchungen

beim Schmetterling *Talaeporia* (1920) gewiß zuzugeben, wenn hier die Orientierung auch bei den besten Versuchsbedingungen immer noch zum Teil vom Zufall abhängt. Sehr wahrscheinlich scheint mir diese, vielleicht cytologisch prüfbare Erklärung bei *Satureia* und *Cirsium* aber nicht.

Viel näher liegt die Vermutung FRITZ VON WETTSTEINS (1924), daß in solchen Fällen eine Wirkung des mütterlichen Plasmas (aus der Eizelle) vorliegt, indem es entweder die Wirkung der mütterlichen Anlage verstärkt oder allein das Geschlecht bestimmt. Die Chromosomengarnitur wäre bei gemischt- und getrenntgeschlechtigen Individuen identisch. Dann wäre es selbstverständlich, daß alle Nachkommen der Weibchen wieder Weibchen sind.

So ansprechend diese Theorie ist, ein experimenteller Beweis wird sich schwer führen lassen. Auch gibt die Existenz der Thelygenie zu denken, die bei *Melandrium* sicher auf andere Weise zustande kommt, wenn wir sie zur Zeit mit Sicherheit auch nur als Eigenschaft der Männchen kennen. Der Einfluß des Eiplasmas müßte sich streng auf das Geschlecht beschränken und in den anderen Merkmalen nicht zur Geltung kommen. Man kann nämlich den Bastard zwischen dem Weibchen des *Cirsium oleraceum* und dem zwit-

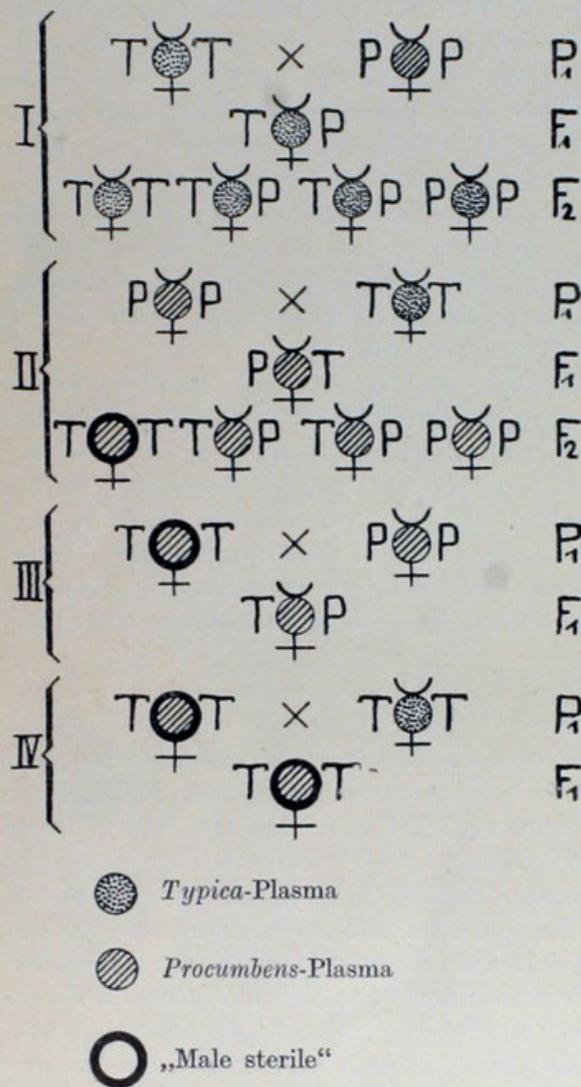


Abb. 74. Schemata über das Verhalten der *typica*- und *procumbens*-Sippen des *Linum usitatissimum*, T das *typica*-Gen, P das *procumbens*-Gen. (Nach CHITTENDEN und PELLEW, 1927)

rigen *C. canum*, der stets, wie die Mutter, rein weiblich ist, wieder mit dem *canum*-Zwitzer zurückkreuzen und diese Bastarde wieder mit demselben Vater: die F<sub>3</sub>-Pflanzen sind noch immer alle gleich weiblich, müßten also noch das *oleraceum*-Eiplasma haben, obwohl sie sich in ihrem Aussehen nur noch wenig von *canum* unterscheiden.

Eine Mitwirkung des Plasmas der Eizelle bei der Übertragung des rein weiblichen Zustandes (der „male sterility“) haben ganz neuerdings auch CHITTENDEN und PELLEW (1927) angenommen, ohne etwas von dem Erklärungsversuch

F. VON WETTSTEINS zu wissen. BATESON und GAIRDNER hatten (1921) das Verhalten einer weiblichen Sippe des *Linum usitatissimum* mit (fast) vollkommen sterilen Antheren beschrieben, die in der  $F_2$ -Generation einer Kreuzung von gewöhnlichem, weißblühendem Flachs und einer niederliegenden, blaublühenden Sippe „*procumbens*“ aufgetreten war. Die weiteren Ergebnisse sind, gleich mit der Deutung, die ihnen CHITTENDEN und PELLOW geben, in einem Schema (Abb. 74) zusammengestellt, das sich ganz an das von den Autoren gegebene anlehnt. Das Plasma der normalen Pflanzen, „*typica*“, ist durch Punktierung, das der *procumbens*-Individuen durch Schraffierung unterschieden, und die weiblichen sind durch einen schwarzen Ring hervorgehoben. CHITTENDEN und PELLOW nehmen demnach an, daß die Faktoren für den hohen Wuchs, T, nur dann zwittrige Pflanzen bedingen, wenn sie, einzeln oder zu zweit, in das eigene Eiplasma zu liegen kommen, oder wenn sich von ihnen nur eines (heterozygot) im *procumbens*-Eiplasma findet. Sobald sie aber zu zweit in dieses *procumbens*-Eiplasma zu liegen kommen, bewirken sie die rudimentäre Ausbildung der Antheren, also den weiblichen Zustand. Auf das Gen P (von *procumbens*) hat das Plasma keinen Einfluß, mag es von der normalen oder der niederliegenden Sippe herrühren.

Diese Annahmen erklären das tatsächliche Verhalten gut. Sie lassen sich auch auf das der *Satureia hortensis* übertragen, das an sich dem Fall IV im Schema entspricht. Nur könnte der Unterschied im Eiplasma zwischen zwittrigen und weiblichen Pflanzen nicht, wie bei *Linum*, durch Bastardierung entstanden sein, sondern müßte eine mutative Abänderung sein. Dann deckt sich aber die Erklärung vollkommen mit der früher von FRITZ VON WETTSTEIN gegebenen.

Bei anderen Gynodiöcisten sind die Ergebnisse nicht so einfach formulierbar ausgefallen; hier spielen die schon erwähnten Schwierigkeiten eine größere Rolle. In Angriff genommen wurden solche Versuche, nach DARWIN (1877), von J. C. WILLIS (1893) mit *Origanum vulgare*; außerdem liegen veröffentlichte Beobachtungen über *Plantago lanceolata* (CORRENS 1906, 1908), *Silene inflata* (CORRENS 1904 bis 1906), *Silene dichotoma* (CORRENS 1906), *Knautia arvensis* (RAUNKIÄR 1906), *Thymus Serpyllum* (RAUNKIÄR 1906), *Cirsium palustre* (CORRENS 1916), *Campanula carpatica* (PELLEW 1917), *Polemonium coeruleum* (OSTENFELD 1923), endlich *Silene nutans* (COLLINS 1924) vor.

Zunächst mag ein Teil der Ergebnisse mit *Plantago lanceolata* in Form von zwei Tabellen, 27 und 28, wiedergegeben werden. Sie sollen zeigen, daß beide Eltern, sowohl die Pflanze, die den Pollen liefert, als auch diejenige, die die Eizellen stellt, von Einfluß auf die Nachkommenschaft sind, daß sich die Eltern sehr verschieden verhalten können, und daß dadurch die Verhältnisse sehr kompliziert werden. (Als weitere Erschwerung kommt bei *Plantago lanceolata* noch die völlige Selbststerilität hinzu, die andererseits aber das sehr schwierige Kastrieren unnötig macht.) Die Elternpflanzen waren zwei oder (meist) drei Jahre hintereinander auf ihr Verhalten genau geprüft worden; die Nachkommen wurden mehrmals revidiert. Die zahlreichen unterschiedenen Kategorien sind für die Tabellen in fünf Stufen zusammengefaßt; außer den beiden Endstufen, zwittrig und weiblich, werden drei Zwischenstufen, überwiegend zwittrig, überwiegend weiblich und zwittrig und weiblich, aufgestellt. Die Zahl der Nachkommen ist zwar zuweilen ziemlich klein, aber die einzelnen Gruppen innert des Gesamtversuches, die durch das Zusammenpflanzen von je 12 Sämlingen in einen Topf gebildet worden waren, wiederholten im wesentlichen das Gesamtergebnis. — Die „gefüllt“ blühenden Weibchen (134, 138, 129, 186) waren kaum paragonisch.

Tabelle 27

*Plantago lanceolata*. Einfluß des Weibchens, das die Eizellen liefert, auf die Nachkommenschaft derselben  $\pm$  zwittrigen Pflanze (CORRENS 1908)

Eltern		n	Nachkommen in Prozent				
Weibchen	$\pm$ Zwitter		zwittr.	Zwischenstufen			weibl.
				I	II	III	
134, gefüllt, geschlossen	} 127, zwittrig	188	1,1	15,4	14,4	55,3	13,8
138, gefüllt		188	31,9	12,8	17,5	20,7	17,0
122,	} 149, zwittrig	252	2,8	1,2	1,6	4,8	89,9
124 b,		168	7,7	1,8	10,1	6,5	73,8
128, auch zwittrig konta- beszent		233	23,6	18,0	36,5	3,4	18,5
151, Anth.-Rud. besonders lang gestielt		139	7,9	15,1	18,7	13,0	45,3
186, geschlossen		190	14,7	10,5	22,1	16,3	36,3
106, zwittrig kontabeszent, z. T. auch stäubend	} 113, zwittrig, einzelne Anthere	186	50,5	16,1	21,0	12,4	0,0
129, z. T. gefüllt, geschl.		kontabeszent	85	0,0	0,0	4,7	16,5
186, gefüllt, geschlossen		169	2,9	2,4	15,4	14,8	64,5
122.	} 118, zwittrig, einz. Anthere	173	0,0	0,0	1,2	1,8	97,0
124 b.		174	1,7	1,2	8,0	8	81,0
128, auch zwittr. kontabsz.		kontabeszent	131	1,5	3,8	12,2	23,7

Tabelle 28

*Plantago lanceolata*. Einfluß des Zвитters, der den Pollen liefert, auf die Nachkommenschaft desselben Weibchens. (CORRENS 1908)

Eltern		n	Nachkommen in Prozent				
Weibchen	$\pm$ Zwitter		zwittr.	Zwischenstufen			weibl.
				I	II	III	
122, kleine Anth.-Rudim.	{ 149 ganz zwittrig	252	2,8	1,2	1,6	4,8	89,9
	{ 118 zwittrig, einz. kontabeszent	173	0	0	1,2	1,8	97,0
124 b, kleine Anth.-Rudim.	{ 149	168	7,7	1,8	10,1	6,5	73,8
	{ 118	174	1,7	1,2	8,0	8,0	81,0
128, etwas gefüllt; auch kontabeszent	{ 149	233	23,6	18,0	35,5	3,4	18,5
	{ 118	131	1,5	3,8	12,2	23,7	58,8
186, gefüllt u. geschlossen <sup>1)</sup> ; oft steril bleibend	{ 149	190	14,7	10,5	22,1	16,3	36,3
	{ 113 zwittrig, einz. kontabeszent	167	2,9	2,4	15,4	14,8	64,5

1) „Geschlossene“ Blüten — stets weiblich und gefüllt — öffnen sich nur so weit, daß die Narbe hervorkommt oder selbst mit der Spitze in der Blüte stecken bleibt. Diese Eigenschaft ist, wie die einfache Füllung, erblich und bedingt bei der Unmöglichkeit, sich selbst zu befruchten, eine gewisse Sterilität. Die Blütenformen sind inzwischen von BARTLETT (1911, 1913) beschrieben und abgebildet worden.

Ich habe als vorläufiges Ergebnis, gewissermaßen als erste Näherung, den Satz aufgestellt, daß jede Geschlechtsform Keimzellen mit der ihr eigenen Tendenz hervorbringt, und daß die Tendenz der phylogenetisch jüngeren (getrenntgeschlechtigen) Form über die Tendenz der phylogenetisch älteren (gemischtgeschlechtig gebliebenen) dominiert.

Hier sollen nur noch drei Beispiele gegeben werden.

Bei *Cirsium palustre* (CORRENS 1916) bringen die Weibchen neben ihresgleichen stets noch eine größere Anzahl (etwa 50 %) mehr oder weniger zwittrige Nachkommen hervor, oft relativ viele rein zwittrige (nicht lauter weibliche, wie jene des *Cirsium oleraceum*). Die Nachkommenschaft der gynomonöcischen Pflanzen besteht vorwiegend aus ihresgleichen, obschon daneben auch einige Zwitter und Weibchen auftreten (nicht vorwiegend aus Weibchen, wie bei *Cirsium oleraceum*). Die Zwitter endlich geben neben gynomonöcischen Stöcken wohl immer auch Weibchen (was bei *C. oleraceum* mindestens seltener ist).

Bei *Campanula carpatica* kam Miß PELLEW (1917) zu der Vorstellung, daß Samenanlagen und Pollen genotypisch verschieden veranlagt seien. Die Untersuchung ist hier durch die völlige Selbststerilität noch besonders erschwert. Eine zwittrige Pflanze der Sippe *pelviformis*, „7“, gab mit dem Pollen anderer Zwitter nur Zwitter. Wurden dagegen mit ihrem Pollen die anderen Zwitter bestäubt, so entstanden Weibchen, Zwitter und Zwischenformen. Weibliche Pflanzen (anderer Herkunft) gaben endlich mit dem Pollen von 7 nur Weibchen. Bei der Kreuzung mit ihren eigenen Nachkommen zeigte sich ein komplizierteres Verhalten. — Von mir untersuchte weibliche Pflanzen der selbstfertilen *Campanula Medium* erwiesen sich als zu einer einfach mendelnden, recessiven Sippe gehörig.

Die weiblichen Pflanzen der normalen Sippen des *Polemonium coeruleum*, mit rudimentären, zuweilen intermediären (kontabescenten?) Staubgefäßen, gaben OSTENFELD mit dem Pollen von Zwittern ganz überwiegend wieder Weibchen; nur 9,5 % waren zwittrig ( $n=267$ ). Die intermediären Weibchen brachten anscheinend mehr Zwitter hervor. Richtige Zwitter endlich gaben nur Zwitter oder neben solchen einzelne Weibchen. Außerdem fand OSTENFELD auch bei der *f. micropetala* weibliche Pflanzen, in deren Blüten die Staubgefäße ganz fehlten. Sie traten in der Nachkommenschaft der zwittrigen mikropetalen Individuen auf; gefunden wurden auf 44 Zwitter 17=28 % solcher Weibchen. Sehr wahrscheinlich liegt hier (bei den Weibchen der *f. micropetala*) Paragynödiöcie vor, und handelt es sich um eine einfache, mendelnde Sippe. Bezeichnend ist die von OSTENFELD hervor gehobene abnormale Ausbildung des Gynäceums, das sehr oft mehrere unregelmäßig gestaltete Griffelträgt und völlig steril ist.

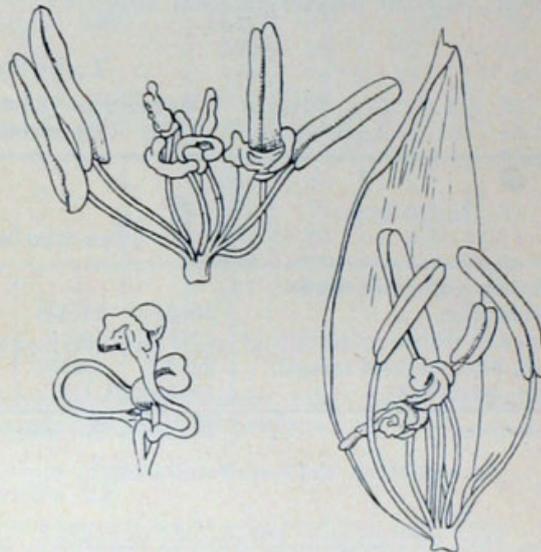


Abb. 75. *Oryza sativa*. Sippe, deren Fruchtblätter in Staubgefäße verwandelt sind, „staminoidal sterile“. (Nach J. NAGAI, 1926.)

## II. Androdiöcisten

Bei den Androdiöcisten finden wir zunächst Parallelförmige zu den „Paragynödiöcisten“, also männliche Sippen, die den Stempel des Anomalen oder Krankhaften tragen und mit normalen Pflanzen einfach mendelnde Bastarde bilden. Für diese „Parandrodiöcie“ seien ein paar Beispiele angeführt.

## A. Parandrodiöcisten

Bei den Sippen der *Campanula Medium*, bei denen die Kelchblätter in Kronblätter verwandelt sind, dann, mehr oder weniger schön, eine zweite, äußere Krone bilden und als *f. calycanthemea* zusammengefaßt werden, ist der unterständige Fruchtknoten gewöhnlich — nicht bei allen Sippen — fast oder vollkommen steril, während der Griffel (mit seinen merkwürdigen Sammelhaaren für den Pollen) und die Antheren selbst völlig normal entwickelt sind. Diese nur als Männchen funktionierende *f. calycanthemea* dominiert über die Sippen mit normalem Kelch, und die Bastarde spalten einfach auf (CORRENS 1905).

Bei der Form „staminoidal steril“ der *Oryza sativa*, die NAGAI (1926) kürzlich beschrieben und genetisch untersucht hat, sind an Stelle der Fruchtblätter Staubblätter getreten, die meist abortierten, selten tauglichen Pollen enthalten (Abb. 75), so daß die Pflanze bei Vererbungsversuchen nur als Männchen dienen kann. Dabei handelt es sich auch hier um ein einfaches mendelndes Merkmal. — Auch die weiblich sterile Form von *Phleum pratense*, die WITTE untersucht hat (1919), gehört wohl hierher.

## B. Echte Androdiöcie

Von den echten Androdiöcisten ist nur der Bastard *Geum rivale*+*urbanum* etwas untersucht. Die Abgrenzung der verschiedenen Formen ist hier besonders schwierig, und die Zahlen sind noch recht klein. In Ermangelung von Besserem soll aber doch auf diese Versuche etwas näher eingegangen werden. Bestäubt wurde *Geum urbanum* mit *Geum rivale*; beide waren gemischtgeschlechtig.<sup>1)</sup> In der Nachkommenschaft traten neben ganz fruchtbaren Zwittern, die aber wohl alle einzelne männliche Blüten bilden konnten, auch auffallend viel andromonöcische und rein männliche (also völlig sterile) Pflanzen auf; mit diesen wurden dann die verschiedenen Kombinationen ausgeführt, deren Ergebnisse, neben F<sub>1</sub>, in Tab. 29 wiedergegeben sind.

Tabelle 29

*Geum rivale* + *urbanum*. Versuche über die Vererbung der Andromonöcie und Androdiöcie. (In Klammern und kursiv die Prozentzahlen)

Individuen	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub> -Verbindungen					
		zw × zw	zw × am	zw × m	am × am	aw × zw	am × m
zwitterig, ganz und etwas männlich . . . . .	39(41)	24(80)	53(72)	48(74)	10(56)	11(50)	16(64)
etwa zur Hälfte männlich	17(18)	2(7)	7(10)	7(11)	2(11)	6(27)	4(16)
stark überwiegend männl.	21(22)	3(10)	2(3)	4(6)	2(11)	(1)	1(4)
ganz männlich . . . . .	18(19)	1(3)	11(15)	6(9)	4(22)	4(18)	4(16)
zusammen . . . . .	95(100)	30(100)	73(100)	65(100)	18(100)	22(100)	25(100)

zw=zwitterig, am=andromonöcisch, m=männlich.

Die zwitterigen Pflanzen brachten also, neben ihresgleichen, auch stark andromonöcische, einzeln auch männliche Nachkommen hervor. Die Nachkommenschaft der andromonöcischen war demgegenüber stark nach der männlichen Richtung verschoben. Die Herkunft des Pollens, ob von einem andro-

1) Auch BLARINGHEM (1924) hat das *Geum intermedium* andropleogam gefunden. Ob das eine Folge der Bastardierung ist (einer Kumulation von Faktoren?), bleibe dahingestellt, vor allem weil für keine der beiden Elternpflanzen die durch Selbstbefruchtung erzielte Nachkommenschaft bekannt ist.

monöcischen oder einem männlichen Individuum, hatte kaum wesentlichen Einfluß. Die Versuchspflanzen waren, so weit möglich, zwei Jahre hintereinander untersucht worden; dabei wurden einige zuerst als männlich bestimmte Stöcke später als andromonöcisch erkannt, die Mehrzahl blieb sich aber gleich. Trotzdem mögen noch manche der „Männchen“ Andromonöcisten gewesen sein. Unter den Pflanzen, die im ersten Jahr noch nicht zum Blühen kamen, und jenen, die im zweiten schon abgestorben waren, waren die Männchen unverhältnismäßig stark vertreten.

### 3. Das Zahlenverhältnis der verschiedenen Individuen bei polyöcischen Spezies

Auch hier lassen sich natürlich Verhältniszahlen der verschiedenartigen Individuen angeben, und es finden sich auch in der Literatur derartige Zählungen. Schon DARWIN hat einige, freilich sehr kleine Zahlen für *Thymus Serpyllum* und *Echium vulgare* mitgeteilt. Einige an umfangreicherem Material gewonnene sind in den Tab. 30 bis 32 zusammengestellt. Soweit nötig, wurden die direkten Angaben in Prozente umgerechnet. Die Zwitterklasse ist gewiß oft auf Kosten der gynomonöcischen (und andromonöcischen) Klasse zu groß ausgefallen, ebenso die eingeschlechtige auf Kosten der gemischtgeschlechtigen.

Tabelle 30  
Verhältniszahlen der Individuenklassen gynodiöcischer Spezies

Species und Standort	Beobachter	n	Individuen in Prozent		
			zwitterig	gynomonöc.	weiblich
<i>Tunica prolifera</i>	A. SCHULZ 1890	595	46	18	36
<i>Dianthus Carthusianorum</i> I	„	365	79	3	17
„ „ II	„	572	88	1,6	11
<i>Silene nutans</i>	CORRENS <sup>1)</sup>	926	67,9	6,8	25,3
<i>Cerastium arvense</i> <sup>2)</sup>	A. SCHULZ 1890	1832	35	5,7	59
<i>Mentha aquatica</i> I	„	208	68	10	22
„ „ II	„	526	74	15	9
<i>Thymus Serpyllum</i> <sup>3)</sup>	RAUNKIAER 1905	200	59	—	41
„ <i>Chamaedrys</i>	A. SCHULZ 1890	756	55,6	—	44,4
„ <i>Ch. ssp. pannonicus</i>	„	428	53,6	0,2	46,2
<i>Plantago lanceolata</i> II	„	255	88	3,7	98
<i>Knautia arvensis</i>	„	219	74	5	21
„ „ I	RAUNKIAER 1905	1292	85	3,7	11
„ „ II	„	200	64	—	34
<i>Succisa pratensis</i> <sup>4)</sup>	„	167	85,6	2,4	9,6

1) Unveröffentlichte Zählungen um Silvaplana im Engadin, 1913.

2) Zahl der einzelnen Stämmchen.

3) Für *Thymus Serpyllum* werden auch andromonöcische und sogar andröcische Individuen angegeben (S. 126); er würde dann in Tabelle 32 gehören.

4) 2,4% gefüllt

Tabelle 31  
Verhältniszahlen der Individuenklassen androdiöcischer Spezies

Species und Standort	Beobachter	n	Individuen in Prozent		
			zwitterig	andro-monöc.	männlich
<i>Pulsatilla (alpina) sulfurea</i> I—IV	A. SCHULZ 1890	1043	8,9	1,5	89,9
<i>Dryas octopetala</i> <sup>1)</sup> I—IV	„	171	71	16	13
<i>Geum montanum</i> I—II	„	249	23	10	66

1) VON HARMS wurden auch weibliche Individuen gefunden (vgl. S. 114).

Tabelle 32

Verhältniszahlen der Individuenklassen einer weiblich und männlich pleogamen Spezies

Species und Standort	Beobachter	n	Individuen in Prozent				
			weiblich	gynomon.	zwitterig	andro-mon.	männlich
<i>Silene inflata</i> <sup>1)</sup> I . . . . .	A. SCHULZ 1890	185	14	1	77	1	7
„ II . . . . .	„	938	27	2	55	4	12
„ III . . . . .	„	376	32	4	61	0,3	3
„ . . . . .	RAUNKIAER 1905	300	40	—	60	—	—

1) = *S. venosa* (Gil.) Asch. = *S. vulgaris* Grck. = *Cucubalus Behen* L.

Inwieweit die erhaltenen Zahlen wirklich charakteristisch sind, läßt sich kaum sagen. Die Verhältnisse müssen natürlich schon dadurch ganz anders liegen, als bei den diöcischen Species, daß die gemischtgeschlechtigen Individuen in ihrer geschlechtlichen Fortpflanzung von den getrenntgeschlechtigen völlig unabhängig sind, während diese auf die gemischtgeschlechtigen angewiesen sind (bei Gynodiöcie), wenn sie fruchten sollen, oder (bei Androdiöcie) eigentlich als überflüssig erscheinen. Die gemischtgeschlechtigen Individuen sind fast immer selbstfertil; unter den genannten Gynodiöcisten und Androdiöcisten ist nur *Plantago lanceolata* selbststeril.

Ferner sind die Zählungen im Freien dadurch erschwert, daß sich das Geschlecht eines gegebenen Individuums nicht immer ohne weiteres richtig erkennen läßt. Pflanzen, die eigentlich gynomonöcisch sind, können ja eine Zeitlang, aus äußeren oder inneren Gründen, rein weibliche Blüten tragen und dann für Weibchen genommen werden, oder sie können eine Zeitlang rein zwitterig sein. Bei solchen Zählungen im Freien wird ja jede Pflanze nur einmal begutachtet.

Tabelle 33

Geschlechterverteilung bei *Acer platanoides*. (WITTRÖCK 1886, etwas geändert)

Infloreszenztypen	Infloreszenztypus an den Exemplaren	Anzahl der Exemplare:	
		Stockholm 24.—28.V. 1883	Budapest 14.—21. IV. 1885
A rein weiblich . . . . .	A	—	1
B zuerst weibliche, später männliche Blüten . . . . .	B	47	50
	B+E	1	4
C die erste Blüte männlich, die folg. teils männlich, teils weiblich, die letzten meist männlich . . . . .	C	3	6
	C+B	—	1
	C+D+E	—	1
D zuerst männliche, später weibliche Blüten . . . . .	D	24	20
	D+E	6	9
	D+E+A	1	—
	E+C	—	1
E rein männlich. . . . .	E	18	7
zusammen:		100	100

Welche Fehler dabei gemacht werden können, mag eine eigene Erfahrung lehren (CORRENS 1907). Bei *Satureia hortensis* wurden von verschiedenen Aussaaten

zusammen 315 Pflanzen pikiert; der Rest blieb in den Saattöpfen. Die pikierten Individuen, die wiederholt genau geprüft wurden, erwiesen sich alle als gynomonöisch. Die (schlechter ernährten) in den Saattöpfen wurden nach und nach, sobald sie zu blühen begannen, ausgezogen und untersucht. 920 wurden gynomonöisch und 45 rein weiblich gefunden. Nach dem Ausfall der Untersuchung der pikierten Geschwister waren sie aber sicher alle auch eigentlich gynomonöisch gewesen und hatten nur gerade bloß weibliche Blüten getragen.

Zu diesen Fehlerquellen kommt dann noch die Schwierigkeit aller solcher statistischer Erhebungen im Freien, daß sich das, was als ein genetisches Individuum zu gelten hat, oft schwer oder gar nicht feststellen läßt.

Eine gewisse Übereinstimmung der Ergebnisse für dieselbe Spezies an verschiedenen Orten zeigt aber, daß solche statistischen Aufnahmen doch einen gewissen Wert haben können. So die unter sich recht ähnlichen Zahlen, die WITTRÖCK (1886) für die verschiedenartigen Individuen des *Acer platanoides* bei Stockholm und bei Budapest gefunden hat (Tab. 33).

Stellt sich für eine Spezies bei genügend umfangreichen Aufnahmen an verschiedenen Orten ein bestimmtes Zahlenverhältnis als charakteristisch heraus, so muß es die Resultante biologischer Vorteile sein, die die eine und die andere Individuenklasse besitzt, ähnlich wie es bei den Subdiöcisten der Fall ist (S. 99).

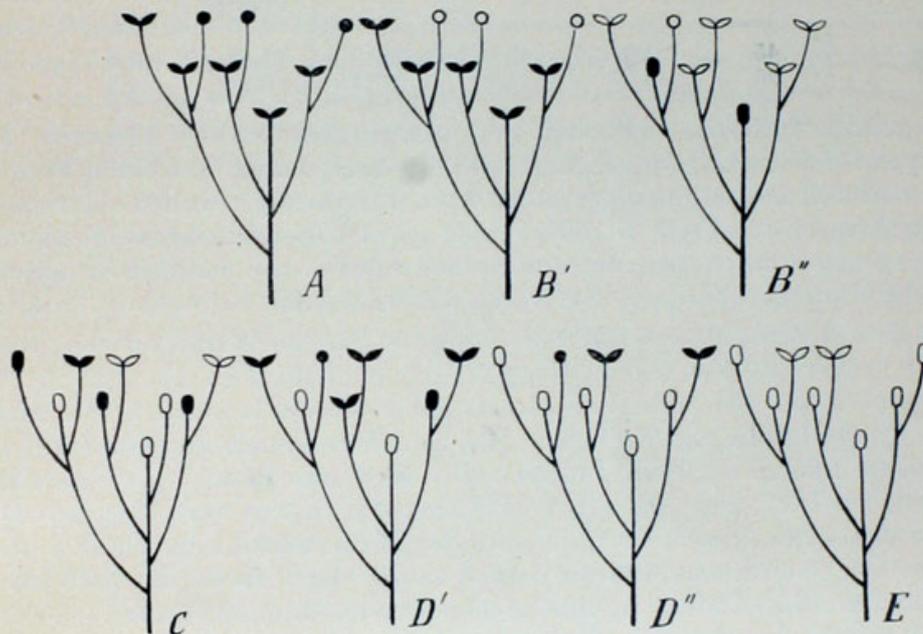


Abb. 76. *Acer platanoides*. Je ein Blütenstand als Repräsentant der verschiedenen Typen, wie die männlichen (weiß) und weiblichen (schwarz) Blüten auf die Individuen verteilt sind; A gynöisch, E androdöisch. Es sind immer nur drei Etagen gezeichnet: wenn vier vorhanden sind, verhält sich die vierte ganz wie die dritte (WITTRÖCK 1886)

In Abb. 76 sind die Infloreszenztypen mit WITTRÖCK schematisch wiedergegeben. Leider gibt unser Autor nicht an, wieviel Infloreszenzen bei jedem Individuum durchschnittlich geprüft worden waren.

#### 4. Sekundäre Geschlechtsmerkmale bei polyöischen Spezies

Auch hierüber liegen allerlei Angaben vor, von denen aber wohl wenige einer kritischen Prüfung standhalten dürften. Sicher ist nur — und eigentlich

selbstverständlich —, daß sich die Unterschiede, die bei gemischtgeschlechtigen Individuen je nach dem Geschlecht der Blüte in der Größe der Blütenhülle vorkommen, bei den verschiedenartigen Individuen der Spezies wiederfinden, wie wir seit VON MOHL (1863) wissen. Die Blüten der weiblichen Pflanze eines Gynodiöcisten sind also auch kleinhüllig, wenn die weiblichen Blüten der gynomonöcischen Stöcke es sind (z. B. bei *Satureia* (Abb. 20, S. 30) und anderen Labiaten, Caryophyllaceen usw.).

Was die Größe der Individuen anbetrifft, so sollten nach der Literatur die weiblichen Pflanzen bald kleiner (*Digitalis* nach F. LUDWIG), bald größer (*Lycopus* und *Echium* nach SCHULZ) sein. Bei *Satureia hortensis* stellte sich kein merklicher Unterschied im Gewicht heraus, als gleich alte, völlig sicher bestimmte Individuen verglichen wurden, die unter möglichst gleichen Bedingungen gewachsen waren (CORRENS 1907). Es wurden immer alle aus einem Topf, gewöhnlich 12, zusammen gewogen; Tab. 34 gibt die Zahlen.

Tabelle 34

*Satureia hortensis*, Durchschnittliches Gewicht der gynomonöcischen und der weiblichen Pflanzen

Geschlecht	Zahl der Töpfe	Zahl der Pflanzen	Pflanzen pro Topf	Gewicht in g	mittleres Gewicht einer Pflanze	Minimum für einen Versuch	Maximum für einen Versuch
±zwittrig . .	45	450	10,0	3817	8,48	6,8	10,2
weiblich . . .	30	333	11,1	2733	8,34	4,3	15,1

Die geringe Differenz zugunsten der gynomonöcischen Pflanzen (1,7 %) kann gut auf der etwas geringen Zahl, die durchschnittlich auf einen Topf kam, und der dadurch etwas günstiger gestalteten Ernährung beruhen. Da ja beide Individuenklassen fruchten, ist das Fehlen eines Unterschiedes wohl nicht auffällig. Dagegen können bei androdiöcischen Spezies die männlichen schwächer sein als die stärker zwittrigen. Sie waren das wenigstens bei *Geum intermedium*.

Die Zahl der Blüten fand WILLIS (1892, b) für die Weibchen der *Glechoma hederacea* größer als für die zwittrigen Stöcke (2,40 : 2,16 bis 3,15 : 2,16 pro Stock). Zählungen bei *Satureia hortensis* gaben ebenfalls einen, wenn auch geringeren Überschuß für die Weibchen. Bei zehn Revisionen wurden an 390 gynomonöcischen Pflanzen 20406 Blüten, also 52,3 pro Pflanze, festgestellt, an 104 weiblichen 7327, also 70,4 für die Pflanze. Das hängt wohl, wenigstens zum Teil, von dem schlechteren Fruchtansatz der Weibchen ab, der ähnlich wie das Wegschneiden der offenen Blüten wirken muß. Daß dieses die Zahl der sich entwickelnden Blüten steigert, läßt sich leicht nachweisen (S. 39). — In der Blütezeit zeigten bei *Satureia* die beiden Individuenklassen keinen merklichen Unterschied.

Nach DARWIN (1877) sind bei *Thymus Serpyllum*, *Th. vulgaris* und *Satureia hortensis* die weiblichen Pflanzen viel fruchtbarer als die zwittrigen. Er wog die hervorgebrachten Früchtchen, und ERRERA und GEVAERT (1879) zeigten dann, für *Thymus*, daß die beiderlei Früchtchen gleich schwer sind. Bei *Thymus Serpyllum* fand auch A. SCHULZ bei den Weibchen mehr gute Früchtchen, 40 bis 82 % gegenüber 16 bis 74 % bei den mehr oder weniger zwittrigen.

Bei *Thymus* mag daran das Vorkommen andromonöcischer Stöcke schuld sein, die natürlich weniger fertil sind; DELPINO und OGLE geben sogar rein männliche an. Bei *Satureia* dagegen erwiesen sich später (CORRENS 1904) die zwittrigen Pflanzen fruchtbarer. Diese gaben für das Individuum 4,01 Körner

und auf 1 g Frischgewicht 1,87, die Weibchen dagegen für das Individuum 2,36 Körner und auf 1 g Frischgewicht 0,88.

Die Fruchtbarkeit der Weibchen ist natürlich vom Insektenbesuch und von der räumlichen und zahlenmäßigen Verteilung der beiderlei Pflanzen abhängig. Bei ganz gleichen Bedingungen werden sie gleichviel Früchtchen hervorbringen. Sind die gynomonöischen oder zwittrigen weniger fruchtbar, so kann es sich nur um eine Herabsetzung ihrer Fruchtbarkeit handeln (Neigung zur Andromonöcie) und nicht um eine gesteigerte Fruchtbarkeit der Weibchen, wie fast allgemein angenommen wurde.

## Schluß

Unter Hinweis auf die Zusammenfassungen, die den meisten Abschnitten beigegeben sind, und auf das eingehende Inhaltsverzeichnis soll auf eine ins einzelne gehende Rekapitulation des Inhaltes verzichtet werden. Etwas zu sagen, was für alle die unterschiedenen vier Stufen gilt, ist von vornherein nicht möglich, da I, III und IV als phylogenetische Entwicklungsstadien aufeinander folgen, und Stufe II einen blind endigenden Seitenast des Stammbaumes darstellt.

Zweimal, auf Stufe I und Stufe III, ist die Geschlechtsbestimmung rein phänotypisch; doch erfolgt sie bei I in der haploiden Entwicklungsphase, bei III in der diploiden und wirkt sich im letzteren Fall dann auch noch bei der folgenden haploiden Phase aus.

Zweimal, auf Stufe II und Stufe IV, ist die Bestimmung genotypisch, und in beiden Fällen spielt die Reduktionsteilung beim Übergang von der diploiden zur haploiden Entwicklungsphase dabei die Hauptrolle. Sie verteilt die „Realisatoren“ für die Entwicklung der zweierlei Sporen (Stufe II) oder der zweierlei Sporophylle (Sexualorgane) (Stufe IV), aber nicht die Faktoren für diese selbst.

Bei dem Produkt der Vereinigung der beiderlei Keimzellen mit ihren verschiedenen Realisatoren treten bei der Stufe II diese Realisatoren im natürlichen Laufe der Entwicklung nicht in Tätigkeit. Bei der erzwungenen Entfaltung (bei der Regeneration aus dem Sporophyten) stehen sie im Gleichgewicht. Nur bei dem Lebermoos *Sphaerocarpus* überwiegt der Weibchenbestimmer über den Männchenbestimmer.

Ein dem Verhalten von *Sphaerocarpus* homologer Geschlechtsbestimmungsmodus würde bei einer Blütenpflanze, also auf der Stufe IV, infolge der völligen Unselbständigkeit der haploiden Phase, unmöglich sein; es entstünden nur weibliche Individuen, die unbefruchtet bleiben würden. In Wirklichkeit hat hier das eine diploide Geschlechtsindividuum — fast immer das männliche — die beiderlei Realisatoren, das andere nur eine Sorte. Je nach dem Zusammentreffen von Keimzellen mit gleichen oder ungleichen Realisatoren entsteht wieder das eine (homogametische) oder das andere (heterogametische) Geschlecht. Bei der Keimzellbildung trennen sich im einen Fall die beiden verschiedenen Realisatoren wieder (während die Faktoren für die Sexualorgane selbst allen Keimzellen verbleiben); im anderen Fall hat das diploide Individuum nur eine Sorte Realisatoren und kann nur diese allen Keimzellen mitgeben.

Die Wirkung der Realisatoren ist — gegenüber dem zugrunde liegenden Verhalten der (phylogenetisch vorangehenden) gemischtgeschlechtigen Stufe III (nicht einem Gen für Gemischtgeschlechtigkeit) — nicht immer eine absolute; äußere Einflüsse — von ganz spezifischen, wie sie *Ustilago violacea* bei *Melandrium* ausübt, bis zu allgemeinsten, wie Beleuchtungsunterschiede beim Hanf — können in den einen Fällen stärker, in den anderen völlig wirkungslos sein.

In Abb. 77 ist schematisch für alle vier Stufen der Vorgang der Geschlechtsbestimmung dargestellt. Statt der beliebigen Kreisform ist die Gerade für den Ablauf der aufeinander folgenden Zustände gewählt, nicht nur um Platz zu sparen, sondern um einen besseren Vergleich der Stufen zu ermöglichen.

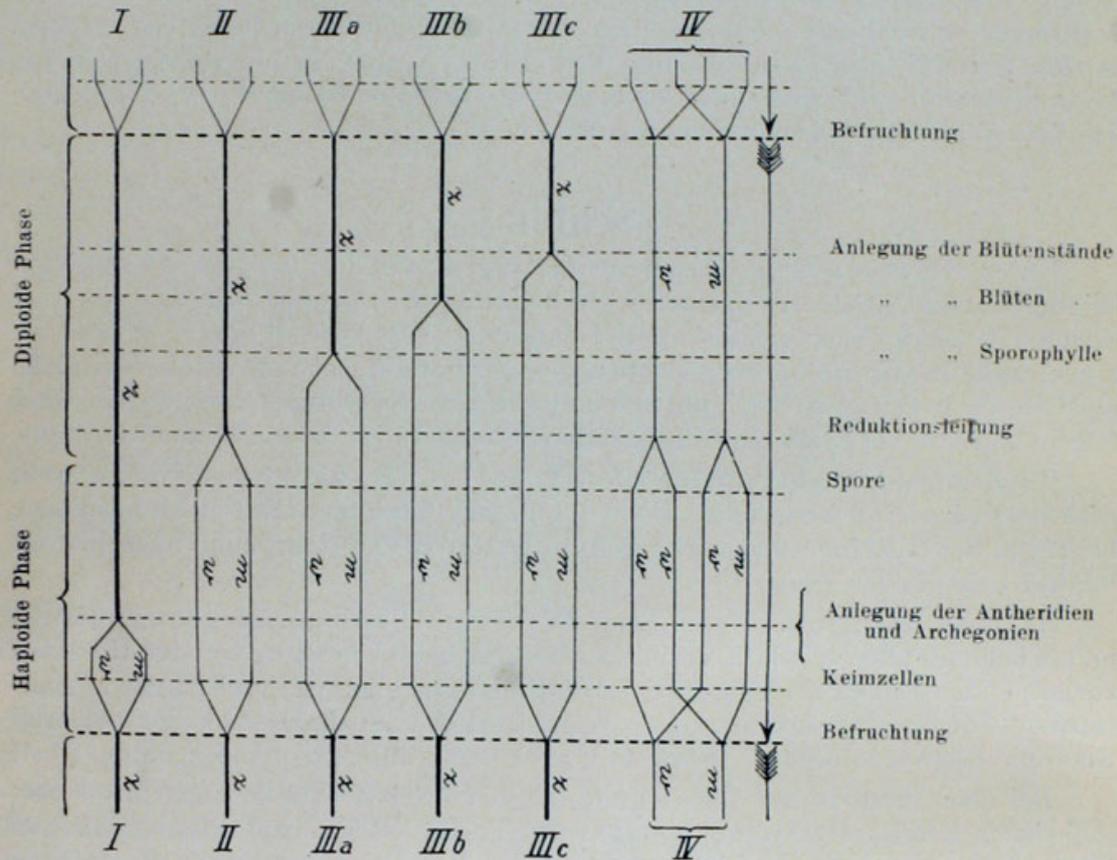


Abb. 77. Schemata für den Vorgang der Geschlechtsbestimmung auf den unterschiedlichen vier Stufen. I. Gemischtgeschlechtige Moose, isospore Farngewächse. II. Getrenntgeschlechtige Moose. IIIa *Marsilia*, *Salvinia*, IIIb *Isoetes*, *Selaginella*, zwitterblütige Blütenpflanzen. IIIc Einhäusige Blütenpflanzen. IV. Getrenntgeschlechtige Blütenpflanzen. z gemischtgeschlechtiger, m männlicher, w weiblicher Abschnitt des Entwicklungszyklus, der in der Richtung des Pfeiles abläuft. (CORRENS 1913 und 1915)

Endlich stelle ich noch die primitivsten genetischen Formeln für die verschiedenen Stufen zusammen. Dabei ist der Genkomplex, der für die Bildung der Archegonien, der weiblichen Sporophylle usw. in Tätigkeit tritt, mit G, der entsprechende, für die Bildung der Antheridien, der männlichen Sporophylle usw. verantwortliche mit A bezeichnet. Z soll das Gen (oder die Gene bezeichnen), das die Reihenfolge bestimmt, in der A und G aktiviert werden (S. 9).

Dann gelten auf der Stufe I die Formeln:

Haploide Phase: AGZ.

Diploide Phase: AAGGZZ.

Auf der Stufe II kommen die Realisatoren hinzu, einer für A, der  $\alpha$ , und einer für G, der  $\gamma$  heißen möge. Wir haben dann (S. 21):

Haploide Phase: AGZ $\alpha$  (Männchen) und AGZ $\gamma$  (Weibchen).

Diploide Phase: AAGGZZ $\alpha\gamma$  (fast immer gemischtgeschlechtig).

Bei der Stufe III haben wir dieselben genetischen Elemente wie bei der Stufe I, nämlich (S. 41):

Haploide Phase: AGZ.

Diploide Phase (die „Pflanze“): AAGZZ.

Die phänotypische Bestimmung erfolgt nur an einer andern Stelle (meist bei Anlage der Sporophylle).

Auf der Stufe IV finden wir wieder Realisatoren, die wir aber mit  $a'$  und  $\gamma'$  bezeichnen wollen, da sie phylogenetisch mit denen der Stufe II nichts zu tun haben, obwohl ihre Wirkung im wesentlichen die gleiche ist. Es gibt zwei genotypisch verschiedene diploide Phasen („Pflanzen“) mit verschiedenen Formeln, denen verschiedene haploide entsprechen. Das gewöhnliche Verhalten ist (S. 78):

1. Diploide Phase: AAGZZ $\gamma'\gamma'$  (Weibchen).

Haploide Phase: AGZ $\gamma'$ .

2. Diploide Phase: AAGZZ $a'\gamma'$  (Männchen).

Haploide Phasen: AGZ $a'$  und AGZ $\gamma'$ .

Ausnahmsweise (*Fragaria*) kann es aber auch anders sein:

1. Diploide Phase: AAGZZ $a'\gamma'$  (Weibchen).

Haploide Phasen: AGZ $a'$  und AGZ $\gamma'$ .

2. Diploide Phase: AAGZZ $a'a'$  (Männchen).

Haploide Phase: AGZ $a'$ .

Ein Unterschied gegenüber der Stufe II (*Sphaerocarpus* ausgenommen) liegt darin, daß  $\alpha\gamma$  nicht Gemischtgeschlechtigkeit bedingt, sondern daß meist  $a$  das  $\gamma$ , ausnahmsweise  $\gamma$  das  $a$  an der Entfaltung hemmt, so daß die beiden diploiden Phasen eingeschlechtig werden.

Die Ableitung der Stufe III aus der Stufe I bietet mit Rücksicht auf das genetische Verhalten keine Schwierigkeiten (Stufe II fällt ja dabei aus); jene der Stufe IV aus der Stufe III ist in genetischer Hinsicht noch unklar.

## Literaturverzeichnis

Arbeiten, die ich nicht im Original eingesehen habe, sind mit einem Sternchen bezeichnet.

- ALLEN, C. E., 1917: A chromosome difference correlated with sex differences in *Sphaerocarpos*. *Science*, N. S. XLVI.
- , 1919: The basis of sex inheritance in *Sphaerocarpos*. *Proc. Amer. Phil. Soc.* LVIII, S. 289.
- , 1924a: Inheritance by tetrad sibs in *Sphaerocarpos*. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 63, 222.
- , 1924b: Gametophytic inheritance in *Sphaerocarpos*. I. Interclonal variation, and the inheritance of the tufted character. *Genetics* 9, 530.
- , 1925a: Gametophytic inheritance in *Sphaerocarpos*, II. The polycladous character. *Genetics* 10, 1.
- , 1925b: The inheritance of a pair of sporophytic characters in *Sphaerocarpos*. *Genetics* 10, 72.
- AKERLUND, ERIK, 1927: Ein Melandrium-Hermaphrodit mit weiblichen Chromosomenbestand. *Hereditas* 10, 153.
- \*ATKINSON, G. F., 1898: Experiments on the morphology of *Arisaema triphyllum* (Abstract). *Bot. Gaz.* 25, 114.
- AUTENRIETH, H. FR., 1821: *Disquisitio quaestionis academicae de discrimine sexuali jam in seminibus plantarum dioicarum apparente*. Tubingae.
- BAAR, HENRYK, 1913: Zur Anatomie und Keimungsphysiologie heteromorpher Samen von *Chenopodium album* und *Atriplex nitens*. *Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturw. Klasse*, 122.
- BARANOW, P., 1927: Zur Morphologie und Embryologie der Weinrebe. I. Zwitterige und typische weibliche Blüte. *Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch.* 45, 97.
- BARTLETT, H. H., 1911: Gynodiöcism in *Plantago lanceolata*. *Rhodora* 13, 199.
- , 1913: Sex forms in *Plantago lanceolata*. *Rhodora* 15, 173.
- BATESON, W., 1904: Address to the Zoolog. Sect. British Assoc. f. the Adv. of Sc. Cambridge.
- , SAUNDERS, E. R. und PUNNETT, R. C., 1905: Rep. to the Evolut. Committ. of the Royal Soc. II, S. 91.
- , 1909: *Mendels principles of heredity*. Cambridge.
- , and GAIRDNER, A. E., 1921: Male-sterility in flax, subject to two types of segregation. *Journ. of Genet.* 11, 269.
- BAUR, E., 1911: *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre*. Berlin.
- , 1912: Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung bei *Melandrium album*. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgslehre*, VIII, S. 334.
- , 1922: *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre*, 5./6. Aufl. Berlin.
- , 1924: Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. *Bibl. Genet.* 4.
- BĚLAŘ, K., 1924: Neuere Untersuchungen über Geschlechtschromosomen bei Pflanzen. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre*, 35, 172.
- , 1925: Der Chromosomenbestand der *Melandrium*-Zwitter. *Zeitschr. f. Ind. Abst.- u. Vererbgslehre*, 39, 184.
- BERNÁTSKY, J., 1914: *Asparagoideae*, in *d. Lebensgesch. d. Blütenpfl. Mitteleuropas*, Lief. 21. Stuttgart.
- BERNATZKI, L., 1924: Spezifische Reaktion auf Geschlechtskennzeichen pflanzlicher und tierischer Gewebe. *Mitt. d. Landw. Institut. Kamenetz-Podilskyi*.
- BITTER, G., 1909: Zur Frage der Geschlechtsbestimmung von *Mercurialis annua* durch Isolation weiblicher Pflanzen. *Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch.*, XXVII, S. 120.
- BLACKBURN, K. B., 1923: Sex chromosomes in plants. *Nature* CXII, 687.
- , 1924: The cytological aspects of the determination of sex in the dioecious forms of *Lychnis*. *Brit. Journ. Exper. Biol.* I, S. 413.

- BLAKESLEE, A. F., 1906: Differentiation of sex in thallus, gametophyte and sporophyte. *Botan. Gaz.* **42**, 161.
- , 1908: Sexual condition in *Fegatella*. *Botan. Gaz.* **46**, 384.
- BLARINGHEM, L., 1922: Sur l'hérédité du sexe chez la Lychnide dioïque (*Lychnis vespertina* Sibth.) *Comptes rend. Acad. Paris*, **174**.
- , 1924: Sur le dimorphisme sexuel des fleurs et la variabilité spécifique. *Bull. Soc. Bot. France* **265**.
- \*BONNET, 1890: Note ed osservazione botaniche. *Decur. second. Genova*.
- BOODLE, L. A., 1906: The monoecism of *Funaria hygrometrica* Sibth. *Ann. of Bot.* **20**, 293.
- \*BORDAGE, E., 1898: Variation de la sexualité chez les végétaux. *Rev. scientif.* **4. Ser.** **10**, 151.
- BÖRNER, C., 1924: Zur Theorie der Geschlechtsvererbung. Eine Arbeitshypothese. *Abh. Nat. Ver. Brem.* **25**, 482.
- BORNHAGEN, H., 1926: Die Regeneration (Aposporie) des Sporophyten von *Anthoceros laevis*. *Biol. Zentr.-Bl.* Bd. **46**, 578.
- BRAUN, A., 1853: Das Individuum der Pflanze. *Abh. d. Königl. Akad. d. Wiss. Berlin*.
- BREDEMANN, G., 1927: Beiträge zur Hanfzüchtung. III. Weitere Versuche über Züchtung auf Fasergehalt. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung* **12**, 259.
- BRIOSI, G. e TOGNINI, F., 1894: Intorno alla anatomia della Canapa (*Cannabis sativa*). *Atti dell'Istit. Bot. di Pavia. Ser. II, Vol. III*.
- BUCHTIEN, O., 1887: Entwicklungsgeschichte des Prothallium von *Equisetum*. *Biblioth. Botan.*, Heft 8.
- BURGEFF, H. und SEYBOLD, A., 1927: Zur Frage der biochemischen Unterscheidung der Geschlechter. *Zeitschr. f. Botan.* **19**, 497.
- CASPARY, R., 1879: Über erbliche Knollen- und Laubsprossenbildung an den Wurzeln von Wruken (*Brassica Napus* L.). *Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan.* **12**, 1.
- CASTLE, W. E., 1903: The heredity of sex. *Contrib. Zool. Labor. Mus. Comp. Zool. Harvard College, Bullet.* **40**.
- \*CHITTENDEN, F. J., 1914: The rogue wallflower. *Journ. of Botan.* **52**, 265.
- CHITTENDEN, R. J. and PELLEW, 1927: A suggested interpretation in certain cases of anisogony. *Nature*, Jan. 1.
- \*COLLINS, E. J., 1924: Sex conditions in *Silene nutans*. *Minutes of the Linnean Soc. Gen. Meet.* 7<sup>th</sup> Febr.
- CORRENS, C., 1899: Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. *Jena*.
- , 1903: Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale und der Mosaikbildung der Bastarde. *Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch.* **21**, 196. (Ges. Abh. 341.)
- , 1904: Experimentelle Untersuchungen über die Gynodiöcie. *Ebdort* **22**, 506. (Ges. Abh. 397.)
- , 1905a: MENDELS Brief an C. NÄGELI. *Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-phys. Kl. XXXIX, III.* (Ges. Abh. 1233.)
- , 1905b: Weitere Untersuchungen über die Gynodiöcie. *Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch.* **23**, 452. (Ges. Abh. 453.)
- , 1906: Ein Vererbungsversuch mit *Dimorphotheca pluvialis*. *Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch.* **24**, 152. (Ges. Abh. 484.)
- , 1907a: Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflussbarkeit. *Jahrb. f. wissensch. Bot.* **45**, 124. (Ges. Abh. 513.)
- , 1907b: Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes, nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. *Berlin*.
- , 1908a: Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflussbarkeit. *Jahrb. f. wissensch. Bot.* **25**, 661. (Ges. Abh. 564.)
- , 1908b: Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiöcischen Pflanzen. *Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch.* **26a**, 686. (Ges. Abh. 598.)
- , 1913: Geschlechterverteilung und Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. *Handwörterbuch d. Naturw.* **4**, 975. (Ges. Abh. 703.)
- , 1916a: Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. *Biol. Centralbl.* **36**, 12. (Ges. Abh. 785.)
- , 1916b: Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten. *Sitzb. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wissensch.* **448**. (Ges. Abh. 822.)
- , 1917: Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. *Sitzb. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wissensch.* **685**. (Ges. Abh. 849.)
- , 1918a: Zur Kenntnis einfacher mendelnder Bastarde. *Ibid.* S. 221. (Ges. Abh. 880.)
- , 1918b: Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. *Ibid.* X, 1175. (Ges. Abh. 925.)
- , 1919: Die Absterbeordnung der beiden Geschlechter einer getrenntgeschlechtigen Doldenpflanze (*Trinia glauca*). *Biol. Zentrbl.* **39**, 105. (Ges. Abh. 950.)

- CORRENS, C., 1920a: Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtiger Pflanzen. Zeitschr. f. Botanik **12**, 49. (Ges. Abh. 1051.)
- , 1920b: Pathologie und Vererbung bei Pflanzen und einige Schlüsse daraus für die vergleichende Pathologie. Medizinische Klinik **16**, 364. (Ges. Abh. 1060.)
- , 1921a: Versuche bei Pflanzen das Geschlechtsverhältnis zu verschieben. Hereditas **2**, 1. (Ges. Abh. 1088.)
- , 1921b: Zweite Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzb. d. Preuß. Akad. d. Wissensch. **330**. (Ges. Abh. 1109.)
- , 1922a: Alkohol und Zahlenverhältnis der Geschlechter bei einer getrenntgeschlechtigen Pflanze (Melandrium). Naturwissenschaften X, 1049. (Ges. Abh. 1162.)
- , 1922b: Geschlechtsbestimmung und Zahlenverhältnis der Geschlechter beim Sauerampfer (*Rumex Acetosa*). Biol. Zentralbl. **42**, 465. (Ges. Abh. 1167.)
- , 1924: Über den Einfluß des Alters der Keimzellen. I. Dritte Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzb. d. Preuß. Akad. d. Wissenschaft **70**.
- , 1925: Untersuchungen über polygame Blütenpflanzen. I. *Silene Roemerii*, Friv., *ibid.* **227**.
- , 1926: Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei höheren Pflanzen. Zeitschr. f. Ind. Abst. u. Vererbgs. **41**, 5.
- , 1927: Der Unterschied in der Keimungsgeschwindigkeit der Männchensamen und Weibchensamen bei *Melandrium*. Hereditas **9**, 33.
- CORRENS, C. und GOLDSCHMIDT, R., 1913: Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin.
- CZAJA, A. Th., 1921: Über Befruchtung, Bastardierung und Geschlechtertrennung bei Prothallien homosporer Farne. Zeitschr. f. Botan. **13**, 545.
- , 1924: Zur Frage der habituellen Diöcie bei *Onoclea Struthiopteris* Hoffm. Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch. XLII, S. 300.
- DAVEY, A. J. und GIBSON, C. M., 1916/17: On the distribution of monoecious plants and the occurrence of hermaphrodite flowers in *Myrica Gale*, with observations of variations of sex. Proc. Linn. Soc. London, 6.
- DARWIN, Ch., 1877: The different forms of flowers on plants of the same species. London, J. Murray.
- \*DEWITZ, J., 1908: Die wasserstoffsperoxydzersetzende Fähigkeit der männlichen und weiblichen Schmetterlingspuppen. Zentralbl. f. Physiol. **22**, 145.
- DÖPP, W., 1927: Untersuchungen über die Entwicklung von Prothallien einheimischer Polyodiaceen. Pflanzenforschung, Heft 8.
- \*DOUIN, C., 1909: Nouvelles observations sur *Sphaerocarpus*. Rev. Bryol. XXXVI, S. 37—41.
- \*DOUIN, C. et DOUIN, R., 1917: Notes sur les *Sphaerocarpus*. Rev. Gener. Botan. XXIX, S. 129—136.
- DÜSING, C., 1884: Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses. Jenaer Zeitschr. f. Naturw. **17**, N. F. **10**.
- EMERSON, R., 1924: A genetic view of sex expression in the flowering plants. Science, **49**, 176.
- ERNST, A., 1924: Über Vererbung und Bedeutung der Heterostylie. Verhandl. d. Schweiz. Naturf.-Gesellsch. 105. Jahresvers. Luzern II, S. 174.
- , 1925: Über Vererbung mit Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch. Vierteljahrsschr. d. Naturf.-Gesellsch. Zürich **70**, 157.
- ERRERA, L. et GEVAERT, G., 1878: Sur la structure et les modes de féconation des fleurs. Bull. Soc. Roy. de Bot. de Belgique **17**.
- FIGDOR, W., 1911: Übergangsbildungen von Pollen- zu Fruchtblättern beim *Humulus japonicus* Sieb. et Zucc. und deren Ursachen. Sitzb. Kais. Akad. d. Wissensch. Wien, math. naturw. Klasse, LXX, I, S. 1.
- FISCH, C., 1887: Über Zahlenverhältnisse der Geschlechter beim Hanf. Ber. d. Deutsch-Botan. Gesellsch. **5**, 136.
- FLEISCHER, M., 1920: Über die Entwicklung der Zwergmännchen aus sexuell differenzierten Sporen bei den Laubmoosen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., XXXVIII, S. 84.
- FORSBERG, G. E., 1988: Über die Geschlechterverteilung bei *Juniperus communis*. Bot. Centralbl. **33**, 91.
- GÄRTNER, C. Fr., 1849: Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart.
- GATES, R. R., 1926: Polyploidy and sex chromosomes. Nature **117**, 234.
- GILLIS, M. C., 1926: A genetical study of the fertility of the lateral florets of the barley spike. Journ. Agric. Research, **32**, 367.
- GILLOT, P., 1924a: Remarques sur le déterminisme du sexe chez *Mercurialis annua*. C. R. Acad. Paris **178**, 1995.
- , 1924b: Observations sur le polymorphisme floral du *Mercurialis annua* L. Bull. Soc. Bot. de France **61**, 684.

- GIROU DE BUZAREINGUES, C., 1828: Expériences sur la Génération des Plantes. Ann. d. sc. nat. **16**, 140.
- GIROU DE BUZAREINGUES, C., 1831: Suites des Expériences sur la Génération des Plantes. Ann. Sc. Natur. **24**, 138.
- , 1833: Expériences sur la Génération des Plantes. Ebenda **30**, 398.
- GOEBEL, K., 1885: Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. XVII, S. 246.
- , 1898: Organographie der Pflanzen. Jena.
- , 1910: Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Centralbl. **30**, 657.
- , 1913 u. f.: Organographie der Pflanzen, 2. Aufl. I.: Allgemeine Organographie 1913; II<sub>1</sub>: Bryophyten 1915; II<sub>2</sub>: Pteridophyten 1918.
- \*GOW, J. E., 1913: Observations on the morphology of the aroids. Botan. Gaz. **56**, 127.
- GOLDSCHMIDT, R., 1912a: Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. 1. Untersuchungen über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. VII, S. 1.
- , 1912b: Bemerkungen zur Vererbung des Geschlechtsdimorphismus. Ibid. VIII, S. 79.
- , 1927: Physiologische Theorie der Vererbung. Berlin.
- GOLDSCHMIDT, R. and MINAMI, S., 1923: Über die Vererbung sekundärer Geschlechtscharaktere. Studia Mendeliana.
- GRÄBNER, P., 1908: Hydrocharitaceae, in Kirchner, Loew, und Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart.
- GREGUSS, P., 1925: Die Sporenverschiedenheit der Musci. Botan. Archiv. XII. Bd., S. 473.
- \*GREGUSS, P. A., 1926: Die Größe der Hanfsamen und ihr Geschlechtscharakter. Magyar. \*GRÜNBERG, O., 1924: Wratschab Gazeta Nr. 5. Akad. mat. Term. Ert. **43**, 415.
- \*HABERLANDT, F., 1869: Wiener landwirt. Zeitung Nr. 3.
- HABERLANDT, F., 1877: Welche Einflüsse bedingen das Geschlecht der Hanfpflanzen? Frühling landw. Ztg. 881.
- HARMS, H., 1918: Über die Geschlechtsverteilung bei *Dryas octopetala* L. nach Beobachtungen im Kgl. Botan. Garten Berlin-Dahlem. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. **36**, 292.
- HARRISON, J. W., HESLOP, 1924: Sex in the Salicaceae and its modification by Eriophid mites and other influences. Brit. Journ. Exp. Biol. **1**, 445.
- , 1920a: Heterochromosomes and polyploidy. Nature **117**, 50.
- , 1926b: Polyploidy and sex chromosomes. Nature **117**, 270.
- HAUPT, A. W., 1926: Morphology of *Preissia quadrata*. Botan. Gaz. **82**, 30.
- \*HEDRIK and ANTHONY, 1915: Inheritance of certain characters of grapes. Journ. agric. research, IV.
- HEINRICHER, E., 1908: Über Androdioecie und Andromonöcie bei *Lilium croceum* Chaix und die systematischen Merkmale dieser Art. Flora **98**, 363.
- , 1911: Über die Geschlechtsverhältnisse des *Lilium croceum* Chaix auf Grund mehrjähriger Kulturen. Flora **103**, 59.
- , 1914: Untersuchungen über *Lilium bulbiferum* L., *Lilium croceum* Chaix und den gezüchteten Bastard *Lilium* sp. ♀ × *Lilium croceum* Chaix ♂. Sitzb. Kais. Akad. Wien, Math.-naturw. Klasse **123**.
- HEITZ, E., 1925a: Unregelmäßigkeiten bei der Reduktionsteilung von *Melandrium album*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. XLIII, S. 77.
- , 1925b: Beitrag zur Cytologie von *Melandrium*. Arch. f. wiss. Botan. I, 241.
- HERIBERT-NILSSON, NILS, 1918: Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. Lunds Universitets Arsskrift, N. F. Avd. 2, XIV, Nr. 28.
- , 1920: Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. Hereditas I, S. 41.
- HERTWIG, G. und P., 1922: Die Vererbung des Hermaphroditismus bei *Melandrium*. Ein Beitrag zur Frage der Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl., XXVIII, S. 259.
- HERTWIG, R., 1912: Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Centralbl. **22**, 1.
- HEYER, FR., 1884: Untersuchungen über das Verhältnis des Geschlechts bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen. Ber. d. Landw. Instit. d. Univ. Halle, Heft V.
- , 1886: Das Zahlenverhältnis der Geschlechter. Deutsch. Landw. Presse **13**, 163.
- HIRATA, KENJI, 1925: Sex reversal in hemp. Journ. Soc. Agric. and Forest, XVI, S. 37.
- , 1927: On the sex determination in hemp, *Cannabis sativa*, L. Journ. Soc. Agric. and Forestry **19**, Nr. 82, Sapporo.
- HOFFMANN, H., 1871: Zur Geschlechtsbestimmung. Botan. Zeitung **29**, Sp. 81.
- HOLUBY, J. L., 1878: *Cannabis sativa* monoica, „Sverepa Konopa“ der Slovaken. Österr. Bot. Zeitschr. **28**, 367.

- \*HY, 1881: Sur un cas de polygamie observé dans la Bryone commune. Mém. Soc. d'Agricult., Science et Arts d'Angers.
- ICHIJIMA, K., 1926: Cytological and genetic studies on *Fragaria*. Genetics **11**, 590.
- ILTIS, H., 1911: Über einige bei *Zea Mays* beobachtete Atavismen, ihre Verursachung durch den Maisbrand, *Ustilago Maydis* D. C. (Corda) und über die Stellung der Gattung *Zea* im System. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. **5**, 1.
- IRMSCHER, E., 1924: Über eine Abänderung des Zahlenverhältnisses zwischen männlichen und weiblichen Blüten bei der monöcischen *Begonia Wallichiana*. Mitt. a. d. Inst. f. allg. Botan. in Hamburg, VI, S. 149.
- JANCHEN, E., 1923: Das Verhalten der Geschlechtsfaktoren bei der Embryosackbildung der Blütenpflanzen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl., XXXI, S. 261.
- JANZEN, P., 1912: Die Jugendformen der Laubmoose und ihre Kultur. 35. Ber. d. Westpreuß. Bot.-Zool. Vereins.
- JOERGENSEN, C. A., 1927: Chromosomes and sex in *Vallisneria*. Journ. of Genet. **18**, 63.
- JOYET-LAVERGNE, Ph., 1926: Sur les différences des potentiels d'oxydation réduction dans les spores d'une Prêle: *Equisetum arvense*. Comptes rend. Acad. Paris **182**, 980.
- , 1926: L'heterogamie des spores des Prêles et les caractères de sexualisation du cytoplasma. Comptes rend. Acad. Paris **182**, 1555.
- , 1927: Sur les caractères physico-chimiques de la sexualité dans les spores de *Equisetum maximum*, C. R., Soc. de biologie **116**, 1217.
- KERNER, A. VON, 1890, 1891: Pflanzenleben. Leipzig.
- KIHARA, HITOSHI, 1925: Chromosomes of *Rumex acetosella*, L. Bot. Mag. Tokyo **39**, 353. (Jap. mit kurzer engl. Zusammenfassung.)
- , 1926: Über die Chromosomenverhältnisse bei *Fragaria elatior*. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. **41**, 41.
- , 1927: Über das Verhalten der „end to end“ gebundenen Chromosomen von *Rumex acetosella* und *Oenothera biennis* während der heterotypischen Kernteilung. Jahrb. f. wissenschaft. Botan. **66**, 429.
- KIHARA, HITOSHI, and ONO, TOMOWO, 1923: Cytological studies in *Rumex*, I., II., Bot. Mag. Tokyo, XXXVII.
- , 1926: Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der *Rumex*-Arten. Planta **4**, 473.
- KLEBS, G., 1905: Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wissenschaft. Botanik **42**, 153.
- , 1916/17: Zur Entwicklungsphysiologie der Farnprothallien, I—III. Sitzber. d. Heidelberger Akad. math.-nat. Klasse.
- \*KNIGHT, Th. A., 1819: Upon the effects of very high Temperature etc. Transact. Hort. Soc. London, III. 459. Read Decemb. 7., 1819.
- LEWITSKY, G. A., 1925: On natural and voluntary changes in the flowers of *Veratrum nigrum* L. Bull. Applied Botany and Plant-Breeding, **14**, 108.
- LILIENFELD, FL., 1921: Die Resultate einiger Bestäubungen mit verschiedenaltigem Pollen bei *Cannabis sativa*. Biol. Centralbl. XLI, S. 296.
- \*LILLO, M., 1924: Un cambio curiosa de sexualidad. Darwinia **1**.
- LIMPRICHT, G., Die Laubmoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. I 1890, II 1895, III 1904.
- LOEW, E., 1889: Die Veränderlichkeit der Bestäubungseinrichtungen bei Pflanzen derselben Art. Humboldt **8**, 178, 214.
- LORBEER, G., 1927: Untersuchungen über Reduktionsteilung und Geschlechtsbestimmung bei Lebermoosen. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **44**, 1.
- \*MAC ALLISTER, D., 1916: The morphology of *Thallicarpus Curtisii*. Bull. Torr. Bot. Club **43**.
- MC PHEE, HUGH, 1924: Influence of environment on sex in hemp. Journ. Agric. Research. **28**, 1067.
- , 1925: The genetics of sex in hemp. Journ. Agric. Research. **31**, 935.
- MÄCKEL, H. G., 1924: Zur Kenntnis der späteren Entwicklungsstadien der Prothallien von *Equisetum arvense*. Beihefte z. Repert. spec. nov. reg. veget. Bd. XXVIII, S. 1.
- MAEKAWA, TOKUJIRO, 1924: On the phenomena of sex-transition in *Arisaema japonica* Bl. Journ. Coll. Agr. Hokkaido Imp. Univ., Vol. XIII, Part 3.
- \*MANOILOFF, E. O., 1924: Über eine chemische Reaktion bei der Geschlechtsbestimmung der zweihäusigen Pflanzen. Bull. Appl. Botany and Plantbr., **13**, (1922/23) 503.
- , 1924: Weitere Erfahrungen über meine Blutreaktion zur Geschlechtsbestimmung bei Menschen, Tieren und durch Chlorophyll bei Pflanzen. Münch. Med. Wochenschrift **71**, 1784.
- MARCHAL, EL. und EM., 1906: Recherches expérimental sur la sexualité des spores chez les mousses dioïque. Mém. Acad. roy. de Belgique (classe d. sciences) 2<sup>me</sup> sé. **1**, 50.
- , 1907: Aposporie et sexualité chez les mousses. I. Bullet. de l'Academ. roy. d. Belgie, 765.
- , 1909: Aposporie et sexualité chez les mousses, II. Ibid. 1249.

- MARCHAL, EL. und EM., 1911: Aposporie et sexualité chez les mousses, III. Ibid. 750.
- MARSCHALL, C. C., 1925: Differentiation of sporangia in *Marsilia quadrifolia*. Bot. Gaz. LXXIX, 92.
- MEURMAN, OLAVI, 1925: The chromosome behaviour of some dioecious plants and their relatives with special reference to the sex chromosomes. Soc. Scient. Fennic. Comment. Biolog. II, 3.
- MILDE, J., 1865: Andeutung von Dimorphismus bei den Laubmoosen. Bot. Ztg. 388.
- MOHL, H. VON, 1836: Beobachtungen über die Umwandlung von Antheren in Carpelle. In Ges. Schriften, Tübingen 1845, 28.
- , 1863: Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten. Bot. Zeitg., 21, 309.
- MOLISCH, H., 1926: Im Lande der aufgehenden Sonne.
- MOLLIARD, M., 1895: Recherches sur les cecidies florales. Ann. d. sc. natur. Bot. 8, Ser. I.
- , 1896: Sur la formation du pollen dans les ovules du *Petunia hybrida*. Rev. gén. de Bot. 8, 49.
- \*—, 1898: De l'hermaphroditisme chez la Mercuriale et le Chanvre. Rev. génér. de Bot. 10, 324.
- MORGAN, Th. H., 1926: The theory of the gene. New Haven, Yale University press.
- MORGAN, STURTEVANT, MULLER and BRIDGES, 1915: The mechanism of Mendelian heredity. New York.
- MÜLLER, K.: Die Lebermoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. I 1906—1911, II 1913—1916.
- MÜLLER-THURGAU, H. und KOBEL, F., 1924: Kreuzungsergebnisse bei Reben. Landwirtschaftl. Jahrb. d. Schweiz, 38, 499.
- MUNERATI, M., 1924: Contribution a l'étude de l'apparition du sexe chez les plantes dioiques. Comptes rend. Acad. Paris 179, 1200.
- MUTH, FR., 1913: Die Züchtung im Weinbau. Übersicht. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, 1, 347.
- NAGAI, J., 1914: Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien. Flora, N. F. 6, 281.
- , 1926: Studies on the mutations in *Oryza sativa* L. I—IV. Japan. Journ. of Bot. 3, 25.
- \*NEMEC, B., 1898: Über den Pollen der petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis*. Bull. intern. de l'Acad. des science de Bohême.
- , 1923: Über die Nachkommen einer weiblichen Pyramidenpappel. Studia Mendeliana, 172.
- \*NOHARA, SIGEROKU, 1923: Genetic Studies on *Spinacia*. Jap. Journ. of Botany 1, 111.
- NOLL, FR., Botan. Zeitg., 1907, II. Abt., Sp. 395.
- , 1907: Versuche über die Geschlechtsbestimmung bei diöcischen Pflanzen. Sitzb. d. Niederrh. Gesellsch.
- ONO, TOMOWO, 1926: Größenverhältnis der Geschlechtschromosomen bei *Rumex Acetosa*. Science Reports of the Tohoku Imper. Univ. IV. Ser. Biology, Vol. II, 159.
- OSTENFELD, C. H., 1923: Genetic Studies in *Polemonium coeruleum*. Hereditas IV, S. 17.
- OVERTON, J. G., 1904: Über Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 22, 274.
- PELLEW, C., 1917: Types of Segregation. Journ. of Genetics 6, 317.
- \*PICKETT, F. L., 1918: A contribution to our knowledge of *Arisaema triphyllum*. Mem. Torrey Bot. Club 16, 101.
- \*PORTERFIELD, W. M., 1924: Sexual dimorphism and leaf variation in *Ginkgo biloba* L. China Journ. Sci. a. Arts 2, 255.
- PRANTL, K., 1881: Beobachtungen über die Ernährung der Farnprothallien und die Verteilung der Sexualorgane. Botan. Ztg. 39.
- PRINGSHEIM, E. G., 1924: Physiologische Studien an Moosen, 2. Mitt. Die sterile und die fertile Form von *Leptobryum piriforme* (L.) Schpr. Jahrb. f. wiss. Botan. 63, 159.
- \*PRITCHARD, F., 1916: Change of sex in hemp. Journ. Heredity, 325.
- PUNNET, R. C. and BATESON, W., 1908: The heredity of sex. Science 27, 785.
- RAINIO, A. J., 1927: Über die Intersexualität bei der Gattung *Salix*. Annales Soc. Zool.-Botan. Fennicae. Vanamo.
- RASMUSON, HANS, 1916: Kreuzungsuntersuchungen bei Reben. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgslehre, XVII. 1.
- \*RATHAY, E., 1888: Die Geschlechtsverhältnisse der Reben und ihre Bedeutung für den Weinbau. Wien.
- RAUNKIAER, C., 1905: Om talforholdene mellem kønnene hos tvebo planter og om talforholdet mellem hunlige og tvekønnede individeri afkommet af hunplanter og tvekønnede planter hos gynodioecister. Botan. Tidskr. XXVI, S. LXXXVI.
- , 1906: Sur la transmission par hérédité dans les espèces hétéromorphes. Acad. Roy. d. Sciences et des Lettres de Danemark. Bull. de l'année 1906, Nr. 1.
- , 1918: Über die verhältnismäßige Anzahl männlicher und weiblicher Individuen bei *Rumex thyrsiflorus* Fingerh. Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Meddels. I, 7. Kopenhagen.

- RICHARDSON, C. W., 1914: A preliminary note on the genetics of *Fragaria*. Journ. of Genet. 3, S. 171.
- , 1923: Notes on *Fragaria*. Journ. of Genetics 13, 147.
- RIEDE, W., 1922: Die Abhängigkeit des Geschlechtes von den Außenbedingungen. Flora, N. F. 115, 259.
- , 1925: Beiträge zum Geschlechts- und Anpassungsproblem. Flora, N. F. XVIII u. XIX, 421.
- \*ROBBINS, W. W. und JONES, H. A., 1925: Secondary sex characters in *Asparagus officinalis* L. Hilgardia 1, 183.
- ROLFE, R. A., 1891: On the sexual forms of *Catsetum*, with special reference to the researches of Darwin and others. Journ. Linn. Soc. Botan. 206.
- \*ROZE, 1888: *L'Ustilago Caricis* Fuckel aux environs de Paris. Bull. soc. botan. de France, 35, 277.
- SALAMAN, R. N. und J. W. LESLEY 1922: Genetic studies in potatoes sterility. Journ. agric. science 12, 31.
- SANDT, W., 1921: Beiträge zur Kenntnis der Begoniaceen. Flora, N. F., XIV., S. 329.
- SANTOS, J. K., 1923: Differentiation among chromosomes in *Elodea*. Bot. Gaz. LXXV, S. 42.
- SATINA, S. und DEMEREC, M., 1925: Manoilovs reaction for identification of the sexes. Science 62, 225.
- SATINA, S., und BLAKENSLEE, A. F., 1926: Biochemical differences between sexes in green plants. Proceed. Nat. Acad. of. Sc. 12, 191, 197.
- \*SCHACKE, M. A., 1919: A chromosome difference between the sexes of *Sphaerocarpos texanus*. Science, N. Ser. 49, S. 218.
- \*SCHAFFNER, J. H., 1918: The expression of sexual dimorphism in heterosporous Sporophytes. Ohio Journ. Sci. 18, 101.
- \*—, 1919: Complete reversal of sex in hemp. Science (N. S.) 50, 311.
- , 1921a: Influence of environment on sexual expression in hem. Bot. Gaz. 71, 197.
- , 1921b: Reversal of the sexual state in certain types of monoecious inflorescences. Ohio Journ. Sci. 21, 185.
- \*—, 1922: Control of the sexual state in *Arisaema triphyllum* and *Arisaema dracontium*. Americ. Journ. Botany, Vol. IX.
- \*—, 1925: The influence of the substratum on the percentage of sex reversal in winter-grown hemp. Ohio Journ. Sci. 25, 172.
- \*—, 1926: Experiments with various plants to produce change of sex in the individual. Bull. Torvey Bot. Club 52, 37.
- , 1927: Sex and sex-determination in the light of observations and experiments in dioecious plants. Amer. Natur. 61, 319.
- SCHELLENBERG, G., 1919: Über die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten. Beihefte z. Botan. Centralblatt.
- \*SCHMIDT, JOHS., 1917: On the aroma in plants raised by crossing. C. R. Labor. Carlsberg, 11, 330.
- \*—, 1920: The genetic behaviour of a secondary sexual character. Compt. rend. Labor. Carlsberg 14, Nr. 8.
- SCHRATZ, E., 1926: Zur Frage der Geschlechtsdiagnose auf Grund chemischer Reaktionen. Biol. Zentralbl. 46, 727.
- \*SCHRÖTER, C., 1887: Sur l'existence de deux formes sexuellement différenciées chez le *Scirpus caespitosus*. Bibl. univ., Archives des scienc. phys. et natur. III. Pér. 18, 419.
- SCHRÖTER, C. und KIRCHNER, O., 1908: *Taxus*, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, 1, 60.
- SCHULTZE, O., 1903: Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. 63, 197.
- SCHULZ, A., 1888: Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. I. Bibl. Botan. 10.
- , 1890: Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechterverteilung bei den Pflanzen, II. Bibl. Botan. 17.
- , 1892: Beiträge zur Morphologie und Biologie der Blüten, I u. II. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 10, 303 u. 395.
- SCHÜRHOFF, P. N., 1924: Die geschlechtsbegrenzte Vererbung der Kleistogamie bei *Plantago Sect. Novorbis*. Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch. XLII, S. 311.
- , 1925a: Zur Zytologie von *Melandryum*-Zwittern. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 44, 450.
- , 1925b: Das Geschlecht der Pflanze. Arch. d. Pharmaz. Heft 5.
- , 1926: Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart.
- SCHWARZENBACH, M., 1926: Regeneration und Aposporie bei *Anthoceros*. Archiv d. Julius-Klaus-Stiftung, Bd. II, 91.

- SCHWEIZER, J., 1923: Polyploidie und Geschlechterverteilung bei *Splachnum sphaericum* (L. fil.) Swartz. *Flora*, N. F. **116**, 725.
- SEILER, J., 1920: Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. I. Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei *Talaeporia tubulosa* Retz. *Arch. f. Zellforsch.* **XV**, S. 249.
- SERVETTAZ, C., 1913: Recherches expérimentales sur le développement et la nutrition des mousses en milieux stérilisées. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 9<sup>e</sup> série, **XVII**, 111.
- SHARP, LESTER W., 1925: The factorial interpretation of sex-determination. *La Cellule*. **XXXV**, S. 195.
- SHOWALTER, A. M., 1927: Hermaphroditism in a dioicous hepatic. *Proc. Nat. Acad.* **13**, 369.
- SHULL, G. H., 1910: Inheritance of sex in *Lychnis*. *Botan. Gaz.* **LI**, S. 110.
- , 1911: Reversible sex mutants in *Lychnis dioica*. *Botan. Gaz.* **LII**, S. 329.
- , 1914: Sex-limited inheritance in *Lychnis dioica* L. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl.* **XII**, S. 265.
- SINOTO, YOSITO, 1924: On chromosome behavior and sex determination in *Rumex acetosa* L. *Bot. Magaz. Tokyo* **XXXVIII**, S. 153.
- SIRKS, M. J., 1915: Altes und neues über Bestäubung und Befruchtung der höheren Pflanzen. *Naturw. Wochenschr.* N. F. **14**, 729.
- , 1925: Die gynanthere Form des Goldlacks und ihre Vererbung. *Genetica*.
- \*SMITH, G., 1906: *Rhizocephala*, Flora und Fauna des Golfes von Neapel. *Monogr.* **29**.
- , 1910: Studies in the experimental analysis of sex, Nr. 1. On Mendelian Theories of Sex. *Quart. Journ. Micr. Soc.* **50**, 577.
- SOLMS, GRAF H., 1893: *Caricaceae*, in Engler u. Prantl, *Natürl. Pflanzenf.* **VIa**, 95.
- , 1907: *Botan. Zeitg.* **65**, II. Abt. (Sammelref. über *Nepenthes*), Sp. 1.
- SOUVILLE, M. G., 1925: Observations sur le Dimorphisme sexuel du *Mercurialis annua* L. *Rev. Génér. d. Botan.* **37**, 49.
- SPRECHER, A., 1913: Recherches sur la variabilité des sexes chez *Cannabis sativa* L. et *Rumex Acetosa* L. *Ann. des Sc. Nat. Bot.*, 9. série, **XVII**, 255.
- \*STOUT, A. B., 1921: Types of flowers and intersexes in the grape, with reference to fruit-development. *New York St. Techn. Bull.* **82**, 3.
- , 1923: Alternation of sexes and intermittent production of fruit in the spider flowers. *Am. Journ. of. Botan.* **10**, 57.
- STRASBURGER, E., 1900: Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung, *Biol. Centralbl.* **XX**, S. 657.
- , 1909a: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. *Histol. Beitr.* Heft **VII**.
- , 1909b: Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen *Mercurialis annua*-Pflanzen. *Zeitschrift für Botanik*, **I**, S. 507.
- , 1910a: Über geschlechtsbestimmende Ursachen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **XLVIII**, 427.
- , 1910b: Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei *Urticaceen*. *Jahrb. f. wiss. Botanik*, **XLVII**, 245.
- SUGIURA, T., 1927: Some observations of the meiosis of the pollen mother cells of *Carica papaya*, *Myrica rubra*, *Aucuba japonica* and *Beta vulgaris*. *Botan. Magaz.* **41**, 219.
- TISCHLER, G., 1924: Studien über die Kernplasmarelation in Pollenkörnern. *Jahrb. wiss. Bot.* **64**, S. 122.
- , 1925: Ein Beitrag zum Verständnis des Certationsproblems bei *Melandrium*. *Planta*, **I**, S. 332.
- TRESKOW, MAX VON, 1895: *Verhandl. d. Botan. Vereins d. Provinz Brandenburg* **XXXVII**, S. VIII.
- UEBERFELD, M., 1925: Beiträge zur Kenntnis des sexuellen Dimorphismus der *Restionaceen*. *Englers Botan. Jahrb.* **60**, 175.
- UBISCH, G. V., 1922: Abweichungen vom mechanischen Geschlechtsverhältnis bei *Melandrium dioicum*. *Biol. Zentralbl.* **42**, 112.
- UFER, MAX, 1927: Vergleichende Untersuchungen über *Cleome spinosa*, *Cleome gigantea* und ihre Gigas-Formen. *Dissert. Hamburg*.
- USTERI, A., 1907: Studien über *Carica Papaya* L. *Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch.* **25**, 485.
- UENKÜLL-GYLLENBAND, VON, 1901: Phylogenie der Blütenformen und der Geschlechterverteilung bei den Kompositen. *Bibl. Botan.* **52**.
- VALLEAU, W. D., 1916: Inheritance in sex in the grape. *Amer. Natural.*
- , 1918: Sterility in the strawberry. *Journ. Agric. Research*, **XII**, 613.
- , 1923: The inheritance of flower types and fertility in the strawberry. *Am. Journ. Botan.* **X**, S. 259.
- VÖCHTING, H., 1892: Über Transplantation am Pflanzenkörper. *Tübingen*, H. Laupp.
- WALKER, ELDA R., 1921: The gametophytes of *Equisetum laevigatum*. *Bot. Gazette* **71**, 378.

- WETTSTEIN, FRITZ VON, 1920: Künstliche haploide Parthenogenese bei *Vaucheria* und die geschlechtliche Tendenz ihrer Keimzellen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. XXXVIII, 260.
- , 1923: Kreuzungsversuche mit multiploiden Moosrassen. Biol. Zentralbl. XLIII, S. 71.
- , 1924a: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage, I. Zeitschr. f. induct. Abst.- u. Vererbungsl. XXXIII, 1.
- , 1924b: Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Naturwissenschaften, XII, 761.
- WETTSTEIN, R. VON, 1925: Fakultative Parthenogenese beim Hopfen (*Humulus Lupulus*). Flora, N. F. XVIII u. XIX, S. 560.
- WHITE, ORLAND E., 1914: Studies of teratological phenomena in their relation to evolution and the problems of heredity. Am. Journ. of Botan. 1, 23.
- WIEGAND, A., 1874: Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers. I., Anhang. Braunschweig.
- WILLIS, J. C., 1893: On Gynodioecism in the Labiatae. Proceed. Cambridge Philos. Soc. 7, 349.
- , 1895: Gynodioecism in the Labiatae. Ebendort 8, 17.
- , 1895: On Gynodioecism (third paper), with a preliminary note upon the origin of this and similar phenomena. Ebendort 8, 129.
- WILSON, E., 1906: Studies on chromosomes, III, The sexual differences of the chromosome-groups in hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. Journ. Experim. Zoölogy, VII, S. 1.
- , 1910: The chromosomes in relation to the determination of sex. Science Progress, Nr. 16, 570.
- WINKLER, HANS, 1906: Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg, Bd. II, 7. Über Parthenogenese bei *Wickstroemia indica* (L.) C. A. Mey. Annales du Jard. bot. de Buitenzorg, 2<sup>e</sup> Sér., T. V, p. 208.
- WINGE, Ö., 1914: The pollinisation and fertilization process in *Humulus Lupulus* and *H. japonicus*. Compt. rend. Labor. Carlsberg 11.
- , Ö., 1922a: A peculiar mode of inheritance and its cytological explanation. Journ. of Genet. XII, 137.
- , 1922b: One sided masculine and sex-linked inheritance in *Lebistes reticulatus*. Ibid. 145.
- , 1923: On sex-chromosomes, sex determination, and preponderance of females in some dioecious plants. Compt. red. du Labor. Carlsberg XI, 1.
- , 1927a: On a Y-linked gene in *Melandrium*. Hereditas 9, 274.
- , 1927b: Chromosome behaviour in male and female individuals of *Vallisneria spiralis* and *Najas marina*. Journ. of Genet. 18, 99.
- WITTE, HERNFRIED, 1919: Über weibliche Sterilität beim Timotheegrass (*Phleum pratense* L.) und ihre Erblichkeit. Svensk Botanisk Tidskrift, XIII, 23.
- WITTRICK, V. B., 1886: Über die Geschlechterverteilung bei *Acer platanoides* L. und einigen anderen *Acer*-Arten. Bot. Centralbl. 25, 55.
- YAMPOLSKY, C., 1916: Observations on inheritance of sex-ratios in *Mercurialis annua*. Mem. New York. Botan. Gard. VI, S. 60.
- , 1919: Inheritance of sex in *Mercurialis annua*. Am. Journ. Bot. VI, S. 410.
- , 1920a: The occurrence and inheritance of sex intergradation in plants. Am. Journ. Bot. VII, S. 21.
- , 1920b: Sex intergradation in the flowers of *Mercurialis annua*. Am. Journ. Bot. VII, S. 95.
- , 1920c: Further observations on sex in *Mercurialis annua*. Amer. Naturalist LIV, S. 280.
- , 1925a: Die Chromosomen in der männlichen Pflanze von *Mercurialis annua*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. XLIII, S. 241.
- , 1925b: Origin of sex in the phanerogamic flora. Genetica 7, 521.
- , and H., 1924: Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. Biblioth. Genet. III.



