

- Beispielhafter Auszug aus der digitalisierten Fassung im Format PDF -

# Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren 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](http://ViFaBio)) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](http://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 Erbschickels  
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

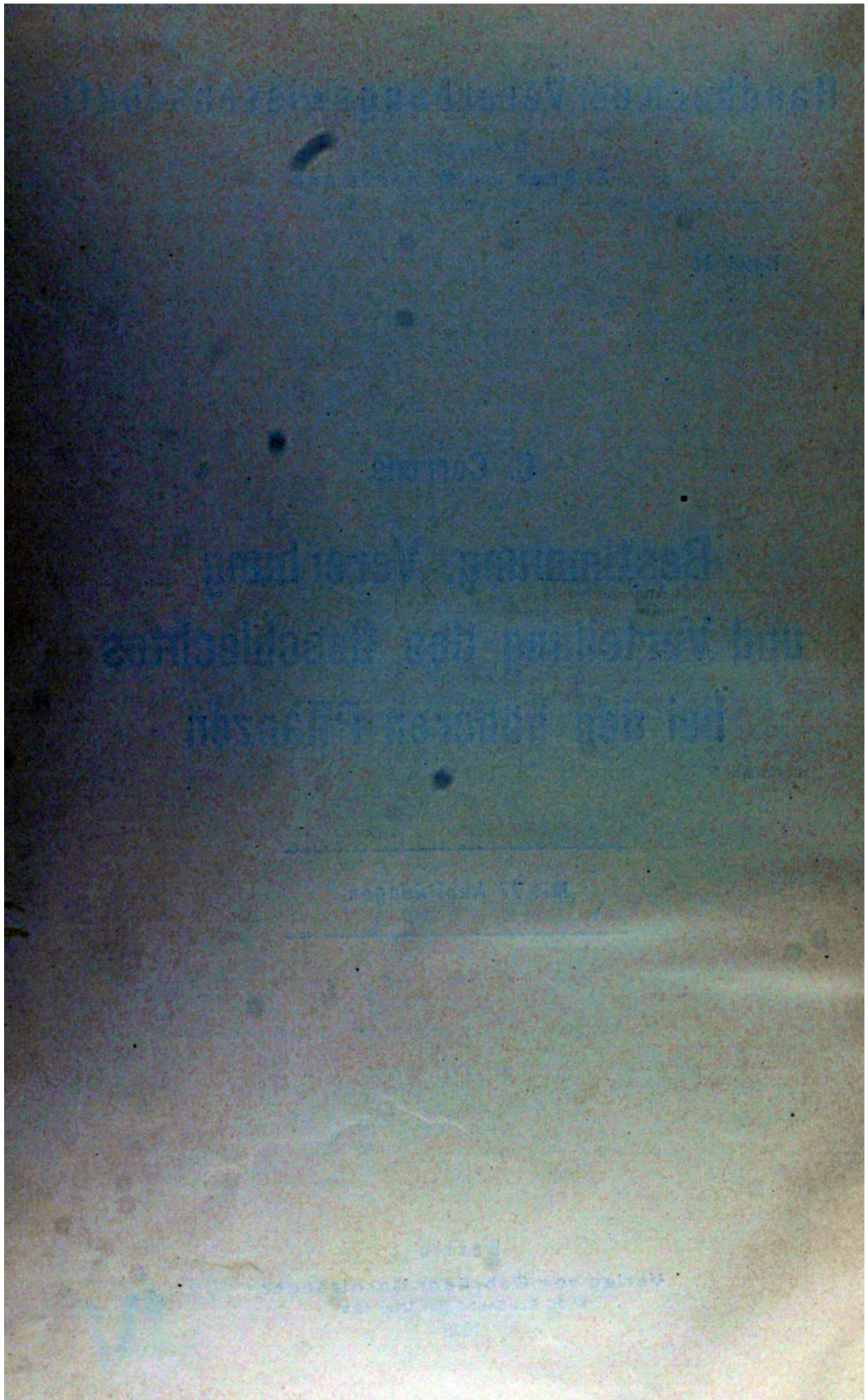
## Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen

---

Mit 77 Abbildungen

---

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



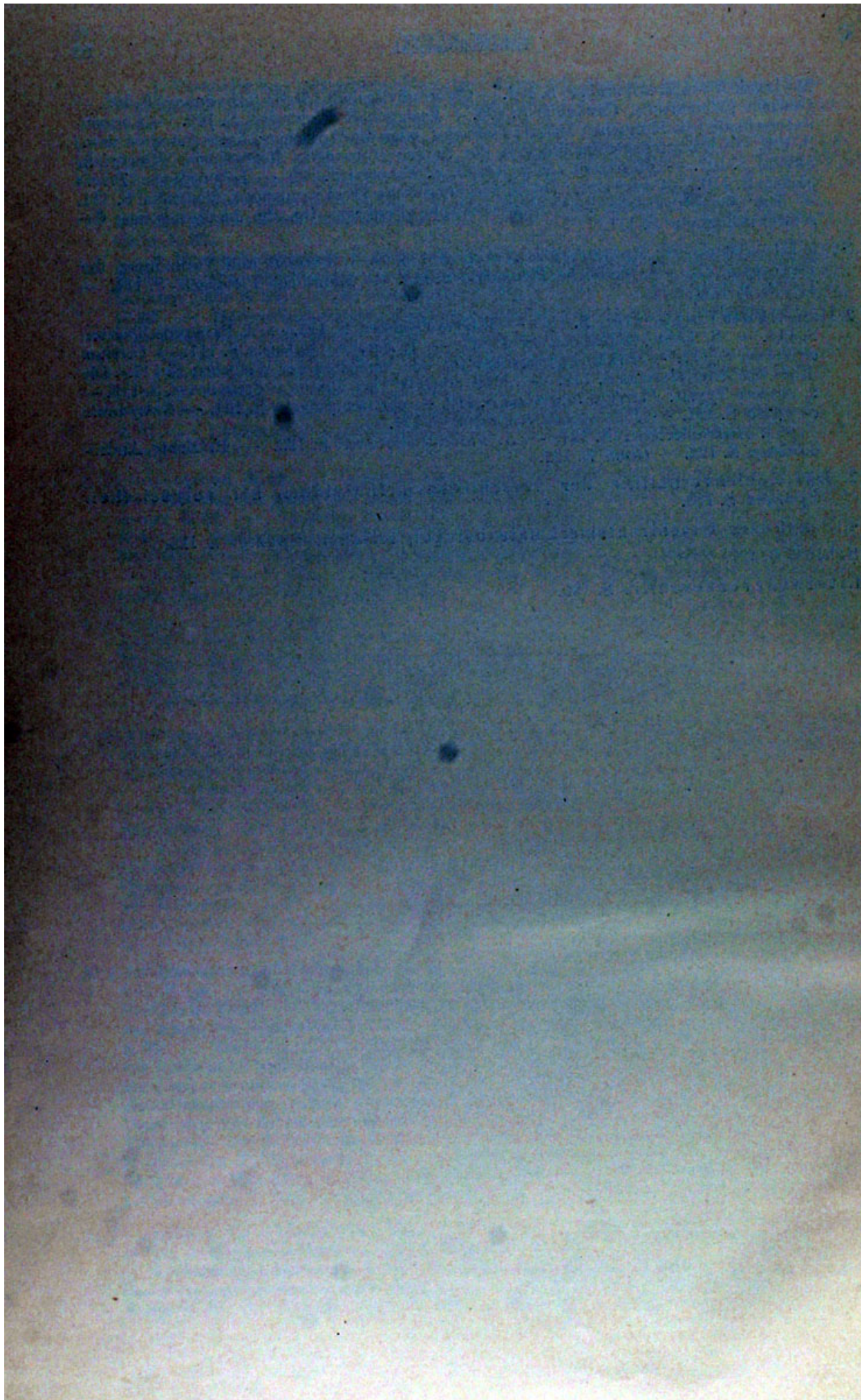
## Inhaltsübersicht

- 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.



... und die nächsten 10 Seiten ...  
... and the next 10 pages ...

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, Androdioëie 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. Subdioëisten

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

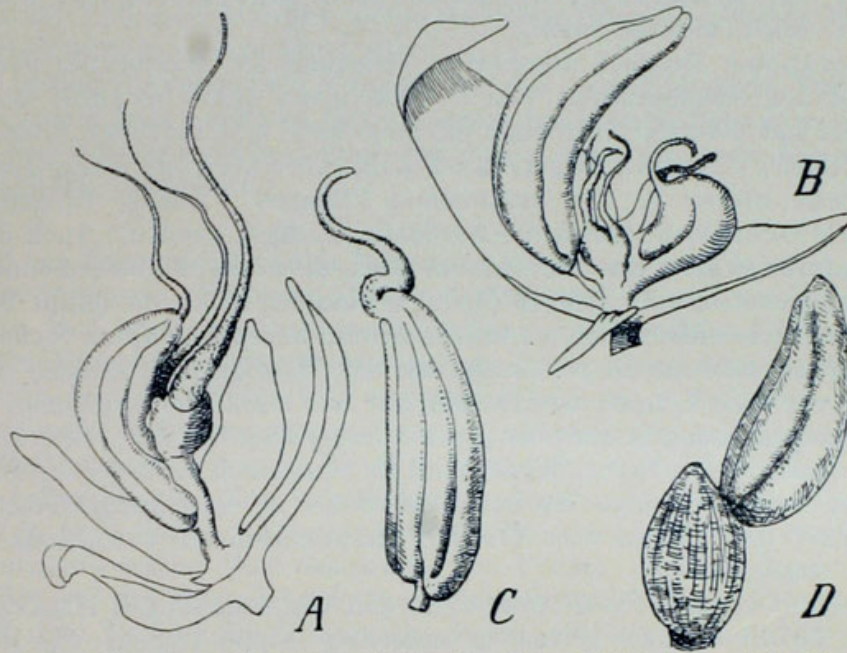


Abb. 56. *Cannabis sativa*. A Blüte mit Staubgefäß, mit Narbe und damit verwachsen ein Fruchtknoten mit zwei Narben. B Blüte mit einem normalen Staubblatt und einer Mittelbildung zwischen Staubblatt und Fruchtknoten. C Anthere mit Narbe. D Fruchtknoten, der seitlich eine Anthere trägt. Etwas vergrößert.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

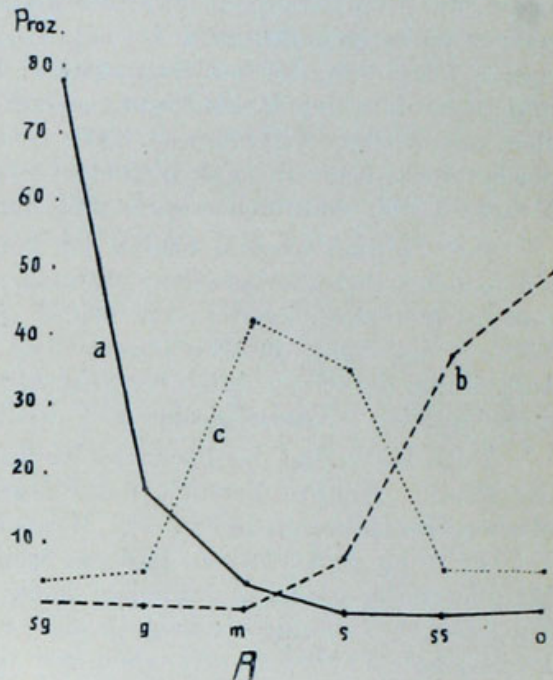


Abb. 57. *Silene Roemerii*. Ansatz der Nachkommen ± männlicher Pflanzen. a Nachkommen einer noch ziemlich stark zwittrigen, b einer stark männlichen, c der Bastarde zwischen den beiden. Auf der Abszissenachse die Ansatzklassen: sehr gut=sg, gut=g, mäßig=m, schlecht=s, sehr schlecht=ss, null=0 aufgetragen;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