Entwicklungsmechanische Betrachtungen über die Differenzierung der Geschlechtsorgane bei den Blütenpflanzen

Von

K. Koriba

Bei rein diözischen Pflanzen ist der Geschlechtsunterschied klar und distinkt. Selbst wenn ein Individuum mit dem Altern, durch Verletzung, oder sonstwie Geschlechtsumkehrung erfährt (STRASBURGER '10; SCHAFFNER '23), bleibt doch die inhärente Tendenz unverändert und mendelt sich in Nachkommen wie üblich.

Auch bei den monözischen und sekundär-zwittrigen Pflanzen scheint es sich mit dem Faktor der Geschlechtsbestimmung ähnlich zu verhalten, wie die Bastardierungsversuche mit nahverwandten diözischen Arten gezeigt haben (CORRENS '07; SHULL '10). Da aber bei ihnen die Geschlechtsverteilung intraindividuell ist, so liegt die Behandlung des Problems meist ausser dem Bereich der genetischen Untersuchung, vielmehr ist hier die äussere Beeinflussung vorherrschend.

Bei den Thallophyten ist sowohl die Fortpflanzungstätigkeit, als auch die Geschlechtsbeeinflussung ziemlich leicht kontrollierbar, wie KLEBS, u. A. es auseinandergesetzt haben (KLEBS '13). Bei den Blütenpflanzen hingegen, wo die Geschlechtsorgane erst nach den komplizierten Wachstumsvorgängen des Sprosssystems ausgebildet werden, in welchem System auch innere korrelative Beziehungen verwickelt in Kraft treten, ist die Beeinflussung sehr mittelbar, und die Wirkungsweise der klimato-edaphischen Faktoren noch nicht sehr deutlich.

Bei den zwittrigen Pflanzen entwickeln sich nun normalweise nach Erreichung des blühreifen Zustandes allmählich die Infloreszenz- und Blütenachsen (KLEBS '18). Jede Blütenachse bildet dann in bestimmter Reihenfolge verschiedene Blumenblätter. Im allgemeinen zeigen diese Glieder zunächst noch die Blattnatur, färben sich dann aber weiss oder bunt und hören endlich auf sich abzuflachen. Mit dem Verschwinden der vegetativen Tendenz tritt gleichzeitig die sexuelle Differenzierung der Organe auf, indem sich die Staub- und Fruchtblätter dicht nebeneinander ausbildet, und zwar das Gynözeum stets in der Mitte des Blütenbodens.

Da der Blütenbau in den meisten Fällen konstant ist, so scheint

es als ob alle Organe vom Anfang an nach einem bestimmten morphologischen Bauplan als solche angelegt wären. In Wirklichkeit aber liegen die Verhältnisse nicht so einfach, wie das mancherlei Umschläge von Organarten durch Insekten (DIELS '13), Pilze (STRASBURGER '00) und sonstige Ursachen gezeigt haben. Die Organanlage ist ganz im Anfang, wie SACHS ('93, S. 227) mit Recht betont hat, ganz neutral. Es handelt sich hier nur um Anlageherde, deren weitere Differenzierung erst allmählich durch Wechselwirkung mit dem Blütenboden sowie untereinander zustandekommt. Dies ist besonders der Fall bei den Hüllblättern und Antheren, während die Fruchtknoten relativ selten solcher Veränderung unterworfen sind.

Wie kommt es aber nun zu einer solchen Differenzierung der Blumenblätter? Das ist nicht leicht zu beantworten. Auf die erste Wachstumsphase, wo sich Zahl und Anordnung der sich hervorwölbenden Höcker bestimmen, wirkt hauptsächlich der physikalische Zustand des Blütenbodens, mechanisch wie räumlich, ein. Die lokale Veränderung der Quellbarkeit, Viskosität, Kohäsion, usw. der plasmatischen Grundlage, die durch Ionenazidität und sonstige stoffliche Wirkungen beeinflusst werden dürfte, ist für die Entwicklung der Anlage von grosser Bedeutung. Mit der Vergrösserung dieser Anlagen erfährt nun die Stoffzufuhr je nach der Lage im Blütenboden eine Differenzierung, und endlich wird die Organnatur zu einer definitiven.

Dass diese Differenzierung vom Blütenboden dirigiert wird, ist auch aus teratologischen Beispielen ersichtlich. Bei den diözischen Exemplaren von *Fragaria*, z. B. hat VALLEAU ('18, S. 617) beobachtet: „A few cases have been found in which one side of a flower produced normal stamens and steril pistils, while the other half produced staminoidia and set fruits.“ Diese Tatsache zeigt auch gleichzeitig, dass die Antheren und Fruchtknoten stofflich gegenseitig beeinflusst werden.

Besonders interessant ist in dieser Hinsicht der Umstand, dass die Staubbeutel stets auf der Spitze des Andrözeums ausgebildet werden, während die Samenanlagen auf der Basis des Gynözeums sitzen und oft sogar unter dem Receptaculum einsinken, was ohne Zweifel darauf beruht, dass diese zweierlei Geschlechtssubstanzen einen polaren Gegensatz von vielleicht kataphoretischer Natur gegen den Blütenboden aufweisen und allmählich an den genannten Stellen abgelagert werden.

Noch ein anderer Gegensatz lässt sich bei diesen zweierlei Organen bemerken. Es tritt nämlich die Zerteilungs- oder Ve-

zweigungstendenz an den männlichen Organen gewöhnlich in stärkerem Grade in Erscheinung. Die Staubblätter sind im allgemeinen auf jedem Blütenboden zahlreicher ausgebildet als die Fruchtblätter und nicht selten verzweigen auch reichlich, wie bei *Hypericum*, *Malva*, u.v.a., während der Fruchtblätter nur wenige sind, die sich auch oft vereinigen und ihre Fruchtknoten meist kurz bleiben.

Deselbe Tendenz ist auch bei der Infloreszenz zu bemerken. Die männliche Infloreszenz ist im allgemeinen, wie bei Cucurbitaceen, *Papaya*, *Cannabis*, u.v.a., reichlich verzweigt, während man bei der weiblichen oft nur eine einzelne Blüte antrifft. Wenn männlicher Stock von *Papaya* durch Entgipfelung, niedere Temperatur, oder sonstwie Geschlechtsumkehrung erfährt, so wird der Kontrast der Verzweigungsmodi zweierlei Infloreszenzen besonders augenfällig (vgl. HIGGINS and HOLT '14).

Alle diese Tatsachen zeigen, dass die Grundsubstanz der männlichen Anlage am Bildungsscheitel, sei es an der Blütenachse oder am Blütenstande, nicht sehr kohäsiv und sich daher leicht zerteilt, so dass sie verschieden von der weiblichen mit zahlreichen kleinen Organen oder Zweigen antrifft. Freilich gibt es auch Ausnahmformen, die je nach dem Falle verschieden zu deuten sind¹⁾. Jedenfalls besitzen diese zweierlei Organe schon bei ihrer Entstehung verschiedene Gegensätze plasmatischer Konsistenz, welche mit der Differenzierung im engeren Zusammenhang stehen²⁾.

Betrachten wir nun mit Rücksicht auf das obige, die erblichen Faktoren der Geschlechtsbestimmung noch einmal. Die eklatante Tatsache der Geschlechtsumkehrung weist zunächst darauf hin, dass die eingeschlechtigen Pflanzen auch die Potenz besitzen, die Zellen des anderen Geschlechts zu bilden. Da nun die meisten Pflanzen von vornherein gemischtgeschlechtig, d. h. die Fähigkeit besitzen, selbstdifferenzierend zweierlei Keimzellen auszubilden (vgl. CORRENS '13), so ist der erbliche Faktor der diklinen Pflanzen sozusagen nur Lenker, welcher die dem Protoplasma phylogenetisch innewohnende, formative Tätigkeit anregt, nur diese oder jene Keimzellen zu entwickeln. Der Lenker selbst hat nie die Fähigkeit, die Sexualzellen zu schaffen.

Die Wirkungsweise des Lenkers ist also, gleichviel ob sie erb-

---

1) So ist z. B. bei *Pilea Spruceana* (GOEBEL '13, S. 161), *Valeriana montana* J. c. S. 174) die männliche Blüte grösser als die weibliche.

2) Die Differenzierung der Form von Ei und Spermatozoid, die den Gegensatz von Stoffspeicherung und Beweglichkeit charakterisiert, ist wenigstens zum Teil eine notwendige Folge der verschiedenen Zerteilungstendenz des Plasmas.

lich bestimmt oder von aussen beeinflusst wird, anfangs nur quantitativ. Aber das Überschreiten oder Nichtüberschreiten eines kritischen Grades gewisser physikochemischen Eigenschaften, z. B. des isoelektrischen Punktes, lenkt die formative Tätigkeit des Protoplasmas hin oder her und lässt endlich den qualitativen Unterschied der Sexualzellen hervortreten¹⁾.

Wenn diese Differenzierung erst am Scheitel der Blütenachse auftritt, so entsteht nur eine Zwitterblüte. Findet sie aber schon bei der Verzweigung der Infloreszenzachse statt, was natürlich erblich bestimmt sein dürfte, so ist jede Blütenachse imstande, bei der Organbildung mehr oder weniger die Entstehung einer Art von Geschlechtsorgan zu unterdrücken, was dann zu monözischen Blüten führt. Ist diese Tendenz als ein spaltender, genetischer Faktor sich schon bei der Reduktionsteilung auf die Keimzellen verteilt, so sind die diözischen Individuen die Folge.

Es gibt nun in der Natur verschiedene Zwischenstufen der Geschlechtsverteilung, die von den zwittrigen nach den rein monözischen oder diözischen Formen alle möglichen Übergänge darstellen²⁾. Die meisten von ihnen zeigen sogar innerhalb jedes einzelnen Stocks je nach der Sprosslage verschiedene Abstufungen der Verteilung.

Es ist klar, dass all'solche Abstufungen bis in die feineren Einzelheiten nicht als erblich bestimmt zu betrachten sind, denn sie zeigen je nach den Umständen verschiedene Schwankungen. Bei der gynomonözischen Form von *Satureia hortensis* z. B., die von CORRENS ('08, S. 683 ff.) ausführlich untersucht worden ist, ist das Verhalten wie folgend: „Die Kurve der rein zwittrigen Blüten steigt von Beginn der Blütezeit erstes Minimum an, erreicht ihren Gipfel etwa zu der Zeit, wo auch die Blütenbildung überhaupt am stärksten ist, nimmt dann allmählich wieder ab und sinkt zuletzt fast oder völlig auf null, zweites Minimum. Die Kurve der mehr oder weniger weiblichen Blüten hat natürlich den entgegengesetzten

1) Selbst ein kleiner Unterschied im Anfang der Ablenkung kann durch die Mitwirkung anderer Faktoren immer grösser und zuletzt definitiv werden. Interessant ist in dieser Hinsicht die Blüte von Ranunculaceen, Magnoliaceen, u. dgl. deren Blütenboden eine scharfe Umgrenzung von Frucht- und Staubblättern ausmachen. Die Infloreszenzachse von *Typha*, *Sparganium*, *Arisaema*, u. dgl. zeigt auch eine ähnliche Gruppierung der Blüten, wobei aber die weiblichen stets nach unten gestellt. Bei einigen Arten von *Arisaema* (SCHAFFNER '22; MAKAWA' 24) und *Lilium* (HEINRICHER '11) werden sogar je nach dem Ernährungszustand, also auch nach dem Wachstumszustand des Vegetationsscheitels jährlich nur einerlei Blüten ausgebildet, so dass man sie als Pseudodiözie bezeichnen darf.

2) Die Heterostylie ist auch als eine Form der Übergangsstufen zu betrachten (Vgl. z. B. GOEBEL '23. S. 1588; UBISCH '26. S. 633).

Verlauf; zuletzt, am Schluss der Blütezeit, sind die Stöcke fast rein weiblich oder rein weiblich.“ „Durch noch stärkere... ungünstige Einflüsse... können trotz ihrer inneren zwittrigen Anlage aus gynomonözischen rein weibliche Pflanzen entstehen“.

Obwohl im grossen und ganzen die Ernährungsverhältnisse diese Veränderung herbeiführen, lässt uns doch die Verschiedenheit der Blütenformen je nach der Zweiglage im Blütenboden einen der inneren Faktoren sehen. CORRENS hat sich dazu wie folgt geäussert: „Dabei kommt neben dem Ernährungszustand der Gesamtpflanze... als mindestens ebenso wichtiger Faktor auch der Ort, wo die Blütenanlage sich ausbildet, in Frage, also Korrelation,...“ (l. c. S. 685). VALLEAU ('23, S. 273) schrieb bei seinen genetischen Untersuchungen an *Fragaria*: „This [Geschlechtsverhältnis] may result by changing either the outer environmental factors of the plant or the internal factors of nutrition (?) due to the position of the flowers on the inflorescence.“

Soweit die Entstehung der Blumenblätter mit der Vergrösserung des Blütenboden Hand in Hand geht, kommt es zu keiner Variation der Blüten. Da nun jede Anlage bei der Entstehung als einheitlicher Zellkomplex in der Bildungszone einen gewissen Raum oder sozusagen eine Wirkungssphäre um das Bildungszentrum herum einnimmt (SCHWENDENER '95, S. 651) und dabei in bezug auf Ausdehnung eine bestimmte obere oder untere Grenze nicht überschreiten kann, so kann es auch geschehen, falls die Grösse des Blütenbodens je nach der Zweiglage variabel ist, dass die Zahl der Organ unter Umständen eine Vermehrung oder Verminderung erfährt. Manchmal, wenn auch selten, kann es zum Dédoublement als Zwischenstufe kommen.

Obgleich keine Anlage gleichzeitig die Natur zweier Organe annehmen kann, ist es doch möglich, dass, falls die Zahl der Höcker schon eine übermässige Reduktion erlitten hat, ein Wettbewerb zwischen zwei Tendenzen stattfindet. Sowie aber eine Tendenz die Oberhand gewonnen hat, verschwindet die andere, die sich nicht behaupten konnte. Wäre das nicht der Fall, so würde eine Missbildung die Folge sein.

Die Degeneration der Blütenorgane, zumal der Staub- und Fruchtblätter, hat man je nach dem Grade als untauglich, kontabeszent, rudimentär, abortiv, usw. bezeichnet (vgl. CORRENS '07 b, S. 130). Diese Degeneration kann durch zwei Ursachen zustande kommen, nämlich: 1) durch Reizstoffe, 2) durch räumliche Beschränkung.

Die Reizstoffe rühren hauptsächlich von den geschlechtsbestimmenden Erbfaktoren her und durch diese Stoffe wird die Entwicklung je eines Geschlechtsorgans unterdrückt, während die räumliche Beschränkung durch die morphomechanischen Verhältnisse des Blütenbodens bedingt wird. Natürlich können die Wachstumsverhältnisse an sich selbst auch erblich bestimmt sein. Soweit es sich dabei aber nur um Vermehrung der Organe oder um Verminderung der Kelch- und Kronenblätter oder auch um Reduktion einer geringeren Anzahl von polymerischen Staub- oder Fruchtblättern handelt, steht diese Degeneration in keinem unmittelbaren Zusammenhang mit der Geschlechtsfrage, wie das bei vielen Arten von Ranunculaceen, Rosaceen, Papaveraceen, usw. gewöhnlich der Fall ist. Wenn aber die Reduktion des Geschlechtsorgans eine vollkommene oder fast vollkommene ist, so sind die Wachstumsverhältnisse mit der Geschlechtsfrage untrennbar. Natürlich kann das eine mit dem andern zusammen auftreten, wobei es schwer zergliederbar ist, wie vielen Anteil davon jede von ihnen genommen hat. Es ist aber wohl begreiflich, dass die morphomechanischen Bedingungen nur bei denjenigen Fällen in Frage kommen, in welchen die Blumenblätter auf dem Blütenboden oder die Blütenknospen auf der Infloreszenz in gedrängtem Zustand befinden. Sonst spielt der Geschlechtsfaktor die Hauptrolle.

Interessant ist in dieser Hinsicht, dass bei vielen Ähren oder Trauben die oberen Blüten eingeschlechtig oder sogar agam werden, wie z. B. bei einigen Gramineen, *Muscari*, *Veratrum*, *Plantago*, u.v.a. Bei *Muscari tenuiflorum* ist die Verteilung der Blütenformen wie folgt: „In der Mitte zwischen den oberen, vollständig geschlechtslosen und den unteren, vollständig hermaphroditischen Blüten finden sich andere, oft mehr, oft weniger, welche in ihrem Bau zwischen beiden die Mitte halten. In einzelnen dieser Blüten sind nur die Narben (der häufigste Fall) verkümmert; sie sind also männlich, in andern sind dagegen die Antheren klein und ohne normale Pollen; sie sind weiblich. Auch solche, bei denen beide Organe fast normal gross, aber nicht funktionsfähig sind, kommen einzeln vor.“ (SCHULZ '88, S. 99)¹⁾

Dass bei Umbelliferen, Kompositen und vielen andern, deren Infloreszenz eine übermässige Verzweigung oder Knospenbildung erfährt, neben zwittrigen sehr oft auch eingeschlechtige Blüten ausgebildet werden, ist vielleicht so zu deuten, dass infolge der

---

1) Noch ausführlicher und genauer sind die Angaben von SCHULZ.

Bildungsbeschleunigung manche Blütenboden zur Entwicklung von zwittrigen Gliedern nicht gross genug werden¹⁾.

Bei den meisten Fällen ist es das Andrözeum, welches hauptsächlich Reduktion oder Umbildung erfährt. Das beruht vielleicht darauf, dass die Antheren, besonders im Anfang der Entwicklung nicht sehr fest in physikalischer Konsistenz, um im Kampf um die Entwicklung mit anderen Organen gleichen Schritt halten zu können, und „es ist allgemeine Regel, dass Organe, welche im Verkümmern begriffen sind, auch verspätet angelegt werden, resp. zu der Zeit, wo die anderen kräftig heranwachsenden Organe sichtbar werden, in der Entwicklung noch so zurück sind, dass sie nicht über den Blütenboden deutlich hervortreten.“ (GOEBEL '84, S. '286). Aus den obigen geht klar hervor, dass in der Natur die Gynomonözie und -diözie weit häufiger vorkommt als die Andromonözie und -diözie.

Auch die äusseren Faktoren scheinen auf die Reduktion der Antheren starken Einfluss zu haben. VÖCHTING ('93. S. 165) hat bei seinen Untersuchungen an *Mimulus Tilingsi* festgestellt, dass die unter Lichtentzug eintretende Reduktion die Staubgefässe stärker trifft, als das Gynözeum.

Wenn man die Bedeutung des Wortes „Zertation“ (NILSON-EHRE '20, S. 49; CORRENS '21. S. 15) erweitert und nicht nur das Verhalten der Pollen und der Befruchtung, sondern auch die Entwicklung der Geschlechtsorgane und sonstigen Wettbewerb verschiedener Teile während des Lebenslaufs, wodurch sich die Zahlenverhältnisse verschieben, die die Häufigkeit der betreffenden Erscheinungen wiedergeben, einschliesst, so könnte man sagen, dass das Andrözeum infolge der Zertationsentwicklung bei manchen Blüten eine starke Reduktion erleidet.

Die Zertationsentwicklung der Blütenorgane kommt bei denjenigen Pflanzen öfters vor, deren Blütenboden 1) eine erbliche Tendenz zur Unterdrückung bestimmter Organe besitzt und 2) dort, wo der Blütenboden je nach den Wachstumsverhältnissen leicht inbezug auf seine Grösse variiert, wodurch die Anzahl der Organe beschränkt wird. Diese Variation der Blütenboden könnte auch erblich sein, und wo sich die Reduktion auf die Staub- und Fruchtblätter erstreckt, kann die Variation auch mit dem Faktor der Geschlechtsbestimmung kombiniert in Kraft treten, wobei natürlich verschiedene Schwankungen der Geschlechtsverhältnisse erfolgen.

1) Obwohl die weitere Differenzierung einzelner Glieder innerhalb jeder Blüte noch viele Mannigfaltigkeiten darbietet (vergl. z. B. UEXKÜLL-GYLLENBAND '01).

LITERATUR

- CORRENS, C. (1907) Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. Berlin. (CARL CORRENS: Gesammelte Abhandlungen zur Vererbungswissenschaft aus periodischen Schriften. 1899-1924. S. 555).
- CORRENS, C. (1907 b) Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflussbarkeit. Jahrb. f. w. Bot. 44 (07) 124.
- CORRENS, C. (1908) Weitere Untersuchungen. Ibid. 45 (08) 661.
- CORRENS, C. (1913) Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsverteilung bei Pflanzen. Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 4. S. 975.
- CORRENS, C. (1921) Zweite Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitz. Preuss. Ak. d. Wiss. 18 (21) 330. (Gesam. Abhandl. S. 1109).
- DIELS, L. (1913) Der Formbildungsprozess bei der Blütencecidie von *Lonicera* Untergatt. *Periclymenum*. Flora. 105 (13) 184.
- GOEBEL, K. (1884) Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. (SCHENK'S Handb. d. Bot. III-1) (24) 99.
- GOEBEL, K. (1913-23) Organographie der Pflanzen. I. u. III.
- HEINRICHER, E. (1911) Über die Geschlechtsverhältnisse bei *Lilium croceum*. Flora. 103 (11) 59.
- HIGGINS, J. E. and V. S. HOLT (1914) The Papaya in Hawaii. Hawaii Agr. Ex. St. Bull. 32.
- KLEBS, G. (1913) Fortpflanzung der Gewächse: Physiologie. Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 4. S. 276.
- KLEBS, G. (1918) Über die Blütenbildung von *Sempervivum*. Flora. 111 (18) 128.
- MAEKAWA, T. (1924) On the phenomena of Sex transition in *Arisaema japonica*, Bl. Journ. Coll. Agr., Hokkaido Imp. Univ., Sapporo, Japan.
- NILSSON-EHRE, H. (1920) Über Resistenz gegen *Heterodera Schachtii* bei gewissen Gerstensorten, ihre Vererbungsweise und Bedeutung für die Praxis. Hereditas. 1 (20) 1.
- SACHS, J. (1893) Über Wachstumsperioden und Bildungsreize. Flora. 77 (93) 217.
- SCHAFFNER, J. H. (1922) Control of the sex state in *Arisaema triphyllum* and *A. Dracontium*. Am. Journ. of Bot. 9 (22) 72.
- SCHAFFNER, J. H. (1923) The influence of relative length of daylight on the reversal of sex in hemp. Ecology. 4 (23) 322.
- SCHULZ, A. (1888 u. 1900) Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. I u. II. Bibl. Bot. Heft 10 (88) u. 17 (00).
- SCHWENDENER, S. (1895) Die jüngsten Entwicklungsstadien seitlichen Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene. Sitz. Phys. Math. Kl. Berlin. 1895. S. 645.
- SHULL, G. H. (1910) Influence of sex in *Lychnis*. Bot. Gaz. 49 (10) 110.
- STRASBURGER, E. (1900) Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centralbl. 20 (00) 657.
- STRASBURGER, E. (1910) Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. w. Bot. 48 (10) 427.
- UBISCH, G. v. (1926) Koppelung von Farbe und Heterostylie bei *Oxalis rosea*. Biol. Centralbl. 46 (26) 633.
- UEXKÜLL-GYLLENBAND, M. VON (1901) Phylogenie der Blütenformen und der Geschlechtsverteilung bei den Compositen. Bibl. Bot. Heft 52.
- VÖCHTING, H. (1893) Über den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Jahrb. f. w. Bot. 25 (93) 149.
- VALLEAU, W. D. (1918) Sterility in the strawberry. Journ. of Agr. Res. 12 (18) 613.
- VALLEAU, W. D. (1923) The inheritance of flower types and fertility in the strawberry. Am. Journ. of Bot. 10 (23) 259.