UEBER DIE MORPHOLOGIE DER HETEROSTYLIE, INSBESONDERE BEI LYTHRUM SALICARIA

von

J. C. SCHOUTE (Groningen).

„we continually see throughout nature the same end gained by the most complicated as well as by the most simple means". (Darwin 6, S. 194).

INHALTSUEBERSICHT.

Pag.

I. Kapitel. Die Morphologie der Heterostylie nach Darwin 271
§ 1. Einleitung 271
§ 2. Die Heterodistylie 274
§ 3. Die Heterotristylie 278
§ 4. Die Einwände gegen die Darwinsche Lehre der Heterostylie 280
II. Kapitel. Die Plastik der Staubblätter in der heterotristylen Blüte 286
§ 5. Die Plastik und das Blütendiagramm..... 286
§ 6. Die gleichlangen Staubblätter der verschiedenen Blütenformen 293
III. Kapitel. Eigene Untersuchung über Lythrum Salicaria 298
§ 7. Das Material 298
§ 8. Die Längen von Stempeln und Filamenten. 301
§ 9. Andere Eigenschaften der Filamente 309
§ 10. Die Ausmasse der Antheren 316
§ 11. Die Pollengrössen 321
IV. Kapitel. Allgemeine Betrachtungen und Zusammenfassung..... 327
§ 12. Allgemeine Betrachtungen 327
§ 13. Zusammenfassung 332
Verzeichnis der zitierten Literatur..... 335

KAPITEL I.

DIE MORPHOLOGIE DER HETEROSTYLIE NACH DARWIN.

§ 1. Einleitung.

Seit den Untersuchungen Darwins über die Heterostylie, deren erste im Jahre 1862 veröffentlicht wurde (5), wissen wir, dass diese bisher nahezu unbeachtete Erscheinung eine der merkwürdigsten ist, die man in der lebenden

Natur findet. Darwin selbst hebt mehrfach hervor, dass ein derartiges Verhältnis zwischen zwittrigen Individuen sonst weder im Pflanzenreich noch im Tierreich bekannt ist.

In seinem 1877 erschienenen Werke „The Different Forms of Flowers on Plants of the Same species" (7), ist mehr als drei Viertel des stattlichen Bandes der Heterostylie gewidmet, und wie man das bei den Werken Darwins gewohnt ist, es enthält eine überaus grosse Zahl feiner Beobachtungen und zugleich eine reiche Menge schöner Gedanken.

Die Untersuchungen Darwins über die Heterostylie lassen sich der Hauptsache nach in zwei Teile gliedern: einerseits beschreibt er die Formen der verschiedenen Blüten und ihrer Teile, also die Morphologie der Heterostylie; andererseits untersucht er die Fertilitätsverhältnisse der verschiedenen Bestäubungen und die Eigenschaften der Nachkommenschaft aus diesen Verbindungen. Als Bindeglied zwischen diesen Teilen finden wir dann blütenbiologische Beobachtungen über die Bestäubung durch Insekten, und der rote Faden, der sich durch das ganze Werk hinzieht, ist, dass die Einrichtung den Zweck hat, die Kreuzbestäubung zu sichern.

„We may feel sure that plants have been rendered heterostyled to ensure cross-fertilisation" schreibt er in seinen Concluding Remarks, auf S. 258.

Es ist daher nicht befremdend,dass Darwin eine andere, ebenfalls morphologische Seite des Problems nicht berührte, weil sie seinen Zwecken nicht dienlich war, nämlich den Zusammenhang der Heterostylie mit den diagrammatischen Verhältnissen und mit der sonstigen Plastik der Blüte. Wir hören zwar, dass eine gewisse Blüte kürzere oder längere Staubfäden hat, nicht aber, wie diese in der Blüte verteilt sind und auch nicht, welche Beziehungen zwischen diesen Formen und denjenigen der nicht-heterostylen Blüten der verwandten Pflanzen bestehen.

Viel merkwürdiger ist es dagegen, dass andere Morphologen nach Darwin dieses ebenfalls gänzlich unterlassen haben, sodass von den morphologischen Verhältnissen unsere Kenntnisse seit Darwin kaum vermehrt worden sind. Die einzigen namhaften Beiträge von andern Schriftstellern zu unserer Kenntnis der Heterostylie überhaupt sind einige Arbeiten von Zeitgenossen und Mitarbeitern Darwins, wie F. Müller und vor allem Hildebrand, und viel später die Ergebnisse der neueren genetischen Untersuchungen über die Vererbung der Formen der heterostylen Pflanzen und die Untersuchungen über die merkwürdigen Sterilitätsverhältnisse; die morphologische Seite wird dadurch aber kaum berührt.

Eichler erwähnt sogar das Vorkommen der Heterostylie, soviel mir bekannt ist, nur bei einer einzigen Pflanzenfamilie, der der Oxalidaceen (9, II S. 304); die Erscheinung beschreibt er aber nicht. Das hängt bei ihm wohl damit zusammen, dass seine „Blüthendiagramme" zunächst keine allgemeine Blütenmorphologie geben sollen, sondern nur, wie auch der Titel besagt, die reine Diagrammatik, und zwar als Grundlage für die systematische Gruppierung der Familien. Die Plastik der Blüte, zu der die Heterostylie doch ohne Zweifel gehört, und bei der er sie auch bei den Oxalidaceen anführt, steht bei ihm als systematisch weniger wichtig ganz im Hintergrund und wird nur hier und da in kleinem Druck kurz gestreift, augenscheinlich nur deshalb, weil Eichler es nicht übers Herz bringen kann, die ihn persönlich doch ebenfalls stark interessierenden Sachen gänzlich mit Stillschweigen zu übergehen.

Daher ist es auch verständlich, dass er bei Pflanzen mit eingeschlechtlichen Blüten die Diagramme oft „hermaphrodit gedacht" zeichnet, weil er durch diese absichtliche Änderung der Tatsachen die Diagramme besser vergleichbar machen und so deren systematische Bedeutung steigern kann.

Auch Pax gibt in seiner Morphologie der Pflanzen (18) auf S. 312 nur einen kurzen Auszug aus Darwin, und Velenovský ist in seiner Vergleichenden Morphologie (23) noch viel kürzer, sodass sogar die verschiedenen Längen des Pistills nicht einmal erwähnt werden.

Und dennoch ist es, wie ich im Folgenden zu zeigen hoffe, für das Verständnis der Heterostylie durchaus wünschenswert, diese im Zusammenhang mit der Plastik der Blüte zu betrachten, und was die Heterotristylie betrifft, auch mit der Diagrammatik.

Was von der Morphologie der Heterostylie schon bekannt ist, werden wir in den beiden folgenden Paragraphen zusammenfassen.

§ 2. Die Heterodistylie.

Die einfachste Form der Heterostylie, die Heterodistylie ist dadurch gekennzeichnet, dass es innerhalb der Art zweierlei Pflanzen gibt, die als langgriffelige und kurzgriffelige Individuen bekannt sind, (in der Folge als **L** und **K** zu unterscheiden) deren Blüten der Plastik nach verschieden sind, von denen aber beide Formen zwittrig sind mit vollwertigen Pollen- und Eizellen.

Die Pflanzen unterscheiden sich in ihren vegetativen Teilen nicht merklich, auch die Blütenstände sind gleich.

In den Blüten selbst finden wir auch die Blütenkelche, wenn solche vorhanden sind, in beiden Formen gleich ausgebildet. Die Blütenkronen können dagegen schon Unterschiede zeigen, welche hauptsächlich mit der veränderten Stellung der Staubblätter zusammenhängen. Von *Pulmonaria officinalis* teilt Darwin (nach Hildebrand) mit, dass in **L** die Krone etwas kleiner ist als in **K**, von *P. angustifolia* (nach W. Darwin), dass umgekehrt **L**-Pflanzen grössere Kronen haben als **K**. Die Staubblätter der zwei Formen sind gewöhnlich in mancher Hinsicht verschieden, zunächst in der Mehrzahl der Heterostylen der Länge

nach. In K sind die Filamente meist länger, bis zu dreimal so lang als in L. Wenn die Filamente der Krone anwachsen, so kann dies in den beiden Formen in sehr verschiedenem Massstabe geschehen; in *Primula veris* sind alle Antheren nahezu sitzend in der Kronröhre; in L sitzen sie aber halbwegs in der Röhre, in K nahezu oben. In der Verbenacee *Aegiphila elata* (Darwin 7, S. 123) sind alle Filamente dagegen bis zur gleichen Höhe der Krone angewachsen, in L sind die Antheren nahezu sitzend, in K werden sie von langen freien Filamenten getragen und ragen weit aus dem Schlund der Krone hervor.

Durch diese Umstände, die in verschiedenster Weise kombiniert werden, stehen die Antheren in L meistens deutlich niedriger als in K; nur in einzelnen Fällen fehlen derartige Unterschiede, sodass die Antheren in beiden Blütenformen gleich hoch stehen. Dieses ist namentlich in *Linum grandiflorum* und in *Cordia* (Darwin 7, S. 117) der Fall.

Damit sind aber die Unterschiede der Plastik der Stamina bei weitem nicht erschöpft.

In *Sethia acuminata*, einer Erythroxylidacea, sind in L nach Darwin (7, S. 122) die Staubblätter abwechselnd etwas kürzer und etwas länger, in K sind sie dagegen etwa zweimal so lang und alle gleich. Offenbar sind die beiden Wirtel in L in derselben Weise ausgebildet, wie sie auch bei *Erythroxylon* sich vorfinden, nämlich etwas längere Kronstaubblätter und kürzere Kelchstaubblätter; in K ist aber unter dem Einfluss der veränderten Plastik der Unterschied aufgehoben.

Weitere Unterschiede der Filamente betreffen Farbe und Dicke oder noch andere Merkmale. In der Rubiaceengattung *Faramea* beschreibt Darwin nach Fritz Müller (7, S. 130), dass die K-Filamente sich bei der Anthese um ihre Achse drehen, sodass die introrsen Antheren ihren Pollen nach aussen abgeben, während die L-Filamente immer ungedreht bleiben.

Die Antheren haben öfters auch in den beiden Formen sehr verschiedene Grösse; dabei sind meistens die K-Antheren länger als die L-Antheren; das Umgekehrte, grössere L-Antheren, finden wir bei *Forsythia suspensa* und *Linum flavum* (Darwin 7, S. 252).

Die Pollenkörner schliesslich sind ebenfalls in den meisten Heterostylen merklich verschieden; dabei ist wieder der K-Pollen am grössten. Darwin gibt in seinem Buche auf S. 249 eine Tabelle dieser Unterschiede; die Durchmesser der L-Pollenkörner, ausgedrückt in Prozenten der Durchmesser der K-Pollenkörner, gehen darin von 57 (*Primula Sinensis*) bis 100 (*Linum*-Arten und einige andere Pflanzen). Auch die Skulptur ist bisweilen verschieden: in *Faramea* sind die L-Pollenkörner glatt, die K-Körner mit zahlreichen feinen Stacheln versehen. Auch die Form kann Unterschiede zeigen und ebenso der Durchsichtigkeitsgrad; ihr Inhalt ist demnach auch in diesen Fällen sichtlich ungleich.

Der wichtigste Unterschied unter allen ist aber die verschiedene sexuelle Potenz der Pollenkörner. Welche Unterschiede auch fehlen dürfen — so sind bei *Linum* die beiden Pollenarten äusserlich ganz gleich —, der K-Pollen hat eine bedeutend grössere Wirkung auf L-Narben als der L-Pollen und der L-Pollen wirkt nur gut auf K-Narben. In vielen Fällen ist sogar völlige Inkompatibilität zwischen K-Pollen und K-Narben und zwischen L-Pollen und L-Narben vorhanden.

Man kann natürlich sagen, dass ein derartiger Unterschied in der sexuellen Potenz nicht mehr zu den morphologischen Eigenschaften gehört, sondern zu den physiologischen oder wie man sie weiter nennen will. Ich komme unten noch darauf zurück, will hier aber gleich bemerken, dass jedenfalls ein wichtiger Unterschied besteht, auch bei äusserlicher Ähnlichkeit, und dass dieser Unterschied mit der Blütenform zusammenhängt.

Denn, es ist ganz merkwürdig, dass bei mehreren hetero-

stylen Pflanzen auch solche Individuen oder sogar solche Einzelblüten auftreten können, bei denen die Unterschiede der Plastik fortfallen. Diese Individuen oder Blüten bezeichnete Darwin als „homostyled"; von Ubisch hat später dafür den Namen Subheterostyl vorgeschlagen. In diesen Fällen ist ausnahmslos die Selbststerilität völlig geschwunden; von Ubisch sagt daher auch zweifellos mit vollem Recht (21, S. 295) „die Selbststerilität ist eine Folgeerscheinung der Anordnung der Organe in der Blüte, nicht die Ursache dieser Anordnung."

Die Unterschiede der Stempel in den heterostylen Blüten beziehen sich hauptsächlich auf Griffel und Narbe; von den Fruchtknoten werden in der Literatur fast keine Unterschiede beschrieben, obschon es nicht fremd anmuten würde, wenn solche dennoch aufgefunden würden. Das einzige was ich fand, (7, S. 247) war, dass in *Primula veris* L-Ovula grösser sind als K-Ovula von gleichem Alter. Die Griffel sind in den L-Individuen immer länger als in K, bis zu dreimal so lang; auch in der Behaarung können sie verschieden sein oder in andern Eigenschaften; in *Linum perenne* drehen sich die L-Griffel, sodass die Stempelflächen nach aussen zu liegen kommen, in K bleiben sie ungedreht.

Sehr merkwürdig ist nun die Tatsache, dass durch die verschiedene Plastik der Filamente und der Griffel die L-Antheren in vielen Fällen ziemlich genau in ihren Blüten auf derselben niedrigen Höhe stehen wie die K-Narben in den ihrigen, und dass die K-Antheren und L-Narben ebenfalls ähnliche Stellungen in ihren Blüten einnehmen.

Nicht bei allen Pflanzen ist eine solche Korrespondenz vorhanden, z.B. nicht bei *Linum grandiflorum*; in vielen Fällen ist die Annäherung aber eine ziemlich grosse. Die Narben endlich sind öfters verschieden und zwar immer so, dass die L-Narben grössere Narbenpapillen tragen; auch die allgemeine Form der Narbe ist eine verschiedene, und in den meisten Fällen sind die L-Narben die grösseren.

Dies sind für die Heterostylie die Hauptsachen des von Darwin zusammengetragenen Tatsachenkomplexes. Es ist natürlich, dass diese Tatsachen an sich nicht angezweifelt werden können; dennoch ist in späteren Jahren gegen die Lehre der Heterostylie Darwins öfters mehr oder weniger Stellung genommen.

Darwin sieht nämlich in allen diesen Verhältnissen eine einzige komplizierte Anpassung an die Kreuzbestäubung; nicht nur, dass die korrespondierenden Höhen Ursache sind, dass bei der Pollenübertragung die legitime Bestäubung über die illegitime bevorzugt ist, sondern das grössere Volumen der K-Pollenkörner hängt auch in irgend einer Weise damit zusammen, dass sie längere Schläuche zu treiben haben, und die grösseren Narbenpapillen der L-Narben sind besser geeignet, die grösseren K-Körner festzuhalten.

Durch diese Ansichten hat Darwin augenscheinlich viele der späteren Botaniker gegen sich eingenommen, sodass häufig Einwände gegen seine Lehre der Heterostylie erhoben worden sind. Ich werde diese unten im 4. Paragraphen behandeln.

§ 3. Die Heterotristylie.

Die Heterotristylie, die viel weniger verbreitet ist als die Heterodistylie, ist eine der vorigen genau parallele Erscheinung, nur mit dem Unterschiede, dass wir dreierlei Pflanzen derselben Art haben, deren Blüten wieder der Plastik nach verschieden sind, und welche lang-, mittel- und kurzgriffelig genannt werden; in der Folge als **L**, **M** und **K** angedeutet. Alle drei Formen sind wieder Zwitter mit vollwertigen Geschlechtszellen. Die vegetativen Teile der Pflanzen sind wieder ähnlich, wie auch die Blütenstände; in den Blüten sind Kelche und Krone oder das Perigon wieder entweder ganz gleich oder doch wenig verschieden (in einer *Pontederia* sp. war das Perigon der

L-Blüten etwas mehr violett, das der K-Blüten mehr ein dunkles Blau (Darwin 7, S. 184). Die Sporophylle sind aber in drei verschiedenen Formen ausgebildet; jede Pflanze bildet zwei Formen der Staubblätter und eine des Stempels aus. Es sind zusammen also sechs Arten Staubblätter vorhanden, und die Zahl der Bestäubungsweisen steigert sich, auch wenn die Selbstbestäubung nicht mitgerechnet wird, auf achtzehn.

Die verschiedene Plastik zeigt hier ganz ähnliche Unterschiede wie bei den heterodistylen Pflanzen; zunächst finden wir eine ziemlich weitgehende Korrespondenz der Höhen, in der die Antheren der beiden Staubblattarten sich befinden, mit den Narben in den beiden andern Blütenformen. Wir finden also in den L-Blüten mittellange und kurze Staubblätter, u.s.w.

Ich werde der Einfachkeit halber diese verschiedenen Arten von Staubblättern folgenderweise andeuten: **L m** und **L k**, **M l** und **M k**, **K l** und **K m**.

Weiter haben auch hier die höchstgestellten Antheren die grössten Pollenkörner; sind auch hier die Körner nur völlig potent auf den Narben aus der nämlichen Höhenschicht und haben auch hier die höheren Narben meistens grössere Narbenpapillen. Auch sind hier mannigfache Unterschiede in Farbe und andern Eigenschaften zu beobachten; eine sehr bekannte Erscheinung ist z.B., dass bei Lythrum Salicaria die l-Antheren dunkel gefärbt sind und grünen Pollen enthalten, während die m- und k-Antheren gelb sind und gelben Pollen führen.

Der enge innere Zusammenhang dieser Erscheinungen wird dadurch noch wahrscheinlicher. Fanden wir bei den zahlreichen Familien mit Heterodistylie schon so ganz gleichartige Tendenzen, hier bei der Heterotristylie, die sogar unter den sonst nicht heterostylen Monokotylen auftritt, finden wir genau dasselbe, was die Sache gewiss noch interessanter macht.

§ 4. Die Einwände gegen die Darwinsche Lehre der Heterostylie.

Ich habe oben schon bemerkt, dass gegen die blütenbiologischen Vorstellungen Darwins von mehreren Botanikern Einwände erhoben worden sind. Zum Teil ist dieses wohl darauf zurückzuführen, dass spätere Blütenbiologen durch leichtfertige Schlüsse und durch die „Entdeckung" phantastischer Anpassungen bei vielen ernsten Botanikern einen Widerwillen gegen die Blütenbiologie hervorgerufen haben.

Der erste Einwand, den ich hier besprechen möchte, ist der, dass der Grad der Heterostylie in den verschiedenen Blüten gar nicht so fest ist, wie Darwin es beschrieb. Der gegenseitige Abstand der Antheren und Narben, der dazu führt, dass die Insekten die verschiedenen Pollenarten an verschiedenen Teilen ihres Körpers übertragen, ist nämlich sehr variabel. Besonders Tischler (20) hat sich bemüht, das nachzuweisen. Er fand bei Pflanzen im Freien ziemlich grosse Schwankungen, so z.B. (20, S. 465) bei *Lythrum* zwischen M-Narbe und M 1 Abständen von 0 — $4^1/_2$ mm; zufällige Krümmungen wurden dabei natürlich voll berücksichtigt, weil es sich um Feststellung faktischer Entfernungen handelte.

Bei künstlich beeinflussten Blüten konnte das noch deutlicher beobachtet werden. Entblätterte *Primula*-Pflanzen, im Dunkeln gezogen, zeigten die Abstände bei K gar nicht mehr; bei L waren sie dagegen in stark gesteigertem Masse vorhanden.

Tischler schliesst daraus, dass der Grad der Heterostylie nichts genotypisch Bedingtes ist; weil aber eine Umkehr der Höhenlagen nicht gelang, so glaubt er daran festhalten zu müssen, dass die genotypische Konstitution dennoch eindeutig bestimmt, ob die Antheren oder die Narbe in der Blüte höher reichen.

Dieser Einwand kann meines Erachtens schwerlich gegen die Darwinsche Lehre der Heterostylie erhoben

werden. Dass die Abstände variieren können, ist ganz natürlich; die Pflanze ist keine Maschine, und die Blüten bilden kein industrielles Massenprodukt. Auch wenn es gelungen wäre, durch so gewaltige Massnahmen wie Entblätterung und Etiolement die Höhenlage umzukehren, so wäre damit noch nicht bewiesen, dass die unter normalen Verhältnissen um gewisse Medianwerte schwankenden Entfernungen der Organe nicht die Folgen einer merkwürdig fein abgestuften verschiedenen Plastik der verschiedenen Organe sind, die im allgemeinen so bemessen ist, dass Narben und Antheren in solchen Höhen in den Blüten liegen als mit einer erleichterten legitimen Bestäubung zusammenhängt.

Dass jede Anpassung und auch diese eine mehr oder weniger unvollkommene ist, war auch Darwin ganz klar; er beschreibt selber schon, wie durch Insekten immer auch illegitime Bestäubungen besorgt werden. Bei *Lythrum* beobachtete er z.B. (7, S. 147), dass die Bienen die drei Pollenarten richtig an verschiedenen Stellen ihres Körpers trugen, ausserdem aber ganz mit den verschiedenen Pollenarten bepulvert waren. Er sagt: „insects, and chiefly bees, act both as general carriers of pollen, and as special carriers of the right sort".

Viel mehr ist ein zweiter Punkt angegriffen worden, nämlich der, dass in den grossen K-Pollenkörnern eine Anpassung daran zu sehen sei, dass die K-Körner längere Schläuche zu treiben haben. Darwin selber ist in diesem Punkt von jeher zweifelhaft gewesen; er führt (7, S. 250) dagegen selber an, dass bei Linum die K-Körner dieselbe Grösse haben wie die L-Körner und dennoch zweimal so lange Schläuche treiben müssen; auch bei andern heterostylen Pflanzen findet sich ähnliches.

Eine Korrelation zwischen Pollengrösse und Schlauchlänge ist weder bei Nichtheterostylen noch bei Heterostylen sonst vorhanden.

Er schliest aber: „Notwithstanding these several considerations, it is difficult quite to give up the belief that the pollen-grains from the longer stamens of heterostyled plants have become larger in order to allow of the development of longer tubes" (7, S. 251); er sagt mit grosser Reserve, dass dort, wo die Verhältnisse nicht stimmen, vielleicht Ernährung der Schläuche aus dem Griffelgewebe stattfindet. Die Einwände der Botaniker, die man bei von Ubisch (21, S. 319) ausführlicher begründet finden kann, sind, dass die grossen K-Pollenkörner dann noch besser für die K-Narben geeignet sein müssten als für ihre eigenen L-Narben; zudem weisen sie auf die Ernährung des Schlauches durch das Griffelgewebe hin. Letzteres macht nach von Ubisch die Erklärung völlig unbrauchbar.

An sich ist es natürlich ganz richtig, dass eine kausalmechanische Erklärung der merkwürdigen Fertilitätsverhältnisse der Heterostylen nicht aus den Dimensionen der Pollenkörner zu erhalten ist; das ist wohl klar.

Wenn Darwin aber bei einer so grossen Zahl von Pflanzen aus verschiedenen Familien findet, dass, wo Grössenunterschiede vorhanden sind, immer die K-Körner die grösseren sind, so hat er dennoch, ungeachtet der Ernährung aus dem Griffelgewebe, völlig recht, wenn er die grössere Form der Körner mit den längeren Schläuchen in Zusammenhang bringt; nur ist dieser Zusammenhang kein direkter, kein handgreiflicher. Wenn aber gar kein Zusammenhang bestünde, so wäre nicht einzusehen, weshalb bei der in so vielen Familien aufgetretenen Erscheinung in den meisten Fällen immer wieder dasselbe Grössenverhältnis der Körner entstanden sein würde.

Wir haben auch bei diesen Körnern zwei- oder dreierlei Plastik; jede Art von Körnern ist in mehreren Eigenschaften von der andern Art verschieden, und dieser Unterschied der Plastik bedingt einerseits die verschiedenen Durchmesser, andererseits die verschiedenen Fertilitätserscheinungen.

Dass die grösseren K-Pollenkörner auf den K-Narben in vielen Pflanzenarten entweder gar nicht oder doch spät und schlecht keimen, ist nicht ihren Dimensionen zuzuschreiben, sondern der Wechselwirkung zwischen ihrem ganzen Komplex von morphologischen und stofflichen Eigenschaften, der ihnen durch ihre Plastik aufgezwungen worden ist, und dem der Narben, auf denen sie liegen.

Wenn wir nun von diesem Gesichtspunkt aus nochmals lesen, was Darwin hierüber schreibt, so kann man ihm kaum vorwerfen, dass er in seinen Erklärungen auch nur etwas zu weit geht: auch hier zeigt er sich als Meister, der durch seine feine Intuition niemals eigentliche Fehler macht; es sind nur die groben Vorstellungen von andern, zumal von Nichtsachverständigen, welche mit Recht viele ärgern.

Ein dritter Einwand, den man in der Literatur findet, bezieht sich auf die Grösse der Narbenpapillen. Darwin vermutet, dass die grösseren Papillen der L-Narben besser geeignet sind, den grösseren K-Pollen festzuhalten.

Tischler hat versucht, die Tatsache der grösseren Papillen der L-Narben zu leugnen. Er fand bei *Lythrum Salicaria* (20, S. 468), dass es in der Natur K-Narben gibt, deren Papillen länger sind als die von L-Narben aus derselben Gegend.

Ob dieses bei *Lythrum* allgemein ist, oder ob es zufällige Resultate waren, kann ich nicht entscheiden; Darwin gibt auch an (7, S. 149), dass der Unterschied der Papillengrösse bei *Lythrum* nicht ausschlaggebend ist. Bei andern Pflanzenarten, wie *Primula veris*, ist der Unterschied jedoch besser ausgebildet. Aber auch hier ist dieser Unterschied nach Tischler bedeutungslos; es gelang ihm durch Etiolement die Papillenlänge der L-Narben noch unter die von K-Narben zu drücken.

Diesen Versuch kann ich aber nicht mit Tischler so auslegen, dass es nun erwiesen sei, dass „das von den Blütenökologen für *Primula* als charakteristisch angesehene und

anscheinend genotypisch bedingte Merkmal des Unterschiedes in den Papillenlängen" jetzt „nur phänotypisch" sei (20, S. 468).

Erstens enthält ein derartiger Ausspruch eine völlige Verkennung des Prinzips der transgressiven Variabilität; wenn die L-Narben unter Umständen kleinere Papillen haben als die K-Narben, so besagt das an sich gar nichts.

Weiter bleibt nach wie vor die Tatsache, dass bei vielen Heterostylen Unterschiede in den Längen der Papillen vorkommen, und, wie Darwin sagt (7, S. 253) „when this is the case there is no known exception to the rule that the papillae on the stigma of the long-styled form are longer and often thicker than those on that of the short-styled". Und wenn dieses in verschiedenen Gebieten des Systems, also unabhängig, mehrfach ausgebildet ist, so muss man es als eine Äusserung der Plastik ansehen, die doch wohl mit den grösseren K-Pollenkörnern in irgend einer Weise zusammenhängen muss. Dass die grösseren Papillen die kleinen L-Körner ebensogut auffangen können, wie von Ubisch bemerkt (21, S. 320), kann nicht als Einwand angeführt werden. Ob diese Körner aufgefangen werden oder nicht, ist für die Fortpflanzung gleichgültig; ihre Wirkung steht derjenigen der grösseren K-Körner so sehr nach, dass ihr Vorkommen doch nur selten Erfolge hat.

Alle diese Einwände stammen m.E. daher, dass man den Begriff der Blütenplastik nicht beachtet, und im allgemeinen dem morphologischen Gedankengang nicht mehr zu folgen im stande ist.

Am schroffsten geht das vielleicht hervor aus einem Aufsatz von G. Bonnier (2), einem Artikel, den der hochverdiente französische Botaniker vielleicht besser ungedruckt gelassen hätte, in dem er, ohne Belege zu bringen, die Existenz der ganzen Heterostylie leugnet; sowohl die morphologischen Unterschiede als auch die Unterschiede in der Fertilität sind nach ihm nicht vorhanden.

Aber auch bei andern Schriftstellern finden wir eine ungenügende Beachtung der morphologischen Seite der Heterostylie. Tischler schreibt, nachdem er die oben erwähnten Einwände erhoben hat: „Was bleibt nun noch von dem Heterostylie-Problem übrig, nachdem wir die morphologischen Daten als relativ unwesentlich erkannt haben?" (20, S. 474).

Auffallend ist in dieser Hinsicht auch die Einteilung der Arbeit von von Ubisch (21), einer Arbeit, die von der Verfasserin selbst als eine Monographie der Heterostylie bezeichnet wird (eine zweite, ganz andere, als diejenige, die Darwin uns in seinem „Büchlein" über die verschiedenen Blütenformen gegeben hatte).

Sie schreibt (S. 296) „Die Analyse des Heterostylieproblems lässt sich heute am zweckmässigsten in zwei Teile teilen, nämlich in die Genetik und in die Fertilitätsverhältnisse." Dementsprechend teilt sie ihre Arbeit auch ein; eine morphologische Seite hat das Problem für sie augenscheinlich nicht.

Ganz im Einklang damit schreibt sie ebenfalls (S. 287) von dem Darwinschen Buch: „Es umfasst aber noch mehr" [als die Heterostylie], „nämlich andere Blüteneinrichtungen, die auf Pflanzen der nämlichen Art verschieden sind, polygame, diözische und gynodiözische Pflanzen, und Kleistogamie. Wir pflegen heute diese Kapitel der Blütenbiologie nicht zusammen mit der Heterostylie zu behandeln weil das Tertium comparationis — mehrere verschiedene Blütenformen bei derselben Art — eine sehr oberflächliche Ähnlichkeit ist, die keinen wirklichen Vergleich ermöglicht."

Von Ubisch verhält sich also ganz ablehnend gegen den Gedanken, der für Darwin ohne Zweifel bei seinem Werke ein Leitgedanke war, dass die Fähigkeit der Pflanzen, bald Blüten der einen Art, bald solche anderer Art zu bilden, etwas ausserordentlich Merkwürdiges ist. Und

doch liegt dies weder auf genetischem Gebiet, noch auf dem der Fertilitätsverhältnisse; diese Fähigkeit wird lediglich von den morphologischen Kräften in der Pflanze, von der Plastik bedingt.

II. KAPITEL.

DIE PLASTIK DER STAUBBLÄTTER IN DER HETEROTRISTYLEN BLÜTE.

§ 5. Die Plastik und das Blütendiagramm.

Nach dem Vorhergehenden ist es nicht mehr so befremdend, als es sonst sein würde, wenn wir erfahren, dass bis jetzt kein Botaniker — wenigstens meines Wissens — es der Mühe wert gehalten hat, zu untersuchen, in welcher Weise die verschiedene Ausbildung der Stamina in der nämlichen heterotristylen Blüte mit dem Diagramm zusammenhängt.

Wenn, wie bei *Lythrum Salicaria*, zwei Kreise von Staubblättern vorhanden sind, wie sind dann z.B. die episepalen Stamina in den drei Blütenformen ausgebildet? Es ist klar, dass die Pistille in den drei verschiedenen Formen verschiedene Gestalten erhalten. Ist dies bei den Staubblättern auch der Fall?

Der einzige, der meines Wissens diese Frage gestreift hat, ist N. Barlow, der 1923 schrieb: (1, S. 134) „One other point may be mentioned here, as I have never seen any reference to it. The different tiers of stamens are borne by separate whorls; the inner whorl is always the longer. It therefore follows, that though long stamens are always carried by the inner whorl, and short stamens by the outer whorl, mid-length stamens are on whorls of different origin in the two forms; the Mid stamens of a Short-styled plant are on the outer whorl, and the Mid stamens of the Long-Styled plant are on the inner whorl."

Wenn man dies aufmerksam liest, so kommt man zu dem

Schluss, dass die Staubblätter jedes Quirles nur zweierlei Plastik haben; die „äusseren" sind mittellang oder kurz, die „inneren" lang oder mittellang. Das ist gewiss sehr merkwürdig und unerwartet; denn die Genetik hat uns wohl gelehrt, dass verschiedene Faktoren die Form der Sporophylle beherrschen. Wenn nun die Stempel in drei Formen ausgebildet werden und jeder Kreis von Staubblättern nur in zwei, so ist es wenigstens anfangs nicht sehr einleuchtend, wodurch das bedingt werden kann.

Dennoch ist die Beobachtung Barlows ganz richtig, und was vielleicht noch merkwürdiger ist: dasselbe gilt ebenfalls für alle andern Heterostylen.

Ich werde dieses für die verschiedenen Familien, von denen trimorphe Spezies bekannt sind, gesondert begründen; es sind, soviel mir bekannt ist, vier Familien, nämlich die der *Lythraceae*, der *Oxalidaceae* und *Connaraceae* unter den Dikotyledonen, und die der *Pontederiaceae* unter den Monokotyledonen.

In der Literatur finden sich noch Angaben von einer trimorphen Spezies unter den *Linaceae*,[1]) und auch *Colchicum autumnale*[2]) wird als trimorph angeführt, ersteres ist wahrscheinlich, letzteres gewiss unrichtig.

Lythraceae. Von den Staubblättern der Lythraceen sagt Eichler u.a. in seiner gewohnten Kürze und Präzision: (9, II S. 471) „alle in scheinbar dem nämlichen Kreis oder die epipetalen tiefer stehend (also direct diplostemonisch) und meist kürzer als die episepalen."

Hiernach sind die epipetalen Staubblätter die inneren

[1]) E. Loew (16, S. 113) führt die Linacee *Roucheria* als trimorph an, nach einem Aufsatz von M. Kühn in der Bot. Zeitung 1867 S. 65; an dieser Stelle aber wird die Roucheria mit einem ? als trimorph genannt.

[2]) Bei blühenden Pflanzen aus dem Groninger Hortus sah ich zwar eine grosse Variabilität der Griffellängen, nicht aber in drei Abstufungen; die Staubblätter sind in zwei Quirle verteilt, die inne-

und zugleich die kürzeren; in der zitierten Stelle gab Barlow von Lythrum Salicaria an, die inneren seien die längeren. Eine einfache Beobachtung lehrt, dass Eichler recht hat; wir werden also finden, dass die Organe verteilt sind nach der hier folgenden Tabelle.

Lang	mittellang	kurz
L Stempel	epis. äuss. Stbl.	epip. inn. Stbl
M epis. äuss. Stbl.	Stempel	„ „ „
K „ „ „	epip. inn. Stbl.	Stempel

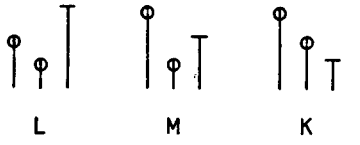


Fig. 1.

Deutlicher wird das vielleicht noch in der schematischen Figur 1 veranschaulicht, die keiner näheren Erklärung bedarf.

Nähere Angaben über die Lythraceen werden von dem Monographen der Familie, E. Koehne, gegeben. In seinem Werke „Lythraceae" (14) werden acht trimorphe Spezies beschrieben; von dreien unter ihnen enthält die Arbeit Angaben der Längen der Staubblätter aller drei Blütenformen (*Nesaea Schinzei*, S. 239, *N. sagittifolia*, S. 240 und *Decodon verticillatus*, S. 244); dabei sind die Verhältnisse so, wie unsere Fig. 1 sie angibt.

Von den Oxalidaceen schreibt Eichler (9, II, S. 303) wieder allgemein: „Stamina monadelphisch, die episepalen die längern." Wir haben hier also dasselbe Verhalten wie

ren überragten bei unserm Material die äusseren immer um etwa eine halbe Antherenlänge.

Einer Heterotristylie sieht das somit sehr wenig ähnlich. Es müsste denn schon sein, dass unsere Pflanzen, die von verschiedener Herkunft waren, alle langgriffelig waren; der geringe Unterschied der Höhenlage der Antheren und besonders die Lage der Narben, die bald die Antheren kaum überragten, bald um 4 cm., spricht stark dagegen. P. Knuth sagt in seinem Handbuch der Blütenbiologie, (13, S. 61) von *Colchicum* bloss: „Kerner giebt auch *Colchicum autumnale* als trimorph an".

bei den Lythraceen. Dass dies auch bei trimorphen Oxalidaceen zutrifft, habe ich an lebendigen Pflanzen unsers Gartens feststellen können. Zwar fehlte mir eine *Oxalis* sp. in allen drei Formen; ich beobachtete jedoch L-Pflanzen von *Oxalis variabilis* Jacq. var. *rubra*, M-Pflanzen von *O. Ortgiesii* Regel, *von O. catharinensis* N. E. B. und von *O. floribunda* Lehm. var. *rosea* und K-Pflanzen von *O. rubella* Jacq., in denen immer die Verhältnisse der Fig. 1 vorlagen.

Auch die Oxalidacee *Averrhoa Bilimbi*, eine kultivierte Pflanze unbekannter Heimat, nach Burck (3, S. 253) vielleicht eine trimorphe Art, deren M-Form er auf Java beobachtete, hat in dieser M-Form ebenfalls lange Kelchstaubblätter und kurze Kronstaubblätter, wie ich an Herbarmaterial aus Buitenzorg feststellen konnte.

Die Familie der Connaraceae hat nach Gilg (11, S. 61) meist 10 Staubblätter, von denen die epipetalen meist kürzer und nicht selten unfruchtbar sind.

Dass die Familie eine grosse Zahl trimorpher Arten enthält, wird von Burck angegeben (3, S. 251); eine Beschreibung einer Art mit seinen drei Formen konnte ich jedoch nicht auffinden. Es gibt nach ihm auch einige dimorphe Arten, die aus trimorphen entstanden sein sollen, wo aber die kurzen Staubblätter steril geworden sind. Dass in diesen die epipetalen Staubblätter immer die kürzeren sind, konnte ich an Herbarmaterial bei den folgenden Arten feststellen.

Connarus macrurus Gilg, Herb. G. Zenker, Flora v. Kamerun no 3061. Epipetale Staubblätter steril, sehr kurz.

Connarus Smeathmannii DC Herb. G. Zenker, Flora v. Kamerun no 2878; idem.

Wir finden also bei allen drei bekannten Familien mit Heterostylie unter den Dikotyledonen immer dasselbe: die episepalen Staubblätter können nur die lange und die mittellange Form, die epipetalen die mittellange und die kurze Form annehmen.

Das ist gewiss kein Zufall; bei den diplostemonen Dikotyledonen ist der epipetale Staubblattkreis öfters schwächer als der episepale und hat auch oft Neigung zum Schwinden.

Für die Heterotristylie sind zwei Staubblattarten in der Blüte erforderlich; die schon bestehende Differenz der beiden Kreise wird nun in diesen Blüten in der genannten Weise dafür ausgenutzt.

Gehen wir jetzt zu der einzigen monokotyledonen Familie mit Heterostylie über, so ist es äusserst merkwürdig, dass wir dort eine ganz andere Grundlage finden, auf der die Heterotristylie beruht, nämlich die der Zygomorphie.

Von den Pontederiaceen finden wir bei Eichler (9, I, S. 165), dass es zwei Staubblattquirle gibt; der äussere Quirl hat ein medianes vorderes Glied. „In den zygomorphen Blüthen nehmen die Stamina nach rückwärts an Länge schrittweise ab und haben meist auch schrittweise tiefere Insertion".

Quirlweise Längenunterschiede sind somit nicht vorhanden, und in den trimorphen Blüten finden wir dementsprechend folgende Verhältnisse:

	Lang	mittellang	kurz
L	Stempel	vordere Staubbl.	hintere Staubbl.
M	vordere Staubbl.	Stempel	„ „
K	„ „	hintere Staubbl.	Stempel

Dass dieses so ist, konnte ich an dem folgenden Material erkennen.

Von lebendigen blühenden Pflanzen standen mir zur Verfügung:

Eichhornia speciosa Kunth (E. crassipes Solms), M-Form, *E. azurea* Kunth, L-Form.

In einer Blüte dieser letzten Art war die Länge des freien Teiles des Filamentes sehr kurz, zusammen mit der Anthere 2—3 mm, die Filamente waren aber auf dem Perigon an sehr verschiedenen Stellen inseriert, und zwar

das median vordere in 23 mm Höhe, die beiden seitlich vorderen auf 20 und 19 mm, die beiden seitlich hinteren auf 14 und 13 mm und das median hintere auf 10 mm.

Von Herbarmaterial konnte ich beobachten *Pontederia cordata*, M-Form (aus Biltmore) und K-Form (Gartenherbarium Groningen).

Obschon also zwei Staubblattquirle vorhanden sind, so ist es die Differenz zwischen Vorder- und Hinterseite der Blüte, also zwischen den beiden Polen der Symmetrale, welche die erforderlichen Unterschiede der beiden Staubblattarten liefert.

Dabei bleiben die drei vorderen Staubblätter unter sich ungleich, ebenso wie die drei hinteren; die drei vorderen, von denen eins dem äusseren, zwei dem inneren Kreis angehören, geben ihre verschiedene Herkunft darin kund, dass das mittlere am höchsten steht oder am längsten ist. [1])

Darwin hat den Unterschied zwischen dieser Heterotristylie und derjenigen von den Dikotyledonen zwar gesehen, aber weil ihm derartige Sachen ganz fern lagen, nicht klar zum Ausdruck gebracht. Er sagt nur (7, S. 185) von Pontederia, wenn er sie mit den übrigen Heterotristylen vergleicht: „the three longer stamens alternate with the three shorter ones, whereas in Lythrum and Oxalis the long and short stamens belong to distinct whorls."

Die Sache wird nicht weniger interessant, wenn man bedenkt, dass *Lythrum* ebensogut zygomorph ist, dieses aber nicht für die Heterostylie ausnützt.

[1]) Es ist ganz merkwürdig, dass in derselben Familie noch eine andere Differenzierung von zwei Staubblattarten auftritt, nämlich zwischen dem median vorderen Staubblatt und den fünf andern. Ersteres kann bei *Heteranthera* und *Monochoria* ganz besonders ausgebildet sein, mit einer sehr grossen, blauen Anthere statt einer gelben, und mit einer eigentümlichen Spornbildung am Filament, in der Form eines aufwärts gekrümmten Hakens; vergl. darüber Solms Laubach. (15)

Wie aber die Trimorphie sein mag, mit quirlweise verschiedenen Staubblättern oder mit vorn und hinten verschiedenen, jedenfalls hat die eine Gruppe von Staubblättern nur zweierlei Plastik, der Stempel dreierlei; auch dieses wird wohl kein Zufall sein. Stellen wir uns einen Augenblick vor, wie es hätte sein können, wenn jede Staubblattgruppe ebenfalls dreierlei Plastik gehabt hätte. Dies wäre in zwei verschiedenen Weisen möglich gewesen, die in Fig. 2 veranschaulicht worden sind. Dabei stellt in jeder Figur das linke Staubblatt den äussern Quirl oder die vordere Gruppe dar, das zweite den innern Quirl oder die hintere Gruppe.

Wenn wir diese beiden im Grunde ähnlichen Lösungen des Problems mit der in Fig. 1 dargestellten von der Natur gewählten vergleichen, so hat letztere den grossen Vorzug, dass die beiden Staubblattgruppen dort immer zu einander in dem nämlichen Verhältnis stehen, während in Fig. 2 eine bestimmte Gruppe bald kleiner, bald grösser ist als die andere..

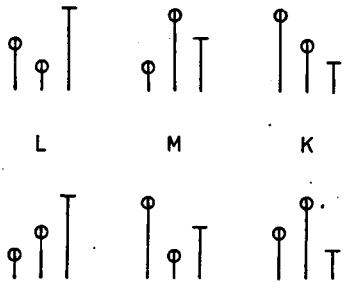


Fig. 2.

Theoretisch sind noch fünf andere Lösungen denkbar, wo jede Staubblattgruppe zweierlei Plastik aufweist. Eine davon erhalten wir aus Fig. 1 durch Vertauschung der beiden Antherengruppen in allen Blütenformen, die andern kann man sich leicht selber zeichnen; diese letzteren vier Lösungen haben sämtlich wieder den Nachteil, dass eine bestimmte Staubblattgruppe bald kürzer, bald länger ist als die andere.

Wenn bei der Entstehung der Heterotristylie eine bestehende Grössendifferenz zweier Staminalgruppen benutzt werden soll, so ist also von den acht theoretisch denkbaren

Anordnungen nur eine im stande, die Grössendifferenzen beizubehalten; die sieben andern kehren das Verhältnis in eine oder mehrere der Blütenformen um.

Bei den Dikotyledonen war es der Unterschied zwischen den auch sonst öfters stärkeren episepalen und den schwächeren epipetalen Staubblättern, der zu der bestehenden Trimorphie führte, bei den Monokotyledonen der Gegensatz zwischen den besser entwickelten vordern und den zurückgebliebenen hintern Staubblättern; bei den Pontederiaceen ist diese Förderung für Staubblätter und Fruchtblätter charakteristisch, während bei dem Perigon die umgekehrte Förderung besteht.

§ 6. Die gleichlangen Staubblätter der verschiedenen Blütenformen.

Das im vorigen Paragraphen beschriebene Verhalten wird uns durch die zuletzt angeführten Betrachtungen einigermassen erklärlich. Dennoch bleibt es merkwürdig genug. Dieselben drei Gruppen Erbfaktoren, welche bei den Fruchtblättern je eine verschiedene Plastik hervorbringen, müssen auf die Staubblätter bald gleich, bald verschiedenartig einwirken; leicht vorstellbar ist das nicht.

Die Erbformeln für Lythrum und für Oxalis sind jetzt mehr oder weniger bekannt. Für Lythrum gibt East an (8):

L $\frac{a \quad ma \quad mb}{a \quad ma. \quad mb}$

M $\frac{a\ Ma\ Mb}{a\ ma\ mb}$ oder $\frac{a\ Ma\ mb}{a\ ma\ mb}$ oder $\frac{a\ ma\ Mb}{a\ ma\ mb}$ oder $\frac{a\ Ma\ mb}{a\ ma\ Mb}$

K alle Kombinationen von M, wobei $\frac{a}{a}$ durch $\frac{A}{a}$ ersetzt wird.

Für Oxalis gibt von Ubisch an (22):

L D D B b oder D D b b oder D d b b oder d d b b mit C c oder c c.

M D D B B oder D d B B oder d d B B oder D d B b oder d d B b mit C c oder c c.

K alles mit C C.

Ganz sicher sind diese Formeln noch wohl nicht. Jedenfalls aber müssen die Formeln für **L** und die für **M** auf die epipetalen Staubblätter gleichartig einwirken, die für **M** und **K** auf die episepalen, und die für **L** und **K** müssen durch ihren Wirkungen aus den sonst verschiedenen Quirlen etwas Gleiches hervorbringen können. Bei Lythrum würde es noch gelingen, sich die Sache so auszulegen: die episepalen Staubblätter werden mittellang unter dem Einfluss von ma mb; lang unter dem Einfluss von Ma oder Mb; die epipetalen werden dagegen durch aa kurz, durch Aa mittellang. Bei den Formeln von Oxalis ist eine analoge Vorstellung jedoch weniger einleuchtend.

Es fragt sich deshalb zunächst: sind wirklich die anscheinend gleichen Staubblätter aus verschiedenen Blütenformen identisch? Oder sind z.B. **M l** und **K l** zwar der Hauptsache nach ähnlich, im Wesen aber, weil sie durch verschiedene Faktoren bedingt sind, dennoch verschieden? Gibt es also nicht drei, sondern sechs Staubblattformen, die alle verschieden sind?

Wenn dies so wäre, so würde die grosse Ähnlichkeit von **M l** mit **K l**, von **L m** mit **K m** und von **L k** mit **M k**, die jedenfalls nicht zu leugnen ist, eine neue höchst merkwürdige Eigenschaft der Heterostylie darstellen.

Wenn wir nun in der Literatur nach Angaben, die uns hier Auskunft geben können, umschauen, so ist die Ernte nicht sehr reichlich. Zunächst finden wir bei D a r w i n, dass der Pollen von Lythrum in fünf Arten auftritt (6, S. 188, 7, S. 162). Diese Mitteilung, die anfangs nicht ganz einleuchtend ist, erklärt sich folgendermassen. Bei der Bestäubung der M-Narben durch die sechs Pollenarten findet er völlige Fertilität für die beiden legitimen Befruchtungen, also für **L m** und **K m** und für die vier illegitimen Befruchtungen vier verschiedene Grade; **L k** gibt nämlich auf M-Narben 54 % Samenkapseln, **M l** 25 %, **M k** 0 % und **K l** 93 %. Man kann natürlich fragen,

ob die M-Narben für alle sechs Pollenarten einen zuverlässigen Prüfstein bilden; auch wird vielleicht eine nähere Untersuchung nicht immer genau dasselbe ergeben. Stellt man die Zahlen Darwins etwas anders auf, so finden wir, dass in seinen Versuchen **M 1** und **K 1** folgendes ergaben:

Prozent Samenkapseln

Narbe	mit **M 1**	**K 1**
L	38	84
M	25	93
K	0	0

Für **K 1** also eine deutlich höhere Potenz.

Ebenso ergaben sich für die beiden kurzen Staubblätter:

Prozent Samenkapseln

Narbe	mit **L k**	**M k**
L	0	0
M	54	0
K	83	61

Für **L k** also höhere Potenz.

Für die beiden mittellangen Staubblätter zeigten sich dagegen keine merklichen Unterschiede:

Prozent Samenkapseln

Narbe	mit **L m**	**K m**
L	0	0
M	92 (wahrsch. 100)	100
K	0	0

Also wieder die fünf Pollenarten Darwins.

Wenn dieses sich bestätigen würde, wäre damit also schon erwiesen, dass wenigstens in der Fertilität **M 1** und **K 1** verschieden wären, ebenso wie **L k** und **M k**; dass **L m** und **K m**, die dazu verschiedenen Quirlen angehören, identisch sein sollten, wäre dann natürlich ausgeschlossen.

Grossen Wert für unsere Zwecke möchte ich diesen Tatsachen aber nicht beilegen. Wir haben eine Prüfung der Eigenschaften der Pollenarten durch die an sich so verschiedenen drei Arten von Narben, ausserdem spielt in

dem Ergebnis der Samenbildung nicht nur die Plastik der Anthere, sondern auch die Erbformel der Pollenzellen und die der Eizellen vielleicht eine grosse Rolle.

Es wäre aber fast undenkbar, dass, falls zwischen **M l** und **K l** u.s.w. wirkliche Unterschiede vorlagen, diese sich nicht auch in den sichtbaren, rein morphologischen Eigenschaften der gleichlangen Staubblätter zeigen würden; und wäre die Annäherung eine noch so grosse, kleine Unterschiede würden bei der verschiedenen Bedingtheit der Form doch wohl übrig geblieben sein.

Genügend genaue Beschreibungen von den drei Formen einer heterotristylen Pflanze sind aber in der Literatur, soviel mir bekannt, nicht vorhanden.

Koehne gibt, wie gesagt, in seinen „Lythraceae" einige Angaben von den Staubblattlängen von drei trimorphen Pflanzenarten. Nur von *Decodon verticillatus* gibt er die Längen in mm an; die Ausmasse sind für die zu vergleichenden Staubblattpaare etwa gleich: **M l** 13—18 **K l** 14—18; **L m** 9—12, **K m** 6—14; **L k** 3—6, **M k** 4—7 mm.

Bei den beiden Nesaea-Arten gibt er nur an, um wieviel die Stamina aus der Kelchröhre hervorragen; dabei sind seine Angaben für die Staubblattpaare nicht ganz gleich. Man könnte daraus berechnen:

Nesaea Schinzei.

M l und **K l** beide 3 mal der Kelch.

L m 2 mal der Kelch, **K m** 2.4 mal.

L k und **M k** nicht ganz gleich, **L k** 1 mal der Kelch oder mehr, **M k** etwas mehr als der Kelch.

Nesaea sagittifolia.

M l gut zweimal, **K l** dreimal der Kelch.

L m nicht ganz zweimal der Kelch, **K m** fast dreimal.

L k und **M k** gleich.

Mehr erfahren wir über zwei Oxalis-Arten bei Eliot und Trelease (10). Eliot mass von 100 ohne Wahl abgepflückten Blüten von *O. Suksdorfii* die Längen von den

Sporophyllen in mm. Aus den gegebenen Zahlen ersehen wir folgendes:

Staubblätter	längste	kürzeste	Durchschnittswert
M l	11.0	5.0	9.11
K l	12.7	7.8	9.78
L m	6.0	4.2	5.09
K m	9.5	7.0	7.77
L k	5.0	3.6	4.10
M k	5.6	3.2	4.50

Bei der ausserordentlich grossen und stark transgressiven Variabilität sind die Durchschnittswerte für die langen und für die kurzen Staubblätter ziemlich gleich; die beiden **m**-Stamina sind jedoch deutlich ungleich.

Und zwar, wie bei den beiden oben genannten *Nesaea*-Arten, die **L m** kürzer als die **K m**. Weil die **L m** die episepalen Staubblätter sind, die sonst am längsten sind, ist das ganz merkwürdig. Dasselbe finden wir dann abermals in *Oxalis violacea*, von der Trelease 81 Blüten in derselben Weise gemessen hat; auch hier ist die Länge von **L m** nur wenig grösser als die der **k**-Stamina, während die **K m** deutlich länger sind.

Wir müssen also annehmen, dass die Faktoren, welche die Griffel in **L** so stark verlängern, die episepalen Filamente stark verkürzen, sodass diese Staubblätter fast ebenso kurz werden wie die epipetalen, und dass die Faktoren, welche die Griffel in **K** verkürzen, die epipetalen Filamente ihrerseits deutlich verlängern.

Hiermit ist also eigentlich schon erwiesen, dass jede Staubblattart ihre eigene Plastik hat, wenigstens dass **L m** und **K m** sehr verschieden sein können. Nähere Untersuchungen bleiben aber sehr erwünscht.

KAPITEL III.

EIGENE UNTERSUCHUNG UEBER LYTHRUM SALICARIA.

§ 7. Das Material.

Das Material, das ich für die Untersuchung benutzte, war insgesamt wildwachsend von einer geschützten Stelle in Paterswolde in der Nähe von Groningen, genannt „'t Elsburger Onland". Hier wächst die Pflanze sehr reichlich, teils an den Uferrändern von Gräben und kleinen Wasserflächen, teils auch auf festem Boden in einigen Wiesen, die seit zwei Jahren nicht mehr gemäht oder beweidet wurden.

Eigentlich wäre es natürlich besser gewesen, die Beobachtungen nicht an wildwachsenden Pflanzen anzustellen, sondern an unter gleichen Bedingungen kultivierten Pflanzen, von denen die Erbformel bekannt war. Da es nämlich nach East von M- und K-Pflanzen je vier Arten gibt, so wäre möglich, dass diese sich in einigen Merkmalen etwas verschieden verhalten würden. Solche Pflanzen standen mir jedoch nicht zur Verfügung.

Ich hatte anfangs vor, das Material lediglich den Wiesen zu entnehmen, der Gleichförmigkeit der äusseren Verhältnisse wegen. Als aber das kalte und nasse Frühjahr 1927 den Wuchs von Lythrum auf diesen Wiesen sehr beeinträchtigte, so dass viele Stengel ihre Spitzen einbüssten, nahm ich den grössten Teil des Materials von den Uferrändern, wo es nicht so gelitten hatte und eher blühte; später, als die Wiesenpflanzen sich erholt hatten, nahm ich auch einen Teil der Pflanzen von dort. Für die Untersuchung wurden nur mittelstarke oder kräftige Pflanzen ausgewählt mit einer unversehrten Hauptachse, die noch nicht zu lange blühten, sodass an der Spitze noch ein Teil der Infloreszenz im Knospenzustande verharrte. Von dieser Hauptachse wurde zunächst die höchstgestellte Blüte genommen; es wurde denn kontrolliert, ob dieses die

Hauptblüte aus der Achsel der Braktee war. Auf diese Weise waren die untersuchten Blüten morphologisch gut vergleichbar; auch waren die so gewählten Blüten immer jung, nur eben geöffnet.

Von dieser Blüte wurde dann der Kelchtubus an der Hinterseite aufgeschnitten, links von dem medianen Kelchnerv; nachher wurde der Kelchtubus hart über dem Discus abgetrennt, so dass alle Staubfäden an dem Tubus verblieben. Dann wurde der Tubus aufgerollt mit der Innenseite nach oben, und mit einer Starnadel, die zwischen Tubus und Staubfäden geführt worden war, über den Insertionen der Staubfäden abermals quer durchgeschnitten. So erhielt ich einen Streifen des Kelchtubus, in dem alle Staubblätter noch inseriert waren; dieser wurde in Glyzerin auf einen Objektträger gelegt und aufgehoben. Von jeder Infloreszenz wurde dann noch von der nächsthöheren Braktee ebenfalls die Hauptblüte genommen, welche nach dem Gesagten noch im Knospenzustande war, aber nahe daran war, sich zu öffnen.

Diese wurde in ähnlicher Weise geöffnet, hier wurden aber nur die Antheren aus den Knospen entfernt und in verdünntes Glyzerin gelegt, jedesmal die zwei Antherenarten gesondert. In diesen Knospen waren die Antheren noch gar nicht oder in sehr geringem Masse geöffnet; an den so erhaltenen Präparaten konnten die Antheren studiert werden. Bei längerem Liegen im Glyzerin kamen dann noch die Pollenkörner zum Teil heraus, so dass die Präparate ebenfalls geeignet waren zur Beobachtung des Pollens.

Ausserdem wurde der Stempel aus der Blüte sofort gemessen, dann wurden beide Griffel, aus Blüte und Knospe, in das Präparat mit den Staubblättern gelegt.

Weil die Pflanzen sich später im Sommer vielleicht anders verhalten würden als am Anfang der Blütenperiode, wurden jedesmal drei Pflanzen, von jeder Form eine,

nach einander untersucht. Jede untersuchte Pflanze wurde markiert, um der Gefahr einer abermaligen Benutzung derselben Pflanze vorzubeugen und um auch nötigenfalls an derselben Pflanze später noch nähere Beobachtungen anstellen zu können. Die Präparate wurden mit derselben Absicht im Freien angefertigt, sodass die Infloreszenzen nicht abgepflückt zu werden brauchten; für die Herstellung der Präparate von den Pflanzen der Uferränder benutzte ich ein kleines Ruderboot.

Von jeder Form wurden im ganzen 15 Pflanzen in dieser Weise behandelt; die ersten 5 von den Uferrändern vom 30. Juli bis 7. Aug.; die zweiten 5 ebenfalls von den Uferrändern vom 11. bis 13. August, die letzten 5 von der Wiese vom 16. bis 19. August.

Auch bei der Verarbeitung des Materials im Laboratorium wurden die Bestimmungen an den zusammengehörigen Pflanzen, also z.B. an **L** 1, **M** 1 und **K** 1 soviel wie möglich am selben Tage und jedenfalls nacheinander ausgeführt. Das erscheint vielleicht etwas übertrieben, dennoch glaube ich, dass die gute Übereinstimmung der Zahlen, die aus den Tabellen in den folgenden Paragraphen hervorgehen wird, nur dieser Vorsichtsmassregel zu verdanken ist. Denn erstens handelte es sich bei den Messungen oft um ganz kleine Unterschiede, die bei dem Liegen in Glyzerin sich vielleicht durch Schrumpfen oder durch Aufspringen der Antheren ändern konnten; zweitens aber, und das ist wichtiger, war die Weise, in der die Messungen vorgenommen wurden, natürlich kleinen Schwankungen und Änderungen ausgesetzt; kleine Verbesserungen werden während der Arbeit ja leicht unwillkürlich angebracht. Wenn nun erst alle **L**-Präparate, dann die **M** und schliesslich die **K** gemessen worden waren, so hätten sich daraus sofort systematische Unterschiede entwickelt; jetzt war der Einfluss etwaiger Änderungen gleichmässig verteilt und damit für die Vergleichung wirkungslos.

§ 8. Die Längen von Stempeln und Filamenten.

Für unsere Zwecke hätte es eigentlich genügt, wenn nur die Staubblätter untersucht, und die Stempel ausser acht gelassen worden wären.

Weil aber bei der Beurteilung der Staubfädenlängen auch die Kenntnis der Korrespondenz mit den Griffellängen erwünscht ist, so wurde ebenfalls von den Stempeln der Blüten einiges bestimmt. Die Stempel, deren dicke Fruchtknoten nicht ohne weiteres in die Präparate aufgenommen werden konnten, wurden auf dem Felde mittelst Präparierstativ und hölzernem Lineal auf ¼ mm genau gemessen; dabei wurden Totallänge und Fruchtknotenlänge notiert. Die Narben waren zu klein, um Unterschiede feststellen zu können, sie sind im allgemeinen etwa ½ mm lang, und wurden für die Berechnung der Griffellänge aus den beiden gemessenen Zahlen auf ½ mm berechnet.

Die Filamente wurden später etwas genauer gemessen; die k-Filamente unter dem Mikroskop[1]) mit schwacher Vergrösserung (a 3 + 2) in Zehntel-Millimetern; die m- und l-Filamente unter dem Präparatierstativ auf ¼ mm. Dabei wurde das Präparat auf ein Glaslineal von Zeiss mit zuverlässiger Millimetereinteilung gelegt, und die Filamente wurden mit Nadeln zurecht gelegt. Aus den sechs

[1]) Diese und alle folgenden Messungen unter dem Mikroskop führte ich mittels eines kleinen Abbe'schen Zeichenprismas und eines auf den Tisch gelegten Massstabes aus. Diese Methode, welche von Moll beschrieben wurde (17, S. 79), hat den Nachteil, dass nur in der Mittellinie des Feldes die Messung genau ist, sodass die Objekte jedesmal in die Mitte des Feldes gebracht werden müssen. Sie hat aber den grossen Vorteil, dass man direkt in mm oder in μ misst, und dass die Beobachtungen, bei verschiedenen Linsenkombinationen gemacht, sofort ohne weiteres zusammengetragen werden können. Jede Messung ist natürlich mehr oder weniger von einer Abrundung begleitet; wenn man willkürliche Einheiten auf das metrische System umrechnen muss, muss man entweder abermals abrunden oder die Zahlen mit einer Scheingenauigkeit anführen.

Pflanze No.	Langgriffelige Pflanzen					Mittelgriffelige Pflanzen					Kurzgriffelige Pflanzen				
	Fruchtkn.	Griffel.	Stempel.	m-Fil.	k-Fil.	Fruchtkn.	Griffel.	Stempel.	l-Fil.	k-Fil.	Fruchtkn.	Griffel.	Stempel.	l-Fil.	m-Fil.
1	—	—	—	7.2	3.6	—	—	7½	9.4	3.5	—	—	4½	10.8	6.9
2	—	—	11	6.2	3.1	2½	5	8	11.5	3.7⁵	—	—	5	10.2⁵	6.3
3	2	7½	10	5.5	2.5	2¼	6¼	9	10.0	3.5	2	1½	4	8.2⁵	5.9⁵
4	2½	9	12	5.9	2.9⁵	2	5	7½	9.4⁵	2.8	2	1½	4	9.7	6.2⁵
5	1¾	10¼	12½	7.2	3.9	2	5½	8	9.4	3.0	2½	1½	4½	9.0	6.2
6	2¼	8¾	11½	6.4	3.6	2	4½	7	9.1	3.0	—	—	—	9.3⁵	5.8
7	2½	8	11	5.5	2.9⁵	2	5	7½	9.2	2.8	2	2½	5	10.3	6.5
8	2	8½	11	5.9	3.3	2¼	5¾	8½	9.3	3.0	2	1	3½	9.8	6.1
9	2½	9½	12½	5.7	3.0	2	5	7½	9.4	3.6	2	1	3½	7.3	4.7
10	2	8½	11	5.3	2.7	2	4¾	7¼	8.9	2.7	2¼	1¼	4	9.7⁵	6.4
11	2½	9¼	12¼	5.5	3.0	2¼	4¼	7	8.7	2.9⁵	—	—	—	9.1	5.2⁵
12	2¼	7¼	10	6.0	3.2	2¼	5¾	8½	10.1	3.0⁵	2	1½	4	9.1	6.1
13	2¼	9½	12¼	5.6	2.9	2	5	7½	9.2	3.0	2	1¼	3¾	7.2⁵	4.9
14	2¼	8¾	11½	5.2	2.8	2¼	4¾	7½	8.6	2.5⁵	2¼	1¾	4½	9.3	5.6
15	2	7	9½	6.0	3.1	2¾	5	8¼	10.0	3.5⁵	2½	1¼	4¼	9.6	6.4
1— 5	2.1	8.9	11.4	6.4	3.2	2.2	5.4	8.0	9.9⁵	3.3	2.2	1.5	4.4	9.6	6.3
6—10	2.2⁵	8.6⁵	11.2	5.8	3.1	2.0⁵	4.9	7.5⁵	9.2	3.0	2.1	1.4	4.0	9.3	5.9
11—15	2.2⁵	8.3⁵	11.1	5.7	3.0	2.3	4.9⁵	7.7⁵	9.3	3.2	2.2	1.4	4.1	8.9	5.6⁵
1—15	2.2	8.6	11.3	5.9	3.1	2.2	5.1	7.8	9.5	3.2	2.1	1.5	4.2	9.3	6.0

(oder selten weniger) Einzelstaubfäden wurden dann in nachher angegebener Weise Durchschnittswerte in Zehntel-mm berechnet.

Diese Zahlen sind auf S. 302 in einer Tabelle zusammengestellt worden.

Ich möchte noch bemerken, dass die Masse folgendermassen genommen sind: die Fruchtknoten wurden von der Einschnürung oberhalb des Diskus an gemessen; die Griffel wurden gerade gehalten oder gedacht; die Filamente wurden von der Insertionsstelle im Kelchtubus bis zu der Anheftung in der Mitte des Konnektivs gemessen; alle Zahlen der Tabelle sind in mm angegeben.

Wenn wir diese Tabelle betrachten, so fällt zuerst auf, dass alle Zahlen ziemlich stark fluktuieren. Die Fruchtknoten z.B. gehen von 1¾ bis 2¾, und alle andern Organe variieren in analoger Art.

Dennoch sind die Durchschnittswerte ziemlich konstant; es genügen offenbar fünf willkürlich gewählte Pflanzen, um eine ungefähre Vorstellung von den mittleren Werten zu bekommen.

Die drei Fruchtknotenarten sind augenscheinlich innerhalb der Grenzen der Beobachtungsfehler gleich, etwa 2.2 mm.

Weil Darwin bekanntlich in den Früchten ungleiche Samenmengen fand (im Durchschnitt in L-Früchten 93, in M 130, in K 83½ Samen pro Frucht) so wären Längenunterschiede in den Fruchtknoten gar nicht befremdend gewesen; sie sind in unserm Material aber nicht oder jedenfalls sehr schwach ausgebildet gewesen.

Die Griffellängen[1]) sind sehr gleichartig abgestuft; 8.6 bei L, 5.1 bei M, 1.5 bei K; Unterschiede 3.5 und 3.6 mm.

[1]) Die Narbenlängen sind in der Tabelle nicht angegeben; für unsere Zwecke sind sie auch nicht wichtig. Weil das Material aber einmal da war, und die Narbenbreite im Gegensatz zur Länge leicht zu messen war, so stellte ich noch fest, dass auch diese Breite der Narben sehr variabel war (in den Blüten meistens grösser als in den

Wir kommen jetzt zu den Längen der Staubfäden, deren Mittelwerte für jede Blüte in der Tabelle angegeben worden sind. Diese Längen sind in der Tat in so merkwürdig komplizierter Weise abgestuft, wie man es vielleicht kaum in einem andern Pflanzenorgan finden wird. Einerseits werden die Längen nämlich von der Trimorphie, andererseits von der Zygomorphie beherrscht.

Schon Darwin schreibt von den K-Staubblättern: (6, S. 170) „their ends are upturned, and they are graduated in length, so as to form a triple row — both which characters are here much more marked than with the longer stamens, which vary in these respects".

In den Messungen kam dieses sehr deutlich und schön zum Ausdruck. Als Beispiel führe ich hier von jeder Form eine Blüte an. Ich fand die Längen der Filamente in L 4 wie in folgender Aufstellung:

$5\frac{3}{4}$

$5\frac{3}{4}$ $5\frac{3}{4}$

2.6 2.6

3.0 2.9

3.3 3.3

6 6

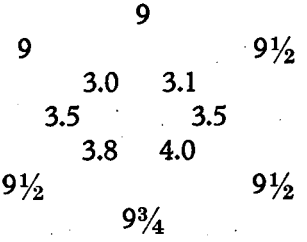
6

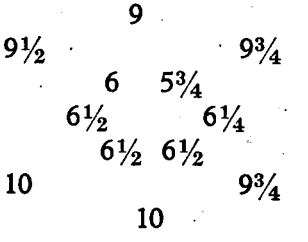
Knospen). Die von L waren aber in Durchschnitt deutlich am breitesten, die von K am schmalsten. Ich gebe hier bloss die Durchschnittswerte und die extremen Varianten in nachstehender Tabelle wieder. Eine gute Abstufung lässt sich in diesen Zahlen nicht leugnen.

Breite der Narben in mm	in den Blüten			in den Knospen		
	L	M	K	L	M	K
Durchschnittswert	1.08	0.87	0.81	0.94	0.79	0.72
breiteste Narbe	1.26	1.03	1.00	1.17	1.18	0.98
schmalste Narbe	0.94	0.73	0.64	0.82	0.67	0.55

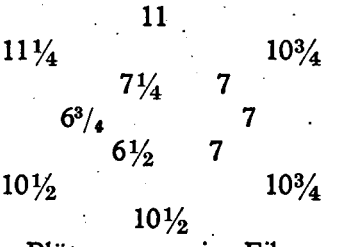
Also die drei vorderen **L m** je 6 mm, die drei hinteren 5¾ u.s.w. Hieraus nahm ich als Durchschnittswerte **L m** 5.9 **L k** 2.9⁵. Eine derartige Regelmässigkeit ist gar keine Ausnahme; ich führe hier **L 4** an, weil es die erste **L**-Blüte war, deren Staubblätter alle unversehrt in dem Präparat lagen.

Ein gleiches Regelmass finden wir in den **M**-Blüten; in den **K**-Blüten, denen die **k**-Staubblätter abgehen, ist dieses jedoch viel weniger deutlich. Als Beispiele führe ich die Längen von **M 1** und **K 4** an.





Durch diese Längenunterschiede ist, wie Darwin beschrieb, in den **k**-Staubfäden die Zygomorphie sehr ausgeprägt; schon aus diesen Filamenten ist die Lage der Symmetrale in **L** und **M**-Blüten meistens ganz klar. Nur in **K**-Blüten ist dies weniger der Fall, in einigen Blüten ist die Symmetrale aus diesen Längen gar nicht zu ermitteln. So hatte z.B. **K 1**:



In denjenigen Blüten, wo ein Filament fehlte, etwa durch Insektenfrass oder durch Präparationsfehler, wurde für die Ermittelung des Durchschnitts das symmetrisch gegenüberliegende doppelt gerechnet.

Wenn wir nun die so erhaltenen Durchschnittswerte aus der Tabelle vergleichen, so finden wir, wie bei den Griffellängen, eine ziemlich starke Variation, die Mittelwerte sind aber dennoch wieder sehr genau auf einander abgestimmt.

Zunächst stellt sich heraus, dass die beiden zu vergleichenden Paare, im Gegensatz zu den Befunden Eliots und Treleases an Oxalis, keine nennenswerten Unterschiede zeigen.

M l und **K l** mit 9.5 und 9.3, **L m** und **K m** mit 5.9 und 6.0, **L k** und **M k** mit 3.1 und 3.2 sind einander innerhalb der Beobachtungsfehler gleich. Auch die **L m** und **K m**, die doch verschiedenen Quirlen angehören, und die bei Oxalis so deutlich ungleich ausgebildet waren, sind von der Trimorphie normalisiert. Unsere Hoffnung, etwaige Unterschiede in der Plastik der Staubblattpaare aufzufinden, hat sich also bei diesen Längenverhältnissen nicht erfüllt; die Anpassung ist dazu eine zu vollkommene.

Die Unterschiede bei den Griffellängen zwischen den drei Formen waren 3.5 und 3.6 mm; hier finden wir den Unterschied zwischen l- und m-Staubfäden als 3.3, 3.4, 3.5 und 3.6 mm, die zwischen **m** und **k** als 2.7, 2.8, 2.8 und 2.9, also etwas niedriger.

Diese geringeren Zahlen der Pflanze als eine Unvollkommenheit der Anpassung vorzuwerfen, wäre eine zu rasche Folgerung, denn die Sache ist nicht so einfach.

Erstens sind die beiden Staubblattquirle nicht gleich hoch inseriert; auf den Gewebestreifen des Kelchtubus war dies sehr genau zu beobachten. Bei allen drei Formen waren die episepalen Staubblätter immer höher gestellt, wie Eichler es auch für die Familie allgemein angibt; der Unterschied in der Insertionshöhe schwankte zwischen 0.1 und 0.5 mm und war im Durchschnitt bei allen drei Blütenformen 0.25 bis 0.3 mm.

Die Höhenunterschiede zwischen l- und m-Antheren

werden dadurch statt 3.3 bis 3.6, wie oben berechnet, zu 3.4, 3.6, 3.6, 3.8; im Durchschnitt also 3.6, und diejenigen zwischen **m** und **k** statt 2.7 bis 2.9 mm nunmehr 2.8, 2.9, 3.0, 3.1; also wird die Übereinstimmung mit den Unterschieden der Griffellängen schon etwas besser.

Dazu haben wir noch mit der Einkrümmung der Spitzen der **k**-Filamente zu rechnen; durch diese können die **k**-Antheren in ihrer Lage etwas niedriger gestellt sein als die andern Antheren, deren Filamente weniger gekrümmt sind. Auch waren die **l**- und die **m**-Filamente unter der Lupe, die **k** unter dem Mikroskop gemessen; die Vergleichbarkeit der Zahlen von **m** und **k** war also weniger gut. Alles dies mag die letzten Zehntel Millimeter vielleicht noch zum Teil ausgleichen, genaueres kann ich darüber nicht anführen.

Zwischen den drei Staubblattetagen war trotz aller Variation merkwürdig wenig transgressive Variabilität. Wenn ich von allen individuellen Filamenten, die ich gemessen habe, die Variation der Länge zusammenstelle, so finde ich:

M l	11¾—8	**L m**	7¾—4¾	**L k**	4.2—2.2
K l	11¼—6¾	**K m**	7¼—4½	**M k**	4.1—2.2

Die einzige Transgression ist also zwischen **K l** und den beiden **m**-Filamenten, von denen die **K m** noch etwa ¼ mm tiefer inseriert stehen.

Es ist mir deshalb ein Rätsel, wie Bonnier von der Heterostylie schreiben konnte (2, S. 242) „il n'est pas vrai de dire que ces espèces sont dimorphes, elles sont polymorphes; et l'on trouve entre une fleur presque mâle [sic!] et une fleur presque femelle tous les cas de transition imaginables. Dans certains cas, où le fait était trop évident au premier abord, on a décrit la plante comme ayant des fleurs trimorphes, par exemple le Lythrum Salicaria; il est bien facile de s'assurer qu' il n'y a pas trois formes de fleurs seulement chez cette espèce, mais une infinité".

Fragen wir zuletzt, wie die Höhenlagen der Narben und der Antheren in den Blüten mit einander übereinstimmen. Weil wir den Krümmungen der Filamente und der Griffel keine Rechnung getragen haben und weil die Stempel frisch, im lebendigen Zustande, die Filamente später, in Glyzerin, gemessen wurden, wobei sie vielleicht etwas eingeschrumpft waren, so können wir aus unsern Messungen nie ein genaues Resultat bekommen. Aus dem Gesagten ist aber klar, dass an dieser Uebereinstimmung jedenfalls nicht viel fehlen kann. [1])

Eine direkte Beobachtung stellte ich darüber am 7. September, also ziemlich spät im Sommer, bei zwei Pflanzen jeder Form an, denen ich je eine junge Blüte entnahm. Durch Entfernung des Kelchtubus oberhalb der Staubfadeninsertionen wurden die Sporophylle alle frei; unter dem Präparierstativ bestimmte ich die natürlichen Höhenlagen, gerechnet von der Ansatzstelle der Blüte am Stiel, alle Krümmungen mitgerechnet.

Dabei fand ich folgendes:

Pflanze	Lange Organe	Mittlere Organe	Kurze Organe
L	12	6½—8½	3½—5½
L	11	6½—8½	3½—5½
M	10—11	6	3 —5
M	11 —12½	7	4½—6½
K	11½—13½	7½—9	4½
K	12 —13½	7½—9	5

[1]) Versuchen wir es dennoch, so müssen wir damit rechnen, dass der Fruchtknoten etwa ¼ mm oberhalb der Insertion des Kelchtubus auf dem Diskus steht, und dass die episepalen Staubblätter noch etwa ¾ mm und die epipetalen etwa ½ mm höher in die Blüte eingepflanzt stehen.

Wenn wir dann noch bedenken, dass die Mitte einer Narbe etwa ¼ mm oberhalb der Griffelspitze liegt und die Spalte einer Anthere

Wir können diese Zahlen kurz beschreiben mit den Worten Darwins, der sagt (7, S. 140) die „correspondence ... is generally very close; the difference, where there is any, being usually in a slight excess of length in the stamens".

§ 9. Andere Eigenschaften der Filamente.

Bei der Vergleichung der Längen der Filamente haben wir keine Unterschiede zwischen den gleichlangen Staubblättern aus verschiedenen Blütenformen kennen gelernt. Diese Längen sind also bei Lythrum der Heterotristylie so weitgehend angepasst, dass Unterschiede nicht mehr vorhanden sind.

Andere Eigenschaften könnten sich aber vielleicht anders verhalten. Wenn die Staubblätter nur drei mögliche Ausbildungsformen hätten, deren je zwei in den verschiedenen Blüten in die Erscheinung träten, so würden die Paare in allen ihren Eigenschaften immer ganz gleich sein; es ist aber auch möglich dass die verschiedenen Erbformeln nie genau gleiches hervorrufen.

Ich habe mich deshalb nach andern Eigenschaften der Filamente umgesehen, die leicht zu bestimmen und nicht zu variabel waren. Am besten bewährten sich die Dicke der Filamente und die Ausbildung ihres Xylems. Die Länge der Epidermiszellen, die vielleicht mit der Streckung der Filamente oder mit der Hemmung des Längenwachstums zusammenhängen konnte, erwies sich als so schwankend, dass für die Untersuchung jedenfalls grosse Mengen von Einzelbeobachtungen erforderlich gewesen sein würden; ebenso ging es mit der Breite dieser Zellen.

Von der Ausbildung des Xylems der Gefässbündel in

etwa 0,2 mm oberhalb der Filamentenspitze, so erhalten wir für die Höhenlagen der drei Narben 11.3, 7.8 und 4.2 mm, für die der Antheren M l 10.7, K l 10.5; L m 7.1, K m 6.9[5]; L k 4.0[5], M k 4.1[5]. Also sind die l- und m-Antheren um etwa ¾ mm zu niedrig.

den Filamenten teilt Tischler einiges mit (19, S. 171—173). Er fand, dass die M l-Filamente etwa 3-4 mal soviel Xylem führten als die M k; letztere hatten nur 2—3 Gefässe resp. Tracheiden auf dem Querschnitt. In den L-Blüten hatten beide Arten Filamente dagegen schwache Xylemteile mit 2 bis 4 Gefässen.

Er bringt dieses in Zusammenhang mit der Ausbildung des grünen und des gelben Pollens; der Unterschied des Xylems soll nach ihm primär sein, die chemische Differenzierung des Pollens sekundär bedingt, durch verschieden starke Zuleitung von Nährstoffen.

Das passt in den Gedankengang Tischlers, der die Oekologismen kausal-analytisch erklären will. Ich glaube aber, dass wenigstens diesmal die Erklärung nicht richtig ist, wie aus folgendem hervorgehen wird.

Von je einer L-, einer M- und einer K-Pflanze nahm ich eine junge Mittelblüte und stellte in gewohnter Weise ein Staubblattpräparat her, also einen Streifen des Kelchtubus mit den sämtlichen Staubblättern.

Diesmal aber hellte ich das Präparat in Chloral auf, sodass die Xylemteile der Gefässbündel deutlich hervortraten.

In der M-Blüte fand ich den Unterschied, den Tischler erwähnt, deutlich ausgeprägt; ich konnte die Tracheen oder Tracheiden aber nicht abzählen, weil sie nicht in einer Reihe nebeneinander lagen. Ich fand aber in den M l-Filamenten jedesmal ein solides Bündel von der Breite von etwa 3—5 Elementen.

In den M k-Filamenten war das anders: hier war das Bündel viel lockerer; bald lag ein einziges Element gesondert, bald lagen zwei zusammen, und bei gleicher oder anderer Einstellung kam dann wieder daneben an anderer Stelle oder darunter eine gleiche Gruppe zum Vorschein. Ich habe nun von sämtlichen Staubfäden die Breite des Xylems etwa 1 mm oberhalb der Insertion in μ gemessen und fand dabei folgendes.

Xylembreite im Filament.	L		M		K	
Staubfaden	Lm	Lk	Ml	Mk	Kl	Km
1	28	26	26	12+6	24	20
2	20	6+8	20	12	18	12
3	27	15	21	13	22	15
4	23	18	20	8	20	10+ 5
5	20	6+8	20	16	20	10+10
6	27	6+6	21	18	22	—

Mit 6+8 sind bei der nämlichen Scharfstellung des Mikroskops zwei durch einen Zwischenraum getrennte Teile gemeint. Wir sehen, dass in diesen Blüten die episepalen Staubblätter alle solide Xylemstränge aufweisen, von durchschnittlich 24, 21 und 21 μ; bei den epipetalen ist die Breite meistens geringer und sind oft gesonderte Teilstränge vorhanden.

Wir sehen hier also, dass die beiden m-Staubblätter, obschon der Länge nach gleich, sich hier verschieden verhalten, und das ist es gerade, was wir suchten. Der Unterschied ist in der Tat grösser, als aus diesen Zahlen hervorgeht; der lose Charakter der Xylemstränge der epipetalen Staubfäden ist so deutlich, dass die episepalen auf den ersten Blick davon zu unterscheiden sind.

Die äusserlich gleichen, jedenfalls gleichlangen m-Staubblätter verraten also wenigstens in ihren Xylemsträngen ihre verschiedene Herkunft deutlich.

Die kausal-analytische Erklärung Tischlers wird durch diese Ermittelungen hinfällig; denn eine derartige Erklärung wird natürlich schon hinfällig, wenn nur eine einzige Ausnahme von ihr gut konstatiert worden ist; und wenn Tischlers Auffassung zuträfe, hätten die L m-Antheren in unserer Pflanze grünen Pollen gehabt haben müssen.

Ich glaube auch, dass, wie berechtigt das Bestreben

Tischlers auch sein mag, diese wie andere Erscheinungen der Plastik nicht so leicht erklärt werden können. Tischler erwähnt noch zwei Pflanzen Koehnes, K-Pflanzen mit gelbem K l-Pollen statt mit grünem, die zu untersuchen für seine Auffassung wichtig gewesen sein würde.

Eine solche Pflanze hatte ich nicht; wohl fand ich umgekehrt eine K-Pflanze mit völlig grünem K m-Pollen. Von dieser Pflanze, die ich einfachheitshalber als K 16 bezeichne, machte ich ebenfalls ein Chloral-Präparat, und ich konnte darin folgendes messen:

K 16; Xylemteile in μ in den

Staubfäden	Kl	Km
1	35	12+10
2	25	8+8
3	30	16+6
4	24	—
5	37	15+5
6	26	8+14

Die K l-Xylemteile sind hier also etwas stärker ausgebildet als oben; die K m-Staubfäden haben aber ebenso lose und schmale Xylemteile, als wenn sie normalerweise gelben Pollen geführt hätten.

Ich ziehe es darum auch vor, die Unterschiede von dem grünen und gelben Pollen einfach als Äusserungen der verschiedenen Plastik zu betrachten. Damit erkenne ich völlig an, dass ich von der Weise, in der diese Unterschiede kausal-mechanisch bedingt werden, nichts weiss, kann aber durch genaue Beschreibung der Tatsachen vielleicht späteren Forschern den Weg zu einer wirklichen Erklärung ebnen.

Gehen wir jetzt zu der zweiten untersuchten Eigenschaft der Filamente über, der Dicke.

Diese Untersuchung wurde dadurch erschwert, dass die Dicke bei der Eintrocknung der Filamente in den geöffneten Blüten sehr stark abnimmt; am zweiten Tage der Anthese sind die Filamente, zumal ihre frei hervorragenden Oberenden, bedeutend schlanker geworden. Zweitens verjüngen die Filamente sich nach oben stark, sodass für die Vergleichung genau bestimmt werden muss, wo die Messung stattfindet.

Die Insertionen eignen sich auch wenig zur Messung, indem gerade hier das Filament sich stark nach oben verjüngt, und weil es bei einem Teil der Staubblätter nicht immer gelingt, die Insertionshöhe auf 100 μ genau anzugeben.

Ich habe daher immer auf 1 mm über der Insertion in Hundertstel mm gemessen. Dabei stellte sich alsbald heraus, dass die episepalen Filamente durchschnittlich stets dünner waren als die epipetalen. Eigentlich war dies nicht zu erwarten gewesen; die längeren Staubfäden, die grössere Antheren tragen und einen viel kräftigeren Xylemstrang aufweisen, sollten doch eher dicker sein, nicht dünner als die kürzeren.

Nachdem ich von den ersten fünf Pflanzen jeder Form die Filamente gemessen und die Durchschnittswerte zusammengetragen hatte, glaubte ich anfangs, ein deutliches Resultat erhalten und für diese Arbeit genug geleistet zu haben; die Durchschnittswerte der episepalen Filamente waren 0.27, 0.25 und 0.25 mm, die der epipetalen 0.32, 0.32 und 0.31. Wir hatten hier also einen deutlichen Unterschied zwischen den beiden m-Filamenten; das **L m** war mit 0.27 den l-Filamenten, das **K m** mit 0.31 den **k**-Filamenten etwa gleich. Dennoch fiel es mir auf, dass der Unterschied zwischen den l-Filamenten und den **k**-Filamenten 70 μ, der zwischen den beiden **m**-Filamenten nur 40 μ war. Es könnte nun sein, dass die beiden **m**-Filamente dennoch eine Mittelstellung einnahmen, dass hier die „Anpassung", wenn wir so sagen sollen, in unvollständigem Masse dennoch vorhanden war.

Da blieb nichts anderes übrig, als die restierenden Präparate ebenfalls zu behandeln; das Resultat dieser Messungen gibt die nachstehende Tabelle.

Pflanze	Dicke der Filamente auf 1 mm Höhe in mm					
	Lm	Lk	Ml	Mk	Kl	Km
1	0 28	0 31	0.20	0.29	0.29	0.40
2	0.28	0.35	0.30	0.39	0.25	0.29^5
3	0.27	0.29	0.24^5	0.28	0.25	0.27
4	0.29	0.39	0.28	0.37	0.21	0.29
5	0.25^5	0.27	0.24^5	0.29	0.23	0.28
6	0.26	0.27^5	0.23	0.27	0.23	0.25
7	0.28	0.35	0.23	0.30	0.26	0.32
8	0.25^5	0.31	0.23^5	0.30	0.27	0.31^5
9	0.28	0.31	0.26	0.33	0.25	0.30^5
10	0.27	0.29	0.22	0.24	0.26	0.29
11	0.28	0.31	0.31	0.41	0.31	0.35
12	0.29	0.35	0.24	0.33	0.27	0.31
13	0.33	0.39	0.28	0.32	0.28	0.31
14	0.29^5	0.32	0.28	0.34	0.27	0.31^5
15	0.26	0.29	0.25	0.31	0.24	0.31
1—5	0.27	0.32	0.25	0.32	0.25	0.31
6—10	0.27	0.31	0.24	0.29	0.25	0.30
11—15	0.29	0.33	0.27	0.34	0.27	0.32
1—15	0.268	0.320	0.252	0.317	0.257	0.308

Alle Zahlen sind wieder Durchschnittswerte, die für die Pflanzen 1 bis 15 je aus den Dicken der Filamente einer Blüte, die letzten vier Zeilen solche aus den drei Pflanzengruppen und aus dem gesamten Material. Für die bessere Vergleichung sind die Zahlen der letzten Zeile in drei Stellen berechnet.

Wir finden in dieser Tabelle die oben erwähnte Vermutung bestätigt: in jeder der drei Gruppen ist die Zahl

für **L m** grösser als die für die l-Filamente; weniger klar ist es anfangs, ob das **K m** auch dünner ist als die **k**-Filamente. In der ersten Gruppe trifft das zu, auch in der dritten; in der zweiten aber ist es nicht so. Das rührt von einer einzigen Blüte her, die **M** 10, mit besonders dünnen Filamenten. In den Durchschnittswerten aus dem gesamten Material ist **K m** auch ebenfalls dünner als die **k**-Filamente; und wenn wir sehen, um wieviel, so ist der Unterschied nicht viel kleiner als der zwischen den l-Filamenten und **L m**. Vielleicht ist es deutlichkeitshalber gut, diese letzten Durchschnittswerte einmal so zu ordnen:

	l		m		k
M l	0.252	**L m**	0.268	**L k**	0.320
K l	0.257	**K m**	0.308	**M k**	0.317
Diff.	0.005	Diff.	0.040	Diff.	0.003

Die **L m** sind 0.016 bis 0.011 mm dicker als die l-Filamente; die **K m** 0.012 bis 0.009 dünner als die **k**-Filamente.

Es ist nicht leicht, sich eine Idee davon zu machen, was eigentlich der Zweck dieser Dickenunterschiede ist, wie sie bedingt sind oder was sie sonst zu bedeuten haben. Dass die kurzen Staubblätter weniger Xylem führen, ist an sich schon merkwürdig, erscheint aber doch natürlicher, zumal auch ihre Antheren kleiner sind. Dass die grösseren Durchmesser der kurzen Filamente einfach zu erklären sein würden durch „Stauung" des Materials, das bei den längeren mehr über die Länge verteilt wird, scheint mir eine zu einfache Auffassung, die m.E. auch direkt widerlegt wird durch die zunächst im folgenden Paragraphen zu beschreibenden ähnlichen Tatsachen; auch hätten wir in diesem Falle erwarten müssen, dass die beiden **m**-Filamente einander ganz gleich geworden wären. Statt dessen ist der Unterschied zwischen episepalen und epipetalen **m**-Filamenten noch sehr deutlich, etwa die Hälfte desjenigen zwischen **l** und **k**.

Es ist vielleicht am einfachsten, sich dieses so zurechtzulegen: zwischen episepalen und epipetalen Filamenten besteht ein gewisser Dickenunterschied, der sich in den **m**-Filamenten nicht ändert; bei den **l** und den **k**- Filamenten wird der Unterschied etwa verdoppelt. Aber dies ist natürlich völlig spekulativ.

Unter unsern Pflanzen gab es eine, die **K** 12, deren **m**-Staubblätter nicht ganz normal waren, und zwar in derselben Richtung wie bei der vorhin auf S. 312 erwähnten Pflanze **K** 16 mit grünem **m**-Pollen. Hier war der **m**-Pollen aber nicht ganz grün, sondern er hatte eine gelbgrüne Zwischenfarbe. Auch die Antheren zeigten das an: sie waren nicht normal bleichgelb, ebensowenig dunkelpurpur wie die **l**-Antheren, sondern der Hauptsache nach bleichgelb, mit zahlreichen eingestreuten kleinen, wenig auffallenden roten Fleckchen, offenbar einzelnen Anthocyan führenden Zellen.

Wie die Tabelle uns zeigt, sind die beiden Filamentenformen in dieser Pflanze ganz normal; ein abweichendes Dickenverhältnis ist nicht zu erkennen.

Dasselbe war augenscheinlich auch der Fall bei **K** 16. Von dieser Pflanze stand mir leider nur das oben erwähnte Chloral-Präparat zur Verfügung; als ich ein Glyzerin-Präparat anfertigen wollte, war schon keine junge Blüte mehr vorhanden. In dem Chloral-Präparat bestimmte ich aber den Durchschnittswert der **l**-Filamente auf 0.34, den der **m**-Filamente auf 0.39. Durch das Chloral war alles etwas gequollen, das Verhältnis war aber dasselbe geblieben.

§ 10. Die Ausmasse der Antheren.

Über die Antherengrösse bei Lythrum Salicaria sagt Darwin nur im allgemeinen, dass die sechsunddreissig Staubblätter sich in drei Sätze von je einem Dutzend verteilen lassen, welche in der Antherengrösse und in andern Eigenschaften verschieden sind.

Bei den Einzelbeschreibungen der drei Formen wird nur erwähnt, dass **L m**-Antheren grösser sind als **L k**.

Von meinen 45 Pflanzen habe ich aus den Antheren-Präparaten alle Antheren der Länge und der Breite nach unter dem Mikroskop auf 10 μ gemessen. Von jeder Knospe berechnete ich wieder den Durchschnittswert; diese sind in nachstehender Tabelle zusammengetragen.

Auch hier ist es die grosse Variabilität, die zuerst auffällt; bei näherer Betrachtung bei den Breiten noch etwas mehr als bei den Längen. Das hat seinen Grund wohl darin, dass die Bestimmung der Längen viel zuverlässiger war als die der Breiten.

Die Länge ist nämlich für eine bestimmte Anthere eine wenig wandelbare Grösse; die Breite wird von dem Alter der Anthere viel mehr beeinflusst. Sobald die Anthere sich zu öffnen anfängt — und in dem verdünnten Glyzerin gingen fast alle mehr oder weniger auf — so wird die Breite grösser. Dass ich die Breiten dennoch anführe, statt sie fortzulassen, geschieht deshalb, weil die Durchschnittswerte doch wohl einigen Wert haben.

Betrachten wir zunächst die beiden Arten von **k**-Antheren, so sind die Durchschnittswerte für beide nicht merklich verschieden.

Der Längen variieren um die Durchschnittswerte 0.83 und 0.85 mm herum, die Breiten um 0.85 und 0.82; die Zahlen bei den einzelnen Gruppen von je 5 Pflanzen schwanken so sehr, dass wir innerhalb der Genauigkeitsgrenzen der Beobachtung keine Unterschiede bemerken können.

Wenig verschieden davon sind die **K m**-Antheren, die als an epipetalen Staubblättern gebildet, am nächsten mit ihnen verwandt sind. Die Werte 0.86 und 0.87 sind etwas grösser; ob dem Unterschied wirklich einige Bedeutung zukommt, muss einstweilen dahingestellt bleiben; wenn wir die einzelnen Gruppen von je fünf Pflanzen vergleichen,

Pflanze Nr.	Langgriffelige Pflanzen				Mittelgriffelige Pflanzen				Kurzgriffelige Pflanzen			
	m-Antheren		k-Antheren		l-Antheren		k-Antheren		l-Antheren		m-Antheren	
	Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite
1	1.08	1.08	0.87	0.98	1.35	1.15	1.02	0.90	1.21	1.09	0.97	0.95
2[1])	0.90	1.00	0.80[5]	1.03	1.10	1.19	0.86	0.91[5]	1.09	1.06	0.93	1.01
3	1.03	1.00	0.84[5]	0.90	1.09	1.24	0.93	1.09	0.94	1.16[5]	0.82	0.97
4	0.90	1.00	0.84	1.00	1.17	1.03	0.95[5]	0.92	1.14	1.05	0.92	1.02
5	0.95	0.95	0.85[5]	0.91	1.03	0.93	0.74	0.81	1.00	1.01[5]	0.78	0.92
6	0.89[5]	0.93	0.82	0.91	1.02	0.88	0.82	0.76	0.84	0.82	0.70	0.76
7	0.92	0.86	0.79	0.89	0.94	0.96	0.74	0.83	1.01	0.95	0.82	0.91
8	0.94	0.89	0.81	0.86	1.12	0.97	0.98	0.84	1.14[5]	1.00	0.93[5]	0.89[5]
9	0.85	0.72	0.74	0.65	0.99	1.00	0.81	0.83	1.04	1.00[5]	0.89	0.82[5]
10	0.89	0.85[5]	0.77	0.75	0.98	0.88	0.77	0.77	0.89[5]	0.92[5]	0.77	0.71
11	0.98	0.94	0.84[5]	0.81	1.07	0.70	0.75[5]	0.61	1.08	0.95	0.85	0.84
12	0.93[5]	0.83	0.86[5]	0.68[5]	1.17	0.93	0.94	0.77[5]	1.13	0.79	0.90	0.76
13	1.12	0.84	0.93	0.75	1.05	0.96	0.77	0.71	0.95	0.87	0.79	0.79
14	1.02	0.86	0.84	0.69	1.05[5]	1.06	0.82	0.89	1.09	0.97	0.88	0.87
15	0.96	0.95	0.83	0.98	1.05	0.85	0.84	0.72	1.11	0.82	0.87[5]	0.79
1— 5	0.97	1.01	0.84	0.96	1.15	1.11	0.90	0.93	1.08	1.08	0.88	0.97
6—10	0.90	0.85	0.79	0.82	1.01	0.94	0.82	0.81	0.99	0.94	0.82	0.82
11—15	1.00	0.88	0.86	0.78	1.08	0.90	0.82[5]	0.74	1.07	0.88	0.86	0.81
1—15	0.96	0.91	0.83	0.85	1.08	0.98	0.85	0.82	1.04	0.97	0.86	0.87

[1]) Das Antherenpräparat L 2 wurde nicht von derselben Pflanze hergestellt wie das entsprechende L 2 der ganzen Staubblätter.

so ist ihre K m-Anthere bald den k-Antheren gleich, bald haben sie grössere oder niedrigere Ausmasse.

Anders ist es mit den L m-Antheren. Diese sind deutlich länger und breiter. Obschon sie gelb sind und gelben Pollen führen wie die drei erwähnten Arten, sind sie diesen dennoch nicht gleich. Dies gilt ebensogut für jede der einzelnen Pflanzengruppen wie für das ganze Material.

Hier ist also ein neues Merkmal, in dem die beiden m-Staubblätter ungleich sind, wobei die verschiedene Herkunft sich noch verrät.

Die beiden dunkeln Antherenarten mit grünem Pollen M l und K l sind noch grösser, sowohl der Länge als der Breite nach; im allgemeinen halten die L m-Antheren in ihren Ausmassen etwa die Mitte zwischen den l-Antheren und den k-Antheren.

Wir sehen somit, dass der von Darwin erwähnte Unterschied von L m und L k-Antheren auch hier zu Tage tritt; für die K m-Antheren gilt seine Beschreibung aber am wenigsten, diese schliessen sich mehr den k-Antheren als den L m-Antheren an.

Wir können natürlich auch die beiden Antherenformen der einzelnen Knospen mit einander vergleichen; dieser Vergleich hat sogar grosse Vorteile. Wir finden dann, dass die Antheren der episepalen immer länger und fast immer breiter sind.

Am besten geht das hervor aus folgender Tabelle:

Episepale Antheren der einzelnen Knospen, verglichen mit den epipetalen derselben Knospe bei

Blütenform	L		M		K	
	länger	breiter	länger	breiter	länger	breiter
wenigstens	0.06	—0.03	0.14	0.09	0.11	0.03
höchstens	0.21	0.17	0.33	0.27[5]	0.24	0.21[5]
durchschnittlich ...	0.13	0.06	0.23	0.16	0.18	0.10

Die Unterschiede sind somit am deutlichsten bei den M-Pflanzen ausgeprägt; bei **L** sind sie weniger deutlich, indem die episepalen **L m** mit ihren verkürzten Filamenten und gelben Pollen in der Antherengrösse eine Mittelstellung einnehmen; auch bei **K** sind die Unterschiede etwas kleiner, indem doch auch, wie oben schon vermutet, die epipetalen **K m** mit ihren verlängerten Filamenten etwas grössere Dimensionen der Antheren haben als die andern epipetalen Staubblätter **L k** und **M k**.

Wir können es somit, wie bei den Filamentendicken, so auffassen, dass ein gewisser ursprünglicher Unterschied in den **m**-Antheren unverändert, in den beiden andern Formen verdoppelt in die Erscheinung tritt.

Das waren die Ergebnisse, auf die ich im vorigen Paragraphen hinzielte, welche m.E. der einfachen „kausal-analytischen" Erklärung der Filamentendicken widersprachen; finden wir hier doch ganz ähnliche Verhältnisse, für welche diese Erklärungsweise sicher nicht gilt und die doch nichtsdestoweniger vorhanden sind.

Das Verhältnis von Länge und Breite lässt sich, wie gesagt, aus den Bestimmungen an den einzelnen Blüten nicht in ausreichendem Masse angeben. Weil aber systematische Fehler bei der befolgten Arbeitsweise kaum zu befürchten sind, so ist den Durchschnittswerten dennoch einiger Wert beizumessen. Wenn ich die Breite in Prozenten der Länge ausdrücke, so sind diese Zahlen für die Gruppen von je 5 Pflanzen und für das ganze Material:

Breite der Antheren in Prozenten ihrer Längen

Pflanzen	Lm	Lk	Ml	Mk	Kl	Km
1—5	104	117	97	103	100	110
6—10	94	104	93	99	95	100
11—15	88	91	86	90	82	94
1—15	95	102	91	96	93	101

Die epipetalen Antheren sind also durchschnittlich etwa ebensolang als breit; die **K m**-Antheren sind in dieser Beziehung den andern völlig gleich.

Von den episepalen Antheren sind die **l**-Antheren 7-9 % schmaler als lang; die **L m**-Antheren, die in ihrer Länge zwischen **l**- und **k**-Antheren intermediär sind, nehmen auch in dieser Hinsicht eine Zwischenstellung ein, indem sie nur 5 % schmaler sind als lang.

Unser Ergebnis ist also: die beiden **l**-Antheren sind, soweit hier ersichtlich ist, der Plastik nach gleich; dasselbe gilt von den beiden **k**-Antheren. Die **m**-Antheren sind dagegen deutlich verschieden; **K m** schliesst sich mehr oder weniger den **k**-Antheren an, **L m** hat von den Eigenschaften der episepalen Antheren nur einen Teil, etwa die Hälfte, eingebüsst.

Zum Teil werden die Grössenunterschiede ohne Zweifel mit den verschiedenen Ausmassen der Pollenkörner in irgend einer Weise zusammenhängen; ein Vergleich mit den unten zu beschreibenden Zahlen der Pollengrössen zeigt aber sofort, dass keinesfalls eine direkte Proportionalität besteht.

Zuletzt sei noch darauf hingewiesen, dass der anormale Charakter der **m**-Antheren der **K** 12 und **K** 16 auf die Antherengrösse keinen Einfluss gehabt hat. Bei **K** 12 sind die **l**-Antheren 0.23 länger und 0.03 mm breiter als die **m**-Antheren, Verhältnisse, die von denjenigen der andern Pflanzen nicht merklich abweichen. Für **K** 16 bestimmte ich in dem Chloralpräparat Länge und Breite der **l**-Antheren auf 1.13^5 und 1.00^5, die der **m**-Antheren auf 0.84 und 0.77, alles ebenfalls ganz normale Zahlen.

§ 11. Die Pollengrössen.

Von den morphologischen Eigenschaften der heterostylen Pflanzen ist bei Darwin eine der wichtigsten der Durchmesser der Pollenkörner. Für Lythrum Salicaria gibt er

nach Beobachtungen H. Müllers in Einheiten von je 1/300 mm an (7, S. 143).

L m	**L k**	**M l**	**M k**	**K l**	**K m**
7—7½	6—6½	9—10	6	9½—10½	7—7½

oder umgerechnet in μ,

$23^1/_3$—25,	20—$21^2/_3$,	30—$33^1/_3$,	20,	$31^2/_3$—35,	$23^1/_3$—25

Also sind die grünen l-Körner viel grösser als die gelben, von denen die m-Körner und die k-Körner wenig, aber deutlich verschieden sind, die k-Körner am kleinsten.

Es lag daher nahe, auch meinerseits diese Ausmasse zu bestimmen. Dabei waren aber einige Schwierigkeiten vorhanden, die ich nur zum Teil zu überwinden vermocht habe. Die erste war, dass auch aus den Knospen die zwei Pollenarten der Blüte nicht ganz ungemischt zu erhalten waren; schon in den Knospen findet ein teilweises Aufspringen der Theken statt, sodass die Antheren an ihren Aussenseiten mit dem andern Pollen infektiert werden können. Ich hatte das allmählich während des Präparierens unter der Lupe schon gesehen, fand es auch später unter dem Mikroskop in den Präparaten mehrmals deutlich wieder.

Um diesem Übelstand vorbeugen zu können, hätte ich offensichtlich noch jüngere Knospen, höher aus der Infloreszenz, wählen müssen, ich konnte es aber nicht mehr ändern. Indessen war dies für M und K-Pflanzen gar nicht hinderlich, weil die beiden Pollenarten Korn für Korn scharf zu unterscheiden waren, bei L-Pflanzen wird es jedoch zweifellos die Resultate beeinträchtigt haben.

Eine zweite Schwierigkeit rührte daher, dass es bisweilen 4-porige Körner gab. Die 4 Poren lagen nicht, wie man vielleicht erwarten durfte, an den Winkelpunkten eines Tetraeders, sondern alle am Umkreis der grössten kreisförmigen Ebene in Abständen von je 90°. Diese Körner

waren in den meisten Knospen nicht zu finden, in einzelnen selten, in andern aber ziemlich zahlreich. Ich fand sie in den Antheren der folgenden Pflanzen:

L m	**L k**	**M l**	**M k**	**K l**	**K m**
4 (selten)	—	1 (zahlreich)	1 (selten)	3 (selten)	—
		4 (zahlreich)	4 (selten)		

Diese Verteilung der Poren hatte vielleicht einen Einfluss auf den Durchmesser, jedenfalls auf den äusseren, wenn man die Porenhäute mitzählte. Ich habe daher bei den Messungen diese Körner ausgeschlossen; weil es aber gerade die grössten Körner waren, so war dies von Einfluss auf das Ergebnis.

Drittens war es nicht so leicht, zu bestimmen, wie die Messung vorzunehmen sei. Die trockenen Körner haben eine lang ellipsoidale Form mit drei grossen breiten longitudinalen Rinnen, in denen je in der Mitte eine Keimpore liegt. In dem verdünnten Glyzerin wird die Form ganz anders: die drei Rinnen verschwinden, die lange Achse des Ellipsoids verkürzt sich, sodass die ganze Form zum abgeplatteten Ellipsoid wird, mit drei hervorragenden Keimporen am Rande. Die Keimporen sind bei den grossen l-Körnern nicht grösser als bei den kleinen m- und k-Körnern, sodass die l-Körner, senkrecht auf ihre kurze Achse gesehen, nahezu rund sind, mit drei relativ kleinen Ausstülpungen am Rande; die m- und k-Körner sind dagegen viel mehr dreieckig.

Ich wählte nun anfangs einen Durchmesser, der durch eine der drei Poren ging, und rechnete die Wand des Kornes ganz mit. In dieser Weise bestimmte ich von zwei Pflanzen von jeder der drei Formen 12 Körner in μ. Dazu nahm ich zwei Körner aus der Nähe einer jeden Anthere und wählte, ohne lange zu suchen, jedesmal die grössten Körner aus. Auf diese Weise ging ich sicher, dass ich unter den vielen Körnern nicht zweimal dieselben wählte; andererseits konnte ich nur die grössten benutzen, weil jede An-

there auch schlecht entwickelte Körner von vielerlei Grössen aufwies.

Auf diese Weise bekam ich die folgenden Durchschnittswerte.[1])

Pflanzen	Ausserer Durchmesser der Pollenkörner in μ					
	Lm	Lk	Ml	Mk	Kl	Km
1	27.2	25.3	38.4	25.7	37.9	25.7
2	27.7	25.2[5]	39.5	25.0	38.7[5]	26.2
1—2	27.4	25.3	39.0	25.3	38.3	25.9

Die grünen Pollenarten sind somit etwa 38 oder 39, die gelben 25 bis 27 μ. Unter diesen fällt es auf, dass **L m**, bei dem schon eine grössere Verwandtschaft zu dem grünen Pollen zu vermuten ist, etwas grösser ist als die drei andern gelben Arten.

Jedoch war diese Methode des Messens m.E. nicht die beste: die Keimporen waren in den verschiedenen Körnern sehr verschieden stark vorgewölbt, oft waren die Poren etwas beschädigt; bisweilen war es deshalb schwierig, die richtigen Körner zu finden. Ich versuchte deshalb ein anderes Verfahren und mass nun den inneren Durchmesser, wobei ich nur auf den Protoplasten achtete. Diese Methode bewährte sich in der Praxis besser und gab mir mehr das Gefühl der Zuverlässigkeit. Das war umsomehr angebracht, als der Unterschied zwischen **L m** und den andern gelben Arten nur ganz gering war, und sich der Genauigkeitsgrenze der Bestimmung sehr näherte.

Diese Bestimmungen machte ich von je vier weiteren Pflanzen; die Zahlen folgen hier.

[1]) Um den Grad der Variabilität anzugeben, führe ich hier von der Pflanze **L 1** die Zahlen vollständig an: **L m** 26, 27, 29, 28, 26, 25, 28, 27, 28, 28, 28, 26, im Durchschnitt 27.2. **L k** 24, 25, 27, 25, 25, 27, 26, 26, 26, 25, 24, 24, im Durchschnitt 25.3.

Pflanzen	Innerer Durchmesser der Pollenkörner in μ					
	Lm	Lk	Ml	Mk	Kl	Km
3	20.7^5	18.8	30.8	20.2^5	31.2	21.0
4	21.4	20.4	$27.5^{1)}$	19.2^5	32.2	20.8
5	21.7	19.8	34.2^5	19.7	32.3	21.3
11[2])	21.4	19.8	29.8	19.7^5	34.2^5	22.4
3—5, 11	21.3	19.7	30.6	19.7	32.2	21.4

Auch die auf diese Weise bestimmten Zahlen sind ganz analog. Zwischen **M l** und **K l** scheint bezüglich der Grösse kein Unterschied zu bestehen, oder es müsste sein, dass die auffallend grössere Variabilität von **M l** sich bei weiteren Messungen bestätigen wurde.

Ebenso sind **L k** und **M k** gleich; in beiden Tabellen haben sie merkwürdigerweise genau dieselben Durchschnittswerte.

Auch **L m** und **K m**, die oben ungleich zu sein schienen, ergeben sich hier im Gegensatz zu dem, was wir in den beiden vorigen Paragraphen fanden, als gleich und nur sehr wenig grösser als die **k**-Körner; der Unterschied zwischen **m**- und **k**-Körnern war in der ersten Tabelle 2.1 und 0.6 μ, in der zweiten, mehr zuverlässigen Tabelle 1.6 und 1.7 μ. Dieses stimmt gut zu den erwähnten Beobachtungen Müllers, nur sind bei ihm die Unterschiede zwischen **m** und **k**-Körnern etwas grösser ($3^1/_3$—5 resp. $3^1/_3$ μ) als bei uns. Eigentlich stimmen sie fast noch besser zu Darwins eigenen Beobachtungen, die

[1]) Von zwölf vierporigen Körnern war der Durchschnittswert des inneren Durchmessers 29.3, also 1.8 μ mehr.

[2]) Ich wählte diese Pflanzen statt der **L 6** u.s.w., weil ich auch von der dritten Gruppe von Pflanzen, von der Wiese, wenigstens je einen Repräsentanten jeder Form untersuchen wollte, zur besseren Vergleichung mit der anormalen **K 12**. Statt **M 11**, dessen Antheren sich nicht geöffnet hatten, wurde **M 12** benutzt.

er zuerst veröffentlicht hatte, später aber zu Gunsten derjenigen Müllers fortliess. Er schrieb damals (6, S. 170) dass er **L m** und **L k**-Körner genau verglichen und immer **L k** etwas grösser gefunden hatte. „The difference is slight, so that I convinced myself of its reality only by putting two small heaps close together unter the compound microscope and I found I could always (with one exception) distinguish them: I then showed the specimens to two other persons, and they likewise distinguished the two kinds and pointed out which was the largest."

Es ist gewiss merkwürdig, dass hier zwischen **L m** und **K m** kein Unterschied vorhanden ist, wie es doch bei der Antherengrösse und Filamentendicke wohl der Fall war. Wir haben hier aber wieder eine der Eigenschaften, die mit der Heterostylie direkt zusammenzuhängen scheint, wie die Filamentenlänge, die auch bei beiden Arten gleich war. Offenbar nimmt Lythrum die Heterostylie sehr ernst und duldet dabei keine Spässe; nur bei so unbedeutenden Merkmalen wie die Filamentendicke wird es mit dem Prokrustesbett etwas leichter genommen.

Das Pollen der **K** 12 und **K** 16 war, obwohl in der Farbe anormal, in den Ausmassen wenigstens bei **K** 12 ganz normal. Für letztgenannte Pflanze, deren **K m**-Pollen nur gelblich grün war, fand ich nämlich als mittleren inneren Durchmesser von je zwölf Pollenkörnern für **K l** 31.7[5] und für **K m** 21.1 μ; Zahlen, welche ganz in die Variationsbreite der oben mitgeteilten fallen, und der Unterschied der Durchmesser der beiden Pollenarten ist hier nicht im geringsten abgeschwächt.

Von **K** 16, die ganz grünen **m**-Pollen führte, hatte ich wie gesagt nur das Chloralpräparat. Die Pollenkörner waren darin stark verändert, und ihre Wand war stark gequollen; daher waren sie nur untereinander vergleichbar, nicht mit den Körnern aus den Glyzerin-Präparaten. Von vier Körnern jeder Form bestimmte ich den äusseren und

den inneren Durchmesser; für **K l** war dieser im Durchschnitt 37 und 25 μ, für **K m** dagegen 31 und 23. Auch hier waren also die **m**-Körner trotz ihrer ganz grünen Farbe kleiner; vielleicht war der Unterschied aber kleiner als bei normalen **K**-Pflanzen, nur 6 und 2 μ gegen dort 12.4 und 10.8 μ.

KAPITEL IV.

ALLGEMEINE BETRACHTUNGEN UND ZUSAMMENFASSUNG.

§ 12. Allgemeine Betrachtungen.

Der wichtigste Punkt, den ich in diesem Paragraphen behandeln möchte, ist der Zusammenhang zwischen Heterostylie und Blütenplastik. Oben habe ich den Standpunkt vertreten, dass die Heterostylie nichts anderes sei, als ein bestimmtes Kapitel der Plastik der Blüte, und dem Worte nach ist das natürlich auch nicht zu leugnen. Ich möchte hier aber näher begründen, dass die Erscheinungen der Heterostylie und die der Plastik der Blüte überhaupt ganz gleicher Natur sind.

Bei der Heterostylie haben wir einen einzigen Erbfaktor, oder wenn Heterotristylie vorliegt, einige wenige Faktoren, die einen erheblichen Einfluss auf eine ganze Zahl von Eigenschaften der Sporophylle und ihrer Teile ausüben. Diese Eigenschaften sind sowohl äusserlich sichtbare, morphologische, wie Länge, Grösse, Farbe, Behaarung oder Skulptur, zum Teil sind sie auch innere, wie die sexuelle Potenz. Alle diese Eigenschaften können in den Blütenformen der Art in derselben Weise verschieden sein, wie sie sonst bei verschiedenen Spezies einer Gattung sich zu unterscheiden pflegen. Am besten wird das wohl dadurch veranschaulicht, dass die Systematiker vor Darwin die verschiedenen Formen der Oxalis-Arten als verschiedene Spezies betrachteten, sodass von einigen Oxalis-Arten

sogar alle drei Formen als drei gesonderte Spezies mit besonderen Namen beschrieben wurden (vergl. hierüber Hildebrand 12).

Wir können uns davon folgende Vorstellung machen. Bei der Morphogenese eines jeden Organs sind sehr viele Erbfaktoren, oder, um es vorsichtiger zu sagen, sehr viele Kräfte beteiligt. Kommt nun ein bestimmter Erbfaktor, derjenige der Heterostylie, hinzu, so wird der ganze Entwicklungsgang dadurch beeinflusst, und die Längen u.s.w. bilden sich so aus, wie die Heterostylie es mit sich bringt. Genau in derselben Weise können bei verwandten Arten ebenfalls viele der morphogenetischen Kräfte identisch sein, andere dagegen verschieden.

Natürlich bleiben die durch die Heterostyliefaktoren bedingten Abänderungen in dem Rahmen von dem, was die Pflanze hervorzubringen im Stande ist; was ich damit meine, lässt sich am besten an einem Beispiel erläutern.

Tischler sagt irgendwo (20, S. 472), dass die Sonderung des Lythrum-Pollens mit dem Heterostylieproblem direkt nichts zu tun hat, und führt als eins der Argumente für diese These an, dass die verwandte Gattung *Lagerstroemia* ebenfalls verschieden gefärbte Pollenarten in derselben Blüte bildet und dennoch nicht heterostyl ist.

Gewissermassen hat Tischler damit ganz recht: von einer kausal-mechanischen Beziehung zwischen Pollenfärbung und Heterostylie ist nicht die Rede.

Es ist aber, wie das Beispiel der *Lagerstroemia* erweist, in der Pflanze zunächst die Möglichkeit vorhanden, zwei Pollenarten auszubilden, und das kann dann bei den heterostylen Arten als augenscheinlich verwendbares Element in der Heterostylie angenommen werden. Dadurch wird dennoch eine unverkennbare Beziehung zwischen Pollenfärbung und Heterostylie geschaffen, eine Beziehung die man z.B. vergleichen könnte mit derjenigen zwischen Geschlecht und Bartwuchs beim Menschen.

Mit diesen Auffassungen steht auch im Einklang, dass die Versuche, bei der Tetradenteilung der Pollenmutterzellen heterostyler Pflanzen Unterschiede zu beobachten, welche mit der Heterostylie in Zusammenhang gebracht werden könnten, immer fehlgeschlagen sind, (vergl. z.B. Tischler 19, S. 165 und die dort zitierte Literatur). Denn die Eigenschaften der Pollenkörner brauchen nicht bei der Tetradenteilung ausgebildet zu werden; ihre ganze Entwicklung verläuft, zusammen mit derjenigen des ganzen Staubblattes, von Anfang an unter dem Einfluss derjenigen Plastik, die für das betreffende Staubblatt charakteristisch ist. War also die Erwartung, bei der Tetradenbildung den Schlüssel zur geheimnisvollen Differenzierung der Pollenzellen zu finden, aus einer m.E. falschen Auffassung entstanden, so trage ich ebensosehr Bedenken, eine andere, besser begründete Auffassung anzunehmen, welche von von Ubisch vertreten wird (21, S. 335).

Diese sieht nämlich in der Fertilität resp. Sterilität eine Erscheinung, die durch verschiedene Konzentrationen eines und desselben Stoffes bedingt wird. Ursprünglich mag von diesem Stoff in jedem Organ eine gleiche Menge vorhanden sein. Wird das Organ lang, so wird der Stoff verdünnt; daher sind in Stempeln und Staubblättern gleicher Länge die Verhältnisse ähnlich. Dadurch wird erklärlich, dass die Fertilität unabhängig ist von den Erbfaktoren für Heterostylie, und dass bei den Subheterostylen die Fertilität sofort wieder völlig hergestellt ist.

Die Heterostylen sind daher zu betrachten als Pflanzen, die sich vor vielen andern Pflanzen durch übergrosse Empfindlichkeit für die Abstimmung der zur Befruchtung führenden Zellinhalte auszeichnen. Das ist gewiss an sich eine sehr anmutende und plausibele Erklärungsmöglichkeit, gegen die ich wenig einzuwenden vermag. Dennoch habe ich das Gefühl, dass nähere Untersuchungen auch diese Auffassung bald widerlegen werden. Jedenfalls

würde sie von allen den Erscheinungen der Plastik nur eine einzige erklären, die der Unterschiede der Fertilität. Und weil wir dem unbekannten Gemisch von Kräften, das wir als Plastik bezeichnen, schon soviel zuzumuten haben, so kann einstweilen, bis man von den hypothetischen Stoffen von Ubischs etwas weiss, auch die Erscheinung der Fertilitätsverhältnisse noch wohl auf den breiten Rükken der Plastik geschoben werden.

Wenn in einer Blüte nach den Staubblättern Fruchtblätter, oder wenn in einem Sprosse nach Knospenschuppen Laubblätter gebildet werden, so ist das ebenfalls nichts anderes als eine Änderung der Plastik; auch hier stehen Erklärungen noch fast ganz aus. Genau so ist es, wenn eine Blüte auf die eine Staubblattform eine zweite folgen lässt; ein prinzipieller Unterschied zwischen diesen Fällen ist nicht vorhanden.

Für unsere Anschauungen über die Entstehung der Heterostylie ist in dieser Hinsicht die Untersuchung von Correns über *Veronica gentianoides* sehr interessant (4), wo er Lang- und Kurzgriffeligkeit als einfaches, spaltendes Merkmal findet, wobei Kurzgriffeligkeit dominant ist. Dagegen fehlen der Pflanze alle andern Eigenschaften der Heterostylie völlig. Ausserdem waren mehrere polymere Faktoren vorhanden, welche die Griffellänge ebenfalls beeinflussen. Von wirklicher Heterostylie ist somit nicht die Rede. Correns sagt von seiner Pflanze: „Sie bildet ein Bindeglied zwischen Heterostylen und gewöhnlichen, isostylen Pflanzen, nicht eine Vorstufe der Heterostylen." (4, S. 629).

Dieser Schluss ist ohne Zweifel ganz richtig. Dennoch möchte ich hinzufügen: wir finden hier in einer Familie, in der die Heterostylie sonst nicht vorkommt (wenigstens soviel mir bekannt ist) eine der auffallendsten Eigenschaften, eine der wichtigsten Bausteine der Heterostylie, als unbenutztes Material, augenscheinlich zwecklos, vor.

Um zur Heterostylie zu gelangen, muss der Faktor (oder die Faktorengruppe) der Heterostylie so in das Spiel der vielen morphogenetischen Kräfte eingreifen, dass die verschiedenen Merkmale der Heterostylie in koordinierter Weise zusammen in die Erscheinung treten. Für die Pflanze wird die Erscheinung von Bedeutung, sobald durch die Plastik der Teile die Kreuzbestäubung zwischen den verschiedenen Formen begünstigt wird, oder wenn durch die eigentümlichen Sterilitätserscheinungen die Kreuzbefruchtung zwischen solchen Individuen besseren Samenansatz gibt als die Bestäubung zwischen Individuen gleicher Form. Dabei kann die Einrichtung offenbar schon ganz gut funktionieren, auch wenn die Abstimmung der Längenmasse der Organe noch nicht ganz in vollendeter Form vorhanden ist, oder wenn andere, sonst nützliche Faktoren nur teilweise ausgebildet sind. In den Beschreibungen Darwins findet sich eine Fülle von Beispielen dazu. Dass aber — um es noch einmal zu wiederholen — diese Erscheinung in so verschiedenen Pflanzenfamilien so oft ausgebildet ist, ist ein handgreiflicher Beweis für die Bedeutung, die die Heterostylie für die Pflanze haben muss.

Ich möchte nun noch einiges sagen von den Sondererfahrungen, die wir bei Lythrum gemacht haben.

Zunächst, dass, obwohl von jeder Form nur 15 Pflanzen untersucht worden sind, die Durchschnittswerte so genau übereinstimmten, bei der Pollengrösse sogar auf Zehntel von μ. Zum Teil mag wohl der Zufall mit daran schuld sein; die peinliche Vermeidung der systematischen Fehler hat aber auch das ihrige dazu beigetragen.

Die drei Gruppen von je fünf L-, M- und K-Pflanzen waren untereinander ein wenig verschieden. Die zweite, von dem nämlichen Standort wie dem der ersten, aber etwas später blühend, hatte in mancher Hinsicht etwas niedrigere Durchschnittswerte; die dritte, von der Wiese, die ich wieder in der ersten Hälfte ihrer Blütenperiode

untersuchte, war der ersten Gruppe etwa gleich. Auf eines möchte ich noch besonders hinweisen, während ich für die übrigen Ergebnisse nach der Zusammenfassung verweisen möchte: auf die Bedeutung der anormalen Pflanzen, wie wir sie in den Pflanzen K 12 und K 16 kennen gelernt haben.

Wir fanden hier nämlich, dass in diesen Pflanzen die m-Staubblätter sämtlicher Blüten in einem Teil ihrer Merkmale sich den l-Staubblättern anschlossen, und zwar noch in beiden Pflanzen in verschiedenem Masse. Die Plastik des einzelnen Staubblattes lässt sich somit noch auf wenigstens zwei verschiedene Weisen aufspalten. Dennoch war keinen Augenblick ein Zweifel möglich, dass die Pflanzen echte K-Pflanzen waren.

Derartige Fälle sind wahrscheinlich berufen, uns manches, was jetzt noch dunkel ist, aufzuklären. Auch wenn nur ein einziger Erbtaktor die Kurzgriffeligkeit der Pflanzen bedingt, so kann die erwähnte Aufspaltung der Plastik sehr gut dadurch veranlasst werden, dass in andern Erbfaktoren, welche morphogenetische Kräfte für das betreffende Organ liefern, Unterschiede vorliegen, die den Ablauf der Prozesse beeinflussen.

§ 13. Zusammenfassung.

A. *Die diesem Aufsatz zu grunde liegenden Anschauungen.*

1. Die Heterostylie ist zu betrachten als eine Erscheinung der Blütenplastik, durch welche an Pflanzen derselben Art die Blüten in einer kleineren oder grösseren Reihe von Eigenschaften auf bestimmte Weise von einander verschieden sind. Dabei sind die Eigenschaften der Blütenformen in der Weise koordiniert, dass, obschon alle Blüten zwittrig sind, die Pollenübertragung auf die Narben von Blüten derselben Form weniger leicht stattfindet, als die auf Narben von Blüten der andern Formen, und dass ausserdem, wenn erstere stattfinden sollte, diese in den meisten Fällen ohne Erfolg bleiben muss.

In dem Grad der Heterostylie finden sich bei den verschiedenen Pflanzenarten erhebliche Unterschiede. Sowohl diejenigen Eigenschaften, welche die Kreuzbestäubung zwischen verschiedenen Formen besorgen müssen, als diejenigen, welche die Sterilität der illegitimen Bestäubung bedingen müssen, können mehr oder weniger vollkommen zweckentsprechend ausgebildet sein.

2. Bei der Heterodistylie gibt es bekanntlich einen einzigen, bei der Heterotristylie einige wenige Erbfaktoren, welche die Plastik der einzelnen Blütenform bedingen. Diese Erbfaktoren beeinflussen den durch eine grosse Menge anderer formbildenden Kräfte bedingten Entwicklungsvorgang der verschiedenen Blütenteile in der Weise, dass die für die Blütenform charakteristischen Gebilde in ihrer besonderen Gestalt entstehen.

B. *Ergebnisse der Untersuchung.*

3. Bei der Entstehung der Heterotristylie, welche einige Male im Pflanzenreich stattgefunden hat, wird für die Ausbildung der zwei Staubblattformen der nämlichen Blüte eine schon vorhandene Differenzierung der Stamina in zwei Formen ausgenutzt.

Dabei haben die heterotristylen Dikotyledonen sich den Unterschied der stärkeren episepalen und der schwächeren epipetalen Staubblätter zu nutze gemacht, während bei den Pontederiaceen der Unterschied zwischen den geförderten Staubblättern der Vorderseite und den geminderten an der Hinterseite dafür an die Stelle tritt: bei den ersteren ist es also die Diplostemonie, bei den letzteren die Zygomorphie, die der Pflanze die zwei Staubblattformen liefert.

Dabei bleiben die Grössenverhältnisse der Staubblätter insofern unverändert, dass die ursprünglich längeren Staubblätter in jeder der drei Blütenformen die längeren bleiben.

Dadurch wird es bedingt, dass, während der Stempel in den drei Formen der Blüte je eine andere Plastik aufweist, die einzelnen Staubblattquirle nur eine zweifache Plastik zeigen.

4. Nach dem Vorhergehenden gibt es in den drei Formen der heterotristylen Blüten drei Paare von gleichlangen Staubblattarten, zwei lange, zwei mittlere und zwei kurze; die beiden gleichlangen Staubblattarten erhalten ihre Plastik aber unter dem Einfluss verschiedener Erbfaktoren. Nun wurde oben die Frage gestellt, ob die beiden gleichlangen Staubblattarten in ihrer Plastik wirklich oder nur annähernd gleich seien. Nach den Angaben in der Literatur war es deutlich, dass wenigstens zwischen **L m** und **K m** wirkliche Unterschiede vorhanden sein können; die Existenz von Unterschieden zwischen **M l** und **K l** oder zwischen **L k** und **M k** ist bis jetzt nicht einwandfrei erwiesen.

Bei Lythrum Salicaria gelang es ebensowenig, Unterschiede zwischen den beiden langen Staubblattarten oder solche zwischen den beiden kurzen aufzuweisen; die Übereinstimmung dieser Formen war in allen untersuchten Merkmalen eine überraschend genaue. Die beiden mittellangen Staubblattformen, die aus verschiedenen Quirlen gebildet sind und die somit ursprünglich verschieden waren, sind in einigen Merkmalen, die mit der Heterostylie augenscheinlich in weniger engem Zusammenhang stehen, merklich ungleich; der Unterschied, der sonst zwischen den beiden Quirlen vorhanden ist, war nur etwa bis auf die Hälfte beseitigt. Bei andern Merkmalen, die mit der Heterostylie deutlich zusammenhängen, war der Unterschied dagegen völlig und spurlos verschwunden.

Auch die Übereinstimmung von Staubblatt- und Stempellängen war eine sehr grosse: die Heterostylie bei Lythrum Salicaria hat sich augenscheinlich der

Vollendung ganz dicht genähert; sie steht in dieser Hinsicht deutlich höher als die von Oxalis.

5. In kurzgriffeligen Pflanzen vom Lythrum Salicaria kann es vorkommen, dass die langen oder die mittleren Staubblätter einen Teil der Eigenschaften der andern Form annehmen, und zwar wieder in derselben Eigenschaft in verschiedener Abstufung. Die die Plastik eines Organes bedingenden Kräfte sind somit einer Aufspaltung, wenigstens auf zwei verschiedene Weisen, fähig. Das nähere Studium solcher Pflanzen ist daher für unsere Kenntnis der morphogenetischen Faktoren vielleicht van Wichtigkeit.

Botanisches Institut der Reichs Universitat.

Groningen, September 1927.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

(1) N. Barlow. Inheritance of the Three Forms in Trimorphic Species. Journ. of Genetics 13, 1923, S. 133.

(2) G. Bonnier. Sur les différentes formes des fleurs de la même espèce. Bull d.l. Soc. bot. d. Fr. 31, 1884 S. 240.

(3) W. Burck. Notes biologiques. Ann. de Buitenzorg, 6, 1887, S. 251.

(4) C. Correns. Lang- und kurzgriffelige Sippen bei Veronica gentianoides. Biol. Zentralbl. 43, 1924. S. 610.

(5) Ch. Darwin. On the two Forms or Dimorphic Condition in the Species of Primula, and on their remarkable Sexual Relations. Journ. of the Proc. of the Linn. Soc. 6, 1862, S. 77.

(6) ——— On the Sexual Relations of the Three Forms of Lythrum Salicaria. Journ. Linn. Soc. Bot. 8, 1865.

(7) ——— The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species. London, 1877.

(8) E. M. East. Inheritance of Trimorphism in Lythrum Salicaria. Proc. Nat. Ac. of Sci. 13, 1927, S. 122.
(9) A. W. Eichler. Blüthendiagramme. Leipzig, 1875—78.
(10) Eliot and Trelease. Observations on Oxalis. Transactions of the Academy of Science of St. Louis Vol 5, 1888, S. 278.
(11) E. Gilg. Connaraceae, in Engler und Prantl, Die nat. Pflanzenfam. III, 3, S. 61.
(12) F. Hildebrand. Über den Trimorphismus in der Gattung Oxalis. Monatsber. d. k. Pr. Akad. d. Wiss. z. Berlin a.d. Jahre 1866, Berlin 1867, S. 352.
(13) P. Knuth. Handbuch der Blütenbiologie, Leipzig 1898—1905.
(14) E. Koehne. Lythraceae. Das Pflanzenreich IV, 216, Leipzig 1903.
(15) H. Solms Laubach. Pontederiaceae, in De Candolle, Monographiae phanerogamarum 4, Paris 1883, S. 501.
(16) E. Loew. Einführung in die Blütenbiologie auf historischer Grundlage. Berlin 1895.
(17) J. W. Moll. Handboek der botanische micrographie. Groningen 1907.
(18) F. Pax. Allgemeine Morphologie der Pflanzen mit besonderer Berücksichtigung der Blütenmorphologie. Stuttgart 1890.
(19) G. Tischler. Untersuchungen über den anatomischen Bau der Staub- und Fruchtblätter bei Lythrum Salicaria mit Beziehung auf das „Illegitimitätsproblem". Flora 111/112 Jena 1918, S. 162.
(20) ——— Das Heterostylie-Problem. Biol. Zentralbl. 38, 1918, S. 461.
(21) G. von Ubisch. Genetisch-physiologische Analyse der Heterostylie. Bibliotheca Genetica II, 1925, S. 287.

(22) G. von Ubisch. Koppelung von Farbe und Heterostylie bei Oxalis rosea. Biol. Zentralbl. 1926, 46, S. 633.
(23) J. Velenovský. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag 1905—1913.

Nachschrift.

Ende Oktober erschien die wichtige Arbeit von Helen Bodmer „Beiträge zum Heterostylie-Problem bei Lythrum Salicaria L. (Flora, 122, 1927, S. 306). Da meine eigene Arbeit schon unter der Presse war, konnte ich die reichhaltigen Ergebnisse leider nicht mehr berücksichtigen und möchte daher nun diese Nachschrift folgen lassen.

Der Hauptsache nach behandelt Bodmer ein ganz anderes Thema, als ich es tat, nämlich die Pollenfärbung, ihre Bedingung und ihren Zusammenhang mit der Pollengrösse; sie hat aber auch gelegentlich vieles andere gründlich untersucht.

Zunächst sei hier bemerkt, dass Bodmer sehr zahlreiche Längenbestimmungen von Staubblättern und Stempeln vorgenommen hat. Die von mir erhaltenen Zahlen stimmen aber mit den ihrigen gut überein; ich führe hier die Staubblattlängen an.

Staubblattlängen	M l	K l	L m	K m	L k	M k
nach Bodmer...	9.68	9.36	6.18	6.05	3.21	3.28
eigene Bestimmung	9.5	9.3	5.9	6.0	3.1	3.2

Genau vergleichbar sind die beiden Zahlenreihen nicht; Bodmer bestimmte die ganzen Staubblätter, ich die Filamente; Bodmer untersuchte sie im frischen Zustande, ich in Glyzerin; dazu rechnete Bodmer alle Organe, Stempel und Staubblätter, von einem gleichen unteren Niveau ab an und zwar von der „Filamentbasis". Ob dabei der verschiedenen Insertionshöhe der beiden Staubblatt-

kreise Rechnung getragen ist, wird nicht erwähnt. Trotzdem stimmt alles gut.

Die Längen van **L m** und **K m** betrachtet die Verfasserin, ebenso wie ich es tat, als gleich; ähnliches nimmt sie von **L k** und **M k** an. Anders steht es jedoch mit **M l** und **K l**, wo sie einen Unterschied von 0.32 mm zugunsten der **M l** findet.

Weil ihre Bestimmungen sich auf eine so grosse Menge von Blüten beziehen — 240 bezw. 240 und 220 statt bei mir je 15 — so sind ihre Durchschnittswerte viel genauer als die meinigen. Sie berechnet dazu die mittleren Fehler und findet, dass der Unterschied 0.32 nur mit einem mittleren Fehler von $\pm$ 0.9 mm behaftet ist, sodass dem Unterschied ohne Zweifel reelle Bedeutung zukommt.

Für unsere Auffassungen ist das natürlich sehr wichtig; die oben schon aus theoretischen Gründen vermutete verschiedene Wirkung der ungleichen Erbfaktoren für **M** und **K** auf die episepalen Staubblätter wäre damit sicher gestellt.

Dennoch ist hier m.E. vielleicht einstweilen noch Vorsicht empfohlen. Es handelt sich hier um einen ganz geringen Unterschied von nur 0.32 mm, der aus Beobachtungen ermittelt wird, bei denen das halbe mm die Einheit bildet, in der die Einzelbestimmungen ausgedrückt werden. Wenn keine systematischen Fehler vorhanden sind, so ist das Mittel der Beobachtungen, wenn man will, bis auf ein μ genau; man braucht dazu bloss die Zahl der Beobachtungen zu vermehren. Sobald aber systematische Fehler vorliegen, so führt die rücksichtslose Anwendung der Fehlerwahrscheinlichkeitstheorie zu Fehlschlüssen.

Bodmer teilt in ihrer Arbeit von der befolgten Methodik nichts mit; wir finden nur, dass von jeder Blüte mindestens kürzeste und längste Staubblätter gemessen worden sind. Die Blüten selber sind zum kleinsten Teil Hauptblüten gewesen, zum grössten Teil waren es Seiten-

blüten aus den Partialinfloreszenzen; dies folgt daraus, dass von einer Infloreszenz am selben Tage je 6—7 neugeöffnete Blüten gemessen wurden.

Dazu wird die Weise, in der die mittleren Fehler berechnet wurden, nicht mitgeteilt.[1]) Ich glaube daher, dass der von Bodmer gefundene Längenunterschied von M l und K l wahrscheinlich vorhanden sein wird, möchte es aber nur als einwandfrei bestimmt ansehen, sobald nähere Angaben dazu die erforderliche Grundlage liefern. Dass der Unterschied auch in meinen, an so geringem Pflanzenmaterial bestimmten Zahlen zu Tage tritt, sagt an und für sich wenig, ist jedoch bemerkenswert.

Bodmer erwähnt eine Arbeit Stouts, die mir leider entgangen war (A. B. Stout, Studies of Lythrum Salicaria, II, A new form of flower in this species, Bull. Torrey Bot. Club 52, 1925, S. 81), in der der Verfasser ebenfalls angibt, dass die K l Staubblätter der Regel nach etwas kürzer sind als die M l. In der von Stout reproduzier-

[1]) Weil die grosse Menge der Originalzahlen natürlich nicht in der Arbeit angeführt wird, ist eine Nachrechnung nicht möglich. An anderer Stelle gibt Bodmer aber ihr ganzes Zahlenmaterial, nämlich bei den Bestimmungen der Zahlen der L-, M- und K-Pflanzen im Freien. Hier findet sie, dass die wildwachsenden Pflanzen sich teilen in 36.4 ± 0.61 % L-, 33 ± 0.59 % M- und 30.6 ± 0.58 % K-Pflanzen. Hier berechnete ich die mittleren Fehler aus den mitgeteilten Zahlen aufs neue, mittelst der Formel $mF_0 = \sqrt{\frac{[vv]}{n(n-1)}}$ und erhielt 1.19, 0.95 und 0.91, also ganz andere und bedeutend höhere Werte. Es gibt aber noch für die Staubblattlängen einen besonderen Grund, weshalb die mittleren Fehler grösser sein werden, als Bodmer sie angibt. Die Fehlerwahrscheinlichkeitstheorie geht von der Annahme aus, dass die verschiedenen Beobachtungen unabhängig von einander sind. Wenn Bodmer nun 240 Blüten von nur 34 L-Pflanzen untersucht, so ist es nicht angängig, wie sie es tut, *n* gleich 240 zu setzen, weil die Blüten einer und der selben Pflanze in den Längenverhältnissen einander durchschnittlich ähnlicher sein werden als Blüten von verschiedenen Pflanzen.

ten Photographie einer M-Blüte (l.c. Fig. 2) und einer K-Blüte (Fig. 1) ist dieser Unterschied sehr auffällig und merklich grösser als 0.32 mm; zahlenmässige Bestimmungen gibt er aber nicht.

Weiter findet Bodmer die Pollengrösse für M 1 und K 1 gleich, so wie ich es oben tat, nur hat sie fast hundertmal soviel Körner gemessen als ich.

Die wichtigsten Ergebnisse der Arbeit Bodmers beziehen sich auf das Wesen der Pollenfärbung. Eine ihrer Folgerungen ist, dass bei dieser Färbung trophische Einflüsse eine Rolle spielen. Es scheint dies in geradem Gegensatz zu der oben von mir vertretenen Ansicht zu stehen, dass die Pollenfärbung eine der vielen Folgen der Plastik sei. Dennoch glaube ich, dass dieser Widerspruch nur scheinbar ist. Bodmer fand, dass gewisse Pflanzen, die sonst normalen Pollen führten, unter besonderen äusseren Einflüssen gelben l-Pollen, unter andern Einflüssen grünen m-Pollen bildeten; dies waren also dieselben Variationen, die auch spontan auftreten. Daneben fand sie aber, dass einzelne Pflanzen leicht, andere gar nicht dazu gebracht werden konnten, und sie schliesst, dass dies durch genetisch bedingte Differenzen veranlasst wird.

Es ist mit diesen Unterschieden also, wie es auch mit vielen andern Merkmalen der Pflanzen geht: gewisse genetisch bedingte Unterschiede zwischen verschiedenen Pflanzen können unter bestimmten äusseren Bedingungen latent bleiben, oder sie können sogar sich nur unter gewissen Bedingungen äussern. So kann vielleicht auch die zweifache Ausbildung des Pollens bei vielen Lythrum-Pflanzen unter allen äusseren Bedingungen unverändert bleiben, während bei andern Individuen von etwas abweichender genetischer Konstitution die Plastik mehr oder weniger leicht Abänderungen erfahren kann.

Groningen, November 1927.