ÖSTERREICHISCHE BOTANISCHE ZEITSCHRIFT.

Redigirt von Dr. Richard R. von Wettstein,

Privat-Dozent an der k. k. Universität Wien.

Herausgegeben von Dr. Alexander Skofitz.

XL. Jahrgang. N^o 1.

Wien, Jänner 1890.

Die Bedeutung der Dichogamie.

Von A. Kerner v. Marilaun (Wien).

Unter Dichogamie versteht man die ungleichzeitige Geschlechtsreife der zur Erzeugung keimfähiger Samen bestimmten Organe einer Pflanzenart und unterscheidet proterogyne und proterandrische Dichogamie. Werden die Narben schon zu einer Zeit befähigt, den Pollen aufzunehmen, festzuhalten und das Treiben der Pollenschläuche zu veranlassen, wenn der Pollen in den Blüthen der gleichen Art noch unreif in den Behältern der Antheren geborgen ist, so nennt man die betreffenden Pflanzenarten proterogyn; wird dagegen der Pollen aus den geöffneten Antheren schon zu einer Zeit entlassen, wenn die Narben der gleichen Art noch nicht geschlechtsreif, d. h. noch nicht geeignet sind, mit Pollen belegt zu werden, so wird die Pflanzenart proterandrisch geheißen. An dem Blüthenstande von *Epilobium angustifolium* sieht man zu oberst die Blüthen noch geschlossen, etwas tiefer folgen die Blüthen, welche sich soeben geöffnet haben, und noch tiefer abwärts stehen die Blüthen, welche schon ein paar Tage hindurch geöffnet sind. In den kürzlich geöffneten Blüthen sind die Antheren bereits mit Pollen bedeckt, die dem knieförmig herab gebogenen Griffel aufsitzenden Narben schliessen aber noch zu einer Keule zusammen und sind nicht belegungsfähig, und diese Pflanze ist daher proterandrisch. Vergleichen wir damit die Blüthentraube eines *Eremurus*. Auch da sieht man die obersten Blüthen noch im Knospenzustande, die unterhalb dieser Knospen folgenden Blüthen haben sich soeben geöffnet, und noch tiefer abwärts folgen dann die älteren Blüthen. In den eben erst aufgesprungenen Blüthen sind die Antheren noch geschlossen und bieten keinen Pollen aus, aber die punktförmige Narbe, welche den bogenförmig nach aufwärts gerichteten Griffel abschliesst, ist bereits belegungsfähig, und diese Pflanze ist daher proterogyn. Sowohl die proterogyne wie die proterandrische Dichogamie kann vollkommen und unvollkommen sein. Vollkommen ist sie, wenn die Reife der Narben erst beginnt, nachdem der entsprechende Pollen bereits durch den Wind oder durch blüthenbesuchende Thiere entfernt wurde, so dass er in der gleichen Blüthe

nicht mehr befruchtend wirken kann, oder wenn die Narbe bereits welk und abgedorrt ist, sobald die Antheren der gleichen Blüthe, beziehentlich der gleichen Art sich öffnen, dem Pollen den Austritt gestatten oder denselben aus den Antheren ausschleudern. Unvollkommen ist die Dichogamie dann, wenn die Reife der zweierlei Geschlechtsorgane zwar nicht gleichzeitig eintritt, aber doch die Paarungsfähigkeit des einen Geschlechtes noch nicht erloschen ist, sobald jene des anderen Geschlechtes in den Blüthen der betreffenden Art beginnt. Die unvollkommene Dichogamie lässt natürlich viele Abstufungen zu. Bei langlebigen Blüthen kann der Vorsprung, welchen das eine Geschlecht vor dem anderen voraus hat, mehrere Tage dauern, bei kurzlebigen Blüthen dagegen auf einige Stunden beschränkt sein. Die Cruciferen z. B. haben sammt und sonders protogyne Blüthen. Wenn die Blumenblätter sich auseinanderheben, so wird in der Mitte der Blüthe die bereits belegungsfähige Narbe sichtbar, während die um dieselbe herumstehenden Antheren noch geschlossen sind. Das dauert aber nur kurze Zeit, alsbald springen auch die Antheren auf, und nun sind beide Geschlechter paarungsfähig. Bei *Lepidium Draba*, *Sisymbrium Sophia* und noch zahlreichen anderen Arten beträgt der Zeitunterschied von dem Augenblicke, in dem die Narbe zugänglich wird, bis zu dem Augenblicke, wo die Antheren den Pollen anzubieten beginnen, nur 2—5 Stunden. Dasselbe gilt von zahlreichen Cistineen, Papaveraceen, Cacteen, Ranunculaceen, Rosifloreen, Asperifoliaceen, Gentianeen, Ericineen und Valerianeen, z. B. *Helianthemum alpestre*, *Glauicum luteum*, *Opuntia nana*, *Actaea spicata*, *Adonis vernalis*, *Atragene alpina*, *Clematis Vitalba*, *Potentilla caulescens*, *Cynoglossum pictum*, *Lithospermum arvense*, *Menyanthes trifoliata*, *Arctostaphylos uva ursi*, *Vaccinium Myrtillus*, *Valerianella dentata*. Selbst die ephemeren, beziehentlich epinykten Blüthen zeigen der Mehrzahl nach Dichogamie. Die Blüthen von *Mirabilis Jalappa* öffnen sich zwischen 7 und 8 Uhr Abends; wenn sich der Saum der Blume ausbreitet, so ist die einem kleinen Pinsel vergleichbare Narbe bereits befähigt, Pollen aufzunehmen, aber die Antheren sind noch sämtlich geschlossen. Erst 10 bis 15 Minuten später sieht man die Antheren aufspringen und ihren Pollen ausbieten. Der Zeitunterschied ist hier so gering, dass er von den meisten Beobachtern vernachlässigt wurde, und daraus erklärt es sich, dass man solche Blüthen gar nicht als dichogam gelten lassen wollte. Aber gerade der Umstand, dass selbst bei ephemeren Blüthen die Paarungsfähigkeit der zweierlei Geschlechtsorgane nicht zur selben Zeit eintritt, ist für die Frage nach der Bedeutung der Dichogamie von grösster Wichtigkeit, und muss daher hier ganz besonders hervorgehoben werden.

Ich will es nun versuchen, die Bedeutung der Dichogamie zu erklären, und lade den Leser ein, mit mir zunächst ein Weidengehölz zu betreten. Wir nehmen an, *Salix purpurea* beginne dort gerade zu blühen. Die Fruchtblüthen derselben zeigen bereits belegungsfähige Narben, aber die Pollenblüthen sind noch in der Ent-

wicklung zurück, und es ist noch keine einzige Anthere derselben geöffnet. Dagegen stehen die Pollenblüthen an der *Salix viminalis*, welche untermischt mit der *S. purpurea* in demselben Bestande wächst, auf dem Höhepunkte der Entwicklung. Pollen der *S. viminalis* ist in Hülle und Fülle zu haben. Durch den Duft und die Farbe der Blüthenkätzchen angelockt, sind unzählige Bienen angefliegen, schwirren von Strauch zu Strauch, saugen Honig und sammeln Pollen. Sie sind bei dieser Arbeit nicht wählerisch und beschränken sich nicht auf eine einzige Art, sondern fliegen ebenso gern zur *S. purpurea*, wie zur *S. viminalis*, und wenn noch andere Weidenarten vorhanden sein sollten, auch noch zu diesen. Wenn jetzt eine Biene zu den Fruchtblüthen der erstgenannten Weide kommt, um dort Honig zu saugen, und wenn diese Biene mit Pollen bedeckt ist, den sie von einem kurz vorher besuchten anderen Weidenstrauche abgestreift und aufgeladen hat, so kann dieser Pollen nur von der *S. viminalis* oder irgend einer anderen frühblühenden Art herkommen; von *S. purpurea* kann derselbe nicht abgestreift worden sein, weil sich in der ganzen Gegend noch keine einzige Anthere dieser Weidenart geöffnet hat. Indem aber die Narben der *S. purpurea* mit dem Pollen der *S. viminalis* belegt wurden, hat eine zweiartige Kreuzung oder Bastartirung stattgefunden. Erst zwei oder drei Tage später kann auch eine einartige Kreuzung stattfinden; denn nun haben sich auch aus den Pollenblüthen der *S. purpurea* die Antheren vorgeschoben, sich weit geöffnet und bieten den entbundenen Pollen den besuchenden Insecten an. Diese säumen auch nicht, die zugänglich gewordenen Pollenblüthen der Purpurweide zu besuchen, streifen dort Pollen ab und übertragen ihn auf die noch immer belegungsfähigen Narben derselben Art. In der ersten Zeit des Blühens ist also bei der genannten Weide in Folge der Dichogamie nur eine zweiartige Kreuzung und erst später eine einartige Kreuzung möglich! So verhält es sich selbstverständlich bei allen anderen Weiden und überhaupt bei sämtlichen zweihäusigen Gewächsen, deren Blüthen unvollkommen protogyn sind.

Um zu zeigen, dass sich an den einhäusigen Pflanzen dieselben Vorgänge abspielen, führe ich den Leser an den Rand eines Moores, auf welchem zahlreiche einhäusige *Carex*-Arten das Grundgewebe des Pflanzenteppichs bilden. Die verschiedensten Arten stehen daselbst in bunter Abwechselung nebeneinander. Hier am Saume der dunkeln Wassertümpel *Carex acutiformis*, *filiformis*, *riparia*, *vesicaria*, *paniculata*, dort auf der sich anschliessenden sumpfigen Wiesenfläche *Carex flava*, *canescens*, *glauca*, *Hornschuchiana* und noch viele andere. Sie blühen nicht alle zu gleicher Zeit, sondern die einen kommen etwas früher, die andern etwas später an die Reihe, und dabei trifft es sich, dass die einen gerade dann aufblühen, wenn bei den anderen die Blüthen den Höhepunkt der Entwicklung erreicht haben und bei einer dritten Gruppe die Blüthen schon zur Neige gehen. Sämtliche einhäusige *Carex*-Arten sind protogyn. Die Narben sind schon 2—3 Tage belegungsfähig, haben sich

sämmtlich weit über die Deckschuppen vorgeschoben und erscheinen so gestellt, dass der von Luftströmungen herbeigetragene Pollen an ihnen hängen bleiben muss. Noch immer sind aber die Antheren in den Pollenblüthen der betreffenden Art nicht geöffnet. Da ist es wohl selbstverständlich, dass die Narben im Verlaufe des ersten und zweiten Tages häufig mit den Pollen anderer, früher aufgeblühter Arten belegt werden; denn da die Antheren dieser schon früher aufgeblühten Arten schon geöffnet sind, so wird jeder Windstoss den Pollen aus ihnen ausschütteln, denselben über das Moor hinwehen und alles bestäuben, was eben bestäubungsfähig ist. Der Blüthenstaub, welcher sich später aus den über und neben den belegungsfähigen Narben stehenden Pollenblüthen entbindet, kann entsprechend seiner späteren Reife erst in zweiter Linie aufgenommen werden. Demnach ist die unvollkommene Dichogamie auch bei den Pflanzen mit einhäusigen Blüthen die Ursache, wenn anfänglich zweiartige und erst später einartige Kreuzung stattfindet.

Bekanntlich blühen selbst unter gleichen äusseren Verhältnissen nicht alle Stöcke einer Art an demselben Tage auf, und dieser Umstand ist hier insofern beachtenswerth, als man daran denken könnte, dass die früher aufblühenden Stöcke einer Art den Pollen für die Narben der später aufblühenden Stöcke derselben Art liefern. Das ist auch gewiss sehr oft der Fall, aber ebenso gewiss ist es, dass die Narben des ersten zur Blüthe kommenden Stockes einer protogynen Art zunächst nur mit Pollen anderer noch früher blühender Arten belegt werden können und thatsächlich belegt werden, so dass also an der früher zum Ausdrucke gebrachten Schlussfolgerung nichts geändert zu werden braucht.

Da sich die Pflanzen mit scheinzwitterigen Blüthen in Betreff der Uebertragung des Pollens ganz so wie zweihäusige und einhäusige verhalten, so lässt sich erwarten, dass bei ihnen der Dichogamie dieselbe Bedeutung zukommt, welche soeben erörtert wurde. Die hohen *Rumex*-Stauden aus der Gruppe *Lapathum*, namentlich *Rumex alpinus*, *nemorosus* und *obtusifolius*, tragen in ihren Rispen vorwaltend scheinzwitterige Fruchtblüthen, scheinzwitterige Pollenblüthen und neben diesen spärliche echte Zwitterblüthen. Mag man was immer für einen Stock in Augenschein nehmen, stets findet man an demselben die Narben in der Entwicklung den Antheren bedeutend vorausgeeilt. Die Narben sind schon belegungsfähig, die Antheren noch geschlossen. Unter solchen Verhältnissen können die ersten Blüthen eines Stockes, seien sie nun Scheinzwitter oder echte Zwitter, den Pollen nur von anderen Stöcken, welche schon mehrere Tage in Blüthe stehen, und aus deren bereits geöffneten pendelnden Antheren der Wind den Pollen herausbläst, erhalten. Und mag auch angenommen werden, dass von den 100 Stöcken des *Rumex obtusifolius*, welche irgendwo einen kleinen Bestand bilden, nicht alle zu gleicher Zeit aufblühen und in Folge dessen unzählige Kreuzungen zwischen den Blüthen der benachbarten, zu derselben Art gehörigen

Individuen stattfinden, die ersten belegungsfähig gewordenen Narben des im stundenweiten Umkreise am frühesten blühenden Stockes von *Rumex obtusifolius* können ein paar Tage hindurch nur Pollen von anderen Ampferarten erhalten, und es kann daher in der allerersten Zeit des Blühens bei *Rumex obtusifolius* nur eine zweiartige Kreuzung stattfinden.

Bei *Origanum vulgare* blühen diejenigen Stöcke, welche scheinzwitterige Fruchtblüthen tragen, um volle acht Tage früher auf als jene mit echten Zwitterblüthen. Dem wäre noch beizusetzen, dass für die im Umkreise einiger Kilometer zuerst aufblühenden Stöcke Pollen der gleichen Art nicht zu haben ist, und dass daher für den Fall, als die Narben durch Vermittelung der Insecten dennoch mit Pollen belegt werden sollten, dieser nur von einer anderen Art herkommen könnte. Auch bei den Compositen, in deren Köpfchen echte Zwitterblüthen mit scheinzwitterigen Fruchtblüthen vereinigt vorkommen, ist die Geschlechtsreife der ersteren im Vergleiche zu den letzteren stets um einige Tage verspätet, was zur Folge hat, dass die ersten Blüthen jener Stöcke, welche in einem bestimmten Landstriche den Reigen des Blühens eröffnen, nur von anderen schon früher aufgeblühten Arten Pollen bekommen können, also anfänglich auf zweiartige Kreuzung oder Bastartirung angewiesen sind. Im pontischen Florengebiete gibt es mehrere gesellig wachsende *Inula*-Arten (*Inula Oculus Christi*, *ensifolia*, *Germanica*, *salicina* etc.), welche in einer bestimmten Reihenfolge im Hochsommer zur Blüthe kommen, und zwar so, dass die eine Art immer erst zu blühen anhebt, wenn eine andere schon in voller Blüthe steht. In jedem Köpfchen dieser Arten finden sich am Umfange zungenförmige scheinzwitterige Fruchtblüthen und im Mittelfelde röhrenförmige echte Zwitterblüthen. Die ersteren entfalten sich früher als die letzteren, und für jede Art gibt es eine wenn auch nur auf ein paar Tage beschränkte Zeit, in welcher zu den Narben der randständigen scheinzwitterigen Blüthen nur Pollen von anderen Arten durch die Insecten herbeigebracht werden kann, weil eben eigener Pollen noch nicht zu haben ist. Diesem Beispiele liessen sich zahlreiche andere an die Seite stellen, aus denen hervorgeht, dass es vorzüglich von der unvollkommenen Dichogamie abhängt, wenn bei den Pflanzen mit scheinzwitterigen Blüthen im Beginne des Blühens zweiartige und erst späterhin einartige Kreuzung erfolgt.

Bei den Pflanzen mit echten Zwitterblüthen steht die Sache nicht anders. Von jenen Arten, welche heterostyl sind, kommen bald die Stöcke mit langgriffeligen, bald jene mit kurzgriffeligen Blüthen früher zur Entwicklung. So zeigen von *Primula auricula* die Stöcke mit langgriffeligen Blüthen, von *Primula longiflora* jene mit kurzgriffeligen Blüthen vor ihrem Widerpart einen Vorsprung, und es können daher die Narben der ersten langgriffeligen und ebenso jene der ersten kurzgriffeligen Primelstöcke nur mit Pollen anderer Arten belegt werden, was denn auch in der freien Natur durch Vermitte-

lung der Insecten häufig genug geschieht und das Entstehen zahlreicher Primelbastarte zur Folge hat. Was die Pflanzen mit nicht heterostylen echten Zwitterblüthen anbelangt, so wiederholt sich bei ihnen dasselbe Spiel. Wenn eine Art proterogyn ist, wie z. B. die *Pulsatilla patens*, so können die Erstlinge ihrer Blüthen keinen zugehörigen Pollen erhalten, weil ein solcher in der ganzen von *Pulsatilla patens* bewohnten Gegend noch nicht zu haben ist; wohl aber wäre es möglich, dass sie mit dem Pollen anderer, ebendort wachsender und früher aufgeblühten Arten der Gattung *Pulsatilla* versehen werden. Das gilt selbstverständlich nur für die Anfangszeit des Blühens und nur für jene Stöcke der betreffenden Art, welche in einer bestimmten Gegend als die ersten ihre Blüthen entfalten; denn bei den später aufblühenden kann es ebensogut auch zu einer einartigen Kreuzung kommen, weil dann die Erstlinge bereits Pollen entbunden haben, der von den Insecten abgeholt und übertragen werden kann. Unter den Pflanzen mit echten Zwitterblüthen gibt es sehr viele, welche nicht proterogyn, sondern proterandrisch sind. Da können die Narben in den Erstlingsblüthen einer Art nicht mit Pollen belegt werden, weil sie noch nicht geschlechtsreif und nicht zugänglich sind. Was geschieht aber mit dem Pollen dieser proterandrischen Erstlingsblüthen? Wenn er überhaupt alsbald nach seiner Entbindung aus den Antheren durch Vermittelung des Windes oder der Insecten zu einer Narbe gelangt, so kann das nur die Narbe einer anderen Art sein, welche bereits belegungsfähig ist. Gegen das Ende des Blühens ist in den Blüthen der meisten proterandrischen Arten kein Pollen mehr vorhanden, aber die Narben dieser Nachzügler unter den Blüthen haben erst jetzt ihre Geschlechtsreife erlangt. Sie können nur Pollen aus anderen, in der Entwicklung noch nicht so weit vorgeschrittenen Blüthen bekommen. Für jene Blüthen aber, welche als die allerletzten in irgend einer Gegend blühen, ist, wenn sie proterandrisch sind, ein Pollen der zugehörigen Art gar nicht mehr zu haben, und diese können nur mit dem Pollen anderer Arten versehen werden. Demnach erscheint auch bei den Pflanzen mit echten Zwitterblüthen, mögen dieselben proterogyn oder proterandrisch sein, in den allerersten, beziehentlich allerletzten Blüthen die zweiartige Kreuzung angestrebt.

Aus den hier mitgetheilten Befunden lässt sich der Satz ableiten, dass für jede dichogame Pflanze am Anfange oder Ende des Blühens die Gelegenheit zur zweiartigen Kreuzung oder, was dasselbe sagen will, zur Bastartirung gegeben ist, und dass in der freien Natur als die wichtigste Grundlage für das Zustandekommen der zweiartigen Kreuzung die Dichogamie und zwar insbesondere die unvollkommene Dichogamie zu gelten hat. Das schliesst natürlich nicht aus, dass bei der einartigen Kreuzung die Dichogamie gleichfalls eine wichtige Rolle spielt. Im Grossen und Ganzen wird man aber an dem Ergebniss festhalten können, dass die zweiartige

Kreuzung vorwaltend durch die zeitliche, die einartige Kreuzung vorwaltend durch die räumliche Trennung der Geschlechter bedingt ist. Mit dieser Schlussfolgerung steht auch die Thatsache im Einklange, dass zeitliche und räumliche Trennung der Geschlechter meistens theils zusammengehen, d. h. dass die zweihäusigen, einhäusigen und scheinzwittrigen Blüthen, ebenso jene zwittrigen Blüthen, deren Geschlechtsorgane räumlich getrennt erscheinen, dennoch unvollkommen dichogam sind, weil durch diese Einrichtung die Möglichkeit gegeben ist, dass in den Blüthen derselben Art am Anfange oder am Ende der Blüthezeit eine zweiarartige, in der übrigen Blüthezeit aber eine einartige Kreuzung stattfinden kann. Auch erklärt sich damit die Erscheinung, dass die unvollkommene Dichogamie weit häufiger vorkommt als die vollkommene, dass es zweihäusige Pflanzenarten mit vollkommen dichogamen Blüthen überhaupt nicht gibt, und dass, wenn eine solche jemals auftreten sollte, sie alsbald wieder vom Schauplatze verschwinden müsste. Gesetzt den Fall, es wüchse irgendwo eine Weidenart mit zweihäusigen, vollkommen proterogynen Blüthen, so könnte bei derselben nur eine Bastartirung stattfinden; die hierdurch zu Stande kommenden jungen Weidenstöcke wären also sämmtlich Bastarte, deren Gestalt mit jener der Stammart nicht mehr übereinstimmte. Die Art selbst würde sich demnach auf dem Wege der Fruchtbildung überhaupt nicht mehr erneuern können, sie würde keine gleichgestaltete Nachkommenschaft hinterlassen, oder, mit anderen Worten, sie würde aussterben und erlöschen.

Plantae Karoanae.

Aufzählung der von **Ferdinand Karo** im Jahre 1888 im **baikalischen Sibirien**, sowie in **Dahurien** gesammelten Pflanzen.

Von **J. Freyn** (Prag).

(Fortsetzung.¹⁾)

119. *Alchimilla vulgaris* L., Turcz. l. c. I. 402. — *β. subsericea* Led. l. c. II. 29. Waldwiesen um Irkutsk. Juni.
306. *Agrimonia pilosa* Led. Ind. h. Dorp. apud Led. l. c. II. 32. — Turcz. l. c. I. 400. — *β. glabrata* Freyn. Gebüsche um Nertschinsk. August. Blätter 5paarig, beiderseits ganz kahl, unterseits drüsig und oberseits am Rande schwach behaart. Früchte?
167. *Sibbaldia adpressa* Bunge, Led. l. c. II. 33. — Turcz. l. c. I. 396. Bergabhänge an der Użakowka bei Irkutsk. Mai. Wurzelkopf holzig, kurz auslaufend, mehrstengelig. Blumenblätter weiss, länglich verkehrt eiförmig.

¹⁾ Vergl. Jahrgang 1889, Nr. 40 u. ff.