

# **Einige thatsächliche und theoretische Bemerkungen zu F. Hildebrand's vergleichenden Untersuchungen über die Saftdrüsen der Cruciferen.**

Von  
**Hermann Müller.**

---

Seit der Veröffentlichung meines von Hildebrand mehrfach citirten Werkes über Befruchtung der Blumen durch Insekten (Leipzig, W. Engelmann 1873) habe ich einerseits die dort niedergelegten Beobachtungen zu vervollständigen gesucht, andererseits die Untersuchung der Alpenblumen in ziemlich umfassender Weise in Angriff genommen. So kommt es, dass mehrere Cruciferen, die Hildebrand in seinen vergleichenden Untersuchungen in Bezug auf ihre Saftdrüsen zum ersten Male beleuchtet, auch Gegenstand meiner Untersuchungen gewesen sind. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen weichen aber von denen Hildebrand's in so auffallender Weise ab, dass es mir, im Interesse der wissenschaftlichen Verwerthung unserer beiderseitigen Beobachtungen, geboten erscheint, unsere Differenzen ausdrücklich hervorzuheben.

Für die Erklärung dieser Differenzen ist es vielleicht nicht wesentlich, dass meine Beobachtungen, mit Ausnahme von *Cheiranthus Cheiri*, sämmtlich an Exemplaren angestellt worden sind, die an ihren natürlichen Standorten wuchsen, während Hildebrand, wie sich aus der Heimat der von ihm untersuchten Arten vermuthen lässt, wohl hauptsächlich Gartenpflanzen zur Untersuchung benutzt hat. Ich könnte zahlreiche Beweise beibringen, dass sich unter dem

Einflüsse der Cultur die Bestäubungseinrichtungen nicht selten sehr erheblich ändern, will mich jedoch hier, der Kürze halber, auf Mittheilung zweier Beispiele beschränken: *Pulmonaria azurea* ist auf den Alpen stets ausgeprägt heterostyl, während sie Hildebrand<sup>1)</sup>, jedenfalls nach Gartenexemplaren, als homostyl angiebt. *Polemonium coeruleum* trat in meinem Garten gynomonoeisch auf, während ich sie auf den Alpen immer nur mit proterandrischen Zwitterblüthen fand.

Auch an verschiedenen natürlichen Standorten zeigt eine und dieselbe Blumenart nicht selten auffallend verschiedene Bestäubungseinrichtungen, wofür ebenfalls hier zwei Belege: *Saxifraga tridactylites* wird von Sprengel<sup>2)</sup> als ausgeprägt proterandrisch beschrieben; in Westfalen tritt sie (auf dem Stadtwalle zu Soest) proterogyn auf, mit bei ausbleibendem Insektenbesuche regelmässig erfolgender spontaner Selbstbefruchtung. *Anchusa officinalis* fand Warming<sup>3)</sup> heterostyl mit Zwischenstufen; in Thüringen und Graubünden habe ich sie immer nur in der von mir abgebildeten Form<sup>4)</sup> gefunden. Es scheint mir deshalb bei Mittheilungen über Bestäubungseinrichtungen durchaus nöthig, ausdrücklich anzugeben, woher die untersuchten Exemplare entnommen wurden.

Ich lasse nun die Aufzählung unserer thatsächlichen Differenzen in der durch Hildebrand's vergleichende Untersuchungen gegebenen Ordnung folgen:

*Arabis Thaliana* L. wird von Hildebrand als der Saftdrüsen völlig entbehrend und immer nur die 4 längeren Staubgefässe besitzend dargestellt. Dagegen waren die zahlreichen Blüthen, welche ich von bei Lippstadt wild wachsenden Exemplaren dieser Art untersucht und zum Theil gezeichnet habe, sämmtlich in gleicher Weise mit Nektarien ausgestattet, in Bezug auf die Zahl der Staubgefässe aber verhielten sie sich sehr verschieden. In der Regel waren alle 6 Staubgefässe vorhanden, die 4 längeren mit der pollendeckten Seite ihrer Staubbeutel nach innen gekehrt, die gleichzeitig entwickelten Narben dicht umschliessend und reichlich mit Pollen be-

1) Geschlechtervertheilung S. 37.

2) Entdecktes Geheimniss S. 244—246.

3) Botanisk Tidsskrift Kjöbenhavn 1877, 3. Reihe, Bd. 2.

4) H. Müller, Befruchtung etc. S. 269.

legend, die beiden kürzeren die Narbe nicht erreichend, ebenfalls ihre pollenbedeckte Seite nach innen kehrend. Während aber die 4 längeren Staubgefäße an Zahl und Stellung ziemlich constant waren, schwankten die kürzeren in beiderlei Hinsicht bedeutend. Ihre Länge betrug in manchen Blüten  $\frac{4}{5}$ , in anderen  $\frac{3}{4}$ , in noch anderen sank sie bis zu  $\frac{1}{2}$ , ja selbst bis zu  $\frac{1}{3}$  der längeren hinab, und in zahlreichen Blüten fehlten sie gänzlich. Bei Lippstadt ist aber dieser von Hildebrand allein beobachtete Fall, in welchem nur die 4 längeren Staubgefäße übrig geblieben sind, entschieden der seltenere und das Vorkommen aller 6 Staubgefäße die Regel. Unter den von mir gezeichneten Blüten befindet sich auch eine, von deren beiden kürzeren Staubgefässen das eine verschwunden, das andere,  $\frac{4}{5}$  so lang als die längeren, erhalten geblieben ist, eine andere, welche 3 Kelchblätter, 3 damit alternirende Blumenblätter, die 4 längeren Staubgefäße und den Stempel, alle diese Theile in normaler Entwicklung, besitzt. Nektarien sind bei allen von mir untersuchten Blüten ohne Ausnahme 6 vorhanden, nämlich an der Aussenseite der Wurzel jedes der 6 Staubfäden eines, und zwar in Form eines grünen, fleischigen Knötchens. Die der 4 längeren Staubfäden secerniren aber nicht mehr, sondern existiren bloß noch als sehr kleine rudimentäre Organe; die der beiden kürzeren sind vielmal grösser und sondern eine wasserklare süsse Flüssigkeit ab, die sich in einer kleinen Aussackung des darunter stehenden Kelchblattes sammelt; sie sind ganz ebenso stark entwickelt, wenn die kürzeren Staubgefäße fehlen, als wenn sie in grösserer oder geringerer Länge vorhanden sind.

In Folge ihrer Unansehnlichkeit werden die Blüten der *Arabis Thaliana* allerdings nur sehr spärlich von Insekten besucht, so dass spontane Selbstbefruchtung die überwiegende Fortpflanzungsart sein mag. Wer sich indess die Mühe nimmt, die Blüten bei sonnigem Wetter andauernd zu überwachen, wird sich wohl überall überzeugen können, dass ebensowenig diese wie irgend welche andere insektenblüthige Pflanze des Insektenbesuches völlig entbehrt. Mir wenigstens ist es bei Lippstadt, nur in den Monaten Mai und Juni 1873, gelungen, folgende Insekten als Besucher der *Arabis Thaliana* zu constatiren:

A. Käfer: 1) *Ceutorhynchus* (spec.?), nur einmal; 2) *Anaspis rufilabris*; 3) *Meligethes* (spec.?), die beiden letzteren wiederholt.

B. Fliegen: 4) *Empis livida*, saugend; 5) *Rhingia rostrata*, saugend; 6) *Ascia podagrica*, Pollen fressend.

C. Bienen: 7) die Honigbiene, *Apis mellifica*, saugend — aber nur einige Blüten probeweise.

*Cheiranthus Cheiri* wird von Hildebrand so beschrieben, dass man ihn für eine Falterblume halten sollte. Thatsächlich aber wird er, wenigstens in meinem Garten, hauptsächlich von Bienen (*Apis mellifica*, *Anthophora pilipes*), welche seinem Honige nachgehen, besucht und gekreuzt.

Das Bestäubungsverhältniss von *Draba verna* habe ich nicht, wie Hildebrand angiebt, nach Sprengel, sondern nach eigener Beobachtung erörtert; nach Sprengel schon deshalb nicht, weil dieser sich nur über die Lage der 4 Saftdrüsen, nicht aber über das Bestäubungsverhältniss ausspricht.

*Draba aizoides* fand ich auf den Alpen ebenfalls proterogyn, doch nicht mit schon aus den Knospen ein Stück hervorragenden Narben. Auch ist die Selbstbestäubung bei den Alpenexemplaren keineswegs vermieden; vielmehr bleiben bei rauhem Wetter die Blüten halb geschlossen, und aus den 4 längeren Staubgefässen gelangt nun von selbst Pollen auf die noch functionsfähigen Narben. Als Nektarien habe ich nur 2 die Basis der beiden kürzeren Staubfäden aussen und an den Seiten umwallende fleischige Wülste bemerkt, die 4 in den 4 Winkeln zwischen je einem kürzeren und längeren Staubfaden sitzende Honigtröpfchen absondern. Ausser *Draba aizoides*, der einzigen Hildebrand bekannt gewordenen proterogynen Crucifere, fand ich auf den Alpen auch *Arabis bellidifolia* und *Hutchinsia alpina* proterogyn.

*Barbarea vulgaris* hat nach Hildebrand nur 2 secernirende Nektarien, nämlich je eines an der Innenseite der Basis jedes kürzeren Staubfadens, dessen Honigsaft in die schwache Aussackung des darunter liegenden Kelchblattes gelangt; ausserdem 2 an der Basis der längeren Filamentpaare liegende (nicht secernirende?), „die sich auf Kosten ihres Aussonderungsvermögens vergrößert zu haben scheinen“. An den bei Lippstadt wild wachsenden Exemplaren da-

gegen hat jeder der beiden kürzeren Staubfäden an seiner Basis jederseits eine kleine grüne fleischige Honigdrüse, ausserdem ebenfalls 2 etwas grössere aussen an der Basis der längeren Filamentpaare und auf jeder der 6 Honigdrüsen sieht man bei sonnigem Wetter ein farbloses Tröpfchen. Also Differenz in der Zahl und Lage der Nektarien, in der Zahl und Lage der Honigtröpfchen!

Mehr als 6 Saftdrüsen fand Hildebrand bei keiner der von ihm untersuchten Cruciferen. Als mit 8 Saftdrüsen versehen führt er, nach Caspary, *Lobularia maritima* an. Uebergänge von 6 zu 8 Saftdrüsen sind ihm nicht bekannt geworden. Ich glaube einen solchen Uebergang auf den Alpen an *Arabis bellidifolia* gefunden zu haben. An der Aussenseite der Basis jedes der 4 längeren Staubfäden sitzt hier ein kleines, nicht secernirendes grünes Knötchen; ausserdem ist jeder der beiden kürzeren Staubfäden an seiner Basis aussen von einem grünen fleischigen Wulste umwallt, der rechts und links je einen Tropfen Honig hervortreten lässt. Man darf vielleicht in der physiologischen Trennung der beiden Hälften desselben Nektariums den Anfang zu ihrer morphologischen Trennung vermuthen.

Diesen thatsächlichen habe ich noch einige theoretische Bemerkungen hinzuzufügen, da auch meine Auffassung der Bedeutung der beobachteten Thatsachen von derjenigen Hildebrand's in mehreren Punkten durchgreifend verschieden ist. Unsere theoretischen Differenzpunkte sind:

1. die Bedeutung der Kreuzung und Selbstbefruchtung im Pflanzenreiche,
2. die phylogenetische Bedeutung der Hildebrand'schen vergleichenden Untersuchungen,
3. die Bedeutung der bei so zahlreichen Cruciferen beobachteten nicht secernirenden Saftdrüsen.

#### **I. Die Bedeutung der Kreuzung und Selbstbefruchtung im Pflanzenreiche.**

Hildebrand's Auffassung dieser Bedeutung spricht sich unzweideutig darin aus, dass er in der Familie der Cruciferen die verschiedensten Uebergänge von unvermeidlicher und alleiniger Selbstbestäubung zu stark begünstigter Fremdbestäubung erblickt

(S. 3 des Separatabdrucks), dass er, wie seine Bemerkungen in Bezug auf *Arabis Thaliana*, *Neslia paniculata* (S. 4), *Alliaria officinalis* (S. 15) u. a. beweisen, bei Blumen, welche sich regelmässig selbst bestäuben, Anlockung von Insekten und Kreuzung durch dieselben für vollständig überflüssig hält, dass es ihn daher überrascht, wenn bei sich selbst bestäubenden Arten stark ausgebildete Saftdrüsen vorkommen, wenn neben der Sichselbstbestäubung Insekten zur Fremdbestäubung angelockt werden (S. 28). Es geht daraus klar hervor, dass Hildebrand spontane Selbstbefruchtung nicht bloß als Nothbehelf statt ausbleibender Kreuzung, sondern als der Kreuzung gleichwerthig betrachtet. Einer solchen Auffassung widersprechen aber ebensowohl alle bis jetzt bekannten Erscheinungen der Blumenwelt, als die über die Wirkungen der Kreuzung und Selbstbefruchtung bis jetzt angestellten Versuche, namentlich auch jene umfassendsten Versuche, welche Charles Darwin 11 Jahre hindurch mit meisterhafter Umsicht und Ausdauer durchgeführt und in seinem Werke „Cross and Selffertilisation“ niedergelegt hat.

Die Blumenwelt nämlich bietet uns, vom Gesichtspunkte der Kreuzung und Selbstbefruchtung aus betrachtet, nur zweierlei Anpassungen dar: 1) an ausschliessliche Kreuzung — bei Blumen, die stets reichlichen Insektenbesuch an sich locken; 2) an Kreuzung bei eintretendem, spontane Selbstbefruchtung bei ausbleibendem Insektenbesuche — bei Blumen, deren Insektenbesuch unsicher ist, und zwar mit den verschiedensten Abstufungen relativer Begünstigung der einen oder anderen Fortpflanzungsart, je nach dem Grade der Wahrscheinlichkeit eintretenden Insektenbesuchs. Dagegen kennen wir keine einzige Blume, keine einzige Pflanze überhaupt, die ausschliesslicher Selbstbefruchtung angepasst wäre. Wohl sind sehr unscheinbare oder in besonders ungünstige Verhältnisse verschlagene Insektenblüthler wieder zu Windblüthlern geworden, wie die *Artemisiaceen*, wie auf Kerguelensland die Crucifere *Pringlea antiscorbutica*, oder haben sich viele Generationen hindurch nur durch spontane Selbstbefruchtung forterhalten, wie die in unser Klima versetzte *Salvia cleistogama*. Aber kein einziger Fall ist uns bekannt, in dem eine Pflanze auf die Möglichkeit der Kreuzung absolut verzichtet hätte und überhaupt nur cleistogame Blüthen hervorbrächte. Wäre dagegen Hildebrand's Auffassung richtig, so wäre allen den zahllosen

Blumen, die sich bei ausbleibendem Insektenbesuche selbst befruchten — sie bilden in unserer Zone des veränderlichen Niederschlags und des unsicheren Wetters wahrscheinlich die Majorität — die Entwicklung einer grossen gefärbten Corolla, die Honigabsonderung, das mit so viel Wärme- und Kraftverlust und Gefahren verknüpfte Offenblühen ein unbegreiflicher Luxus, den Naturauslese längst beseitigt haben müsste.

Was aber Darwin's angedeutete Versuche betrifft, so liefern sie, wie ich an anderen Stellen (z. B. Kosmos, Bd. I. S. 57--67) nachgewiesen zu haben glaube, die thatsächliche Begründung für die beiden mit allen Erscheinungen der Blumenwelt in vollem Einklang stehenden und die Erklärung derselben enthaltenden Sätze: So oft aus Selbstbefruchtung hervorgegangene Nachkommen mit aus Kreuzung hervorgegangenen im Wettkampfe um die Daseinsbedingungen gerathen, werden die ersteren von den letzteren überwunden. Tritt dagegen dieser Wettkampf nicht ein, so vermag in vielen Fällen auch Selbstbefruchtung eine unbekannte Zahl von Generationen hindurch der Fortpflanzung zu genügen.

## 2. Die phylogenetische Bedeutung der Hildebrand'schen vergleichenden Untersuchungen.

Hildebrand lässt die von ihm untersuchten Cruciferen nach der Zahl und Stellung ihrer Saftdrüsen geordnet auf einander folgen und nennt die sich so ergebende Reihe eine „Entwicklungsreihe“; ich kann in derselben bloß eine dankenswerthe übersichtliche Anordnung der uns in verwirrender Mannigfaltigkeit vorliegenden Cruciferen-Nektarien, keine Entwicklungsreihe erblicken. In einer Entwicklungsreihe muss jedes folgende Glied aus dem vorhergehenden hervorgegangen sein, oder wenigstens einer Entwicklungsstufe angehören, die derjenigen des vorhergehenden Gliedes gefolgt ist. Dass dieser Anforderung die von Hildebrand aufgestellte Reihe eben so wenig genügt, wie z. B. die Reihe der 10 ersten Pflanzenklassen Linné's, beweist schon völlig hinreichend ihr erstes Glied, *Arabis Thaliana*. Hildebrand hat bei dieser Pflanze keine Nektarien gefunden und stellt sie deshalb an den Anfang seiner Reihe. Wenn sie aber auch wirklich nektarienlos vorkommt, so kann sie, nach

den von mir mitgetheilten Beobachtungen, nur durch Verkümmern von 6 Saftdrüsen nektarienlos geworden sein. In einer Entwicklungsreihe müsste also die nektarienlose Form von *Arabis Thaliana* hinter die mit 6 Nektarien ausgerüstete Form gestellt werden. Nichts berechtigt uns aber überhaupt zu der Annahme, dass sich die Cruciferen nach der Entwicklung ihrer Nektarien in eine einfache Reihe ordnen lassen und dass sie von 0 zu 2, zu 4, zu 6, zu 8 Nektarien fortgeschritten sind.

### 3. Die Bedeutung der bei zahlreichen Cruciferen beobachteten winzig kleinen nicht secernirenden Saftdrüsen.

Auf diese allein kann sich wohl nur Hildebrand's Bemerkung auf S. 8 beziehen: „es treten uns hier Erscheinungen entgegen, die ebenso gut für abortirte, wie für anfangende Saftdrüsenbildungen angesehen werden können“. Ich kann auch in dieser Beziehung Hildebrand's Auffassung nicht beistimmen, sondern ungewöhnlich kleine nicht fungirende Nektarien (nicht bloß bei den Cruciferen, sondern ganz allgemein) immer nur als abortirte, niemals als anfangende Saftdrüsenbildungen betrachten. Denn wo auch immer in einem Kreise nächstverwandter Pflanzenformen die ersten Uebergänge zur Honigabsonderung und Nektarienbildung uns erhalten geblieben sind, sehen wir ausnahmslos die physiologische Neuerung der morphologischen vorausgehen. Es beginnt die Saftausscheidung aus dem Gewebe irgend eines Theils der schon vorhandenen Organe, sei es Blütenboden, seien es Kelchblätter, Blumenblätter, Staubgefäße oder Stempel; erst mit der stufenweisen Steigerung der Funktion hebt sich die secernirende Gewebepartie allmählig stärker hervor, bis sie in vielen Fällen endlich als besonderes Organ unterschieden werden kann. In der Familie der Scrophulariaceen z. B. sind gewisse *Verbascum*-arten noch ganz ohne Saftabsonderung, bei *Tozzia alpina*, *Digitalis lutea* und *purpurea*, *Antirrhinum majus* u. a. secernirt der etwas angeschwollene unterste Theil der Aussenwand des Fruchtknotens Honigsaft; bei *Digitalis grandiflora*, *Linaria vulgaris*, *alpina* u. a. ist derselbe honigabsondernde unterste Theil der Aussenwand des Fruchtknotens schon stärker angeschwollen und erscheint daher schon mehr als ein besonderes Organ, das sich bei den genannten

Linariaarten besonders nach vorn deutlicher abhebt. An derselben Stelle, aber oft noch viel weiter ausgebildet, sitzt bei den mir bekannten Rhinanthus- und Pedicularisarten das Nektarium stets als ein besonderes Organ. Ranunculaceen, Rosaceen, Gentianeen bieten nicht minder lehrreiche Beispiele des Uebergangs von honiglosem Zustande zu Honigausscheidung und Nektarienbildung dar, die sich jeder mit der einheimischen Flora hinreichend Vertraute leicht selbst zurecht legen kann. In der Familie der Cruciferen dagegen besitzen, so viel wir wissen, alle Arten ohne Ausnahme Nektarien, die bereits als besondere Organe ausgebildet sind, so dass wir aus ihr irgend welchen Aufschluss über die ersten Anfänge der Honigabsonderung und Nektarienbildung sicherlich nicht schöpfen können. So wenig wir aber irgend wo im gesammten Thier- und Pflanzenreiche ein Organ kennen, von dem sich annehmen liesse, dass es sich zunächst als kleines funktionsloses Organ ausgebildet und erst später, bis zu einer gewissen Grösse herangewachsen, zu funktionieren begonnen hätte; so wenig können wir in den kleinen nicht secernirenden Nektarien der Cruciferen anfangende Saftdrüsenbildungen erblicken.

Unseren hiermit klar gelegten thatsächlichen und theoretischen Differenzen gegenüber ist es mir eine um so lebhaftere Genugthuung, ausdrücklich dankbar anzuerkennen, dass in Bezug auf einen sehr wesentlichen Punkt in der Auffassung der Cruciferen eine irrige Auffassung meinerseits von Hildebrand berichtigt worden ist. Mit Eichler's Arbeit über den Blütenbau der Fumariaceen, Cruciferen etc. unbekannt, habe ich in meinem Werke über die Befruchtung der Blumen durch Insekten die Cruciferenblüthe so dargestellt, als wenn sie aus alternirenden 4gliedrigen Blattkreisen bestände, von denen der äussere Staubgefässkreis zur Hälfte ausgefallen wäre und freue mich deshalb, diesen Irrthum nun durch Hildebrand berichtigt zu sehen.

---