Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich (2009) 154(3/4): 75–81

Vom Milch trinkenden Sonnentau (*Drosera* spec.) zum schlafenden Wassersalat (*Pistia* spec.): Charles Darwin als Botaniker

Rolf Rutishauser (Zürich)

Zusammenfassung:
Charles Darwin wird oft nur mit der Evolutionstheorie in Verbindung gebracht. Die vorliegende Arbeit betont Darwins Verdienste bei der Erforschung von Pflanzen. Seine Beobachtungsgabe verbunden mit experimentellem Geschick verhalfen Darwin zu botanischen Entdeckungen, für die wir ihn am 200. Geburtstag ebenso ehren sollten wie für seine mit natürlicher und sexueller Selektion verbundene Evolutionstheorie. Für die Pflanzenzüchtung und damit für die Evolution bedeutsam sind Darwins Errungenschaften als Genetiker. Auch ohne Faktorengenetik erbrachte er den experimentellen Nachweis von Inzuchtdepression und Heterosis-Effekt. Mit Experimenten an Graskeimlingen antizipierten Charles Darwin und sein Sohn Francis die Existenz von Phytohormonen. Darwin zeigte, dass Pflanzen in ihren Lebensäusserungen (z. B. Sinnesleistungen, Fähigkeit zur Bewegung) Tieren nicht unähnlich sind. Die vorliegende Arbeit wiederholt zwei Experimente von Darwin: (1) Einrollung von Blättern beim Sonnentau (*Drosera* spec.) nach Fütterung von Kuhmilch und gekochtem Ei; (2) Schliessbewegung von Rosettenblättern des Wassersalats (*Pistia* spec.) bei Einbruch der Dunkelheit.

Milk-drinking sundew *(Drosera)* and sleeping water lettuce *(Pistia)*: Charles Darwin as botanist.
Darwin is mainly known as the founder of the evolutionary theory based on natural and sexual selection. This paper, however, gives more emphasis on Darwin's role as a botanist. Darwin proved that cross-pollination in plants is often advantageous (including heterosis, i.e. hybrid vigour) whereas self-pollination may lead to inbreeding depression. Charles Darwin and his son Francis anticipated the presence of phytohormones by doing experiments with grass seedlings. Moreover, Charles Darwin showed that plants have animal-like behaviour, combined with sense organs, nerve-like impulses and power of movement, while actively exploring their environment. Two of Darwin's experiments were repeated as part of this paper: (1) *Drosera* spp. (sundew) accept cow-milk and boiled egg as prey; (2) *Pistia stratiotes* (water lettuce) keeps its rosette leaves upright at night and spreading during the day.

Schlagwörter: **Evolutionstheorie – Heterosis – Inzuchtdepression – Karnivore Pflanzen – Phytohormon – Pflanzenbewegungen – Selektion**
Key words: **evolutionary theory – heterosis – inbreeding depression – carnivorous plants – phytohormone – plant movements – selection**

1 EINLEITUNG

Der Pflanzenzüchter Patrick MATTHEW (1831) antizipierte Darwins Evolutionstheorie: Charles Darwin gilt oft als Begründer der auf natürlicher Selektion basierenden Evolutionstheorie. Bei Diskussionen über Darwins Prioritätsansprüche sollte das Vorwort z. B. zur sechsten Auflage seines Hauptwerks «On the origin of species» (DARWIN 1859, 1872, deutsch 1876) nicht ausgeklammert bleiben. Darwin akzeptierte darin, dass bereits MATTHEW (1831) die zentralen Aussagen seiner Evolutionstheorie publiziert hatte. DARWIN (1876, S. 4) schrieb: «Im Jahre 1831 erschien das Buch von Patrick Matthew ‹Naval timber and arboricul-

ture›, in welchem er genau dieselbe Ansicht von dem Ursprunge der Arten entwickelt, wie die … von Mr. Wallace und mir, welche im Linnean Journal und erweitert in dem vorliegenden Bande dargestellt wurde. Unglücklicherweise jedoch schrieb Matthew seine Ansicht in zerstreuten Sätzen in dem Anhange zu einem Werke über einen ganz anderen Gegenstand nieder, so dass sie völlig unbeachtet blieb, bis er selbst im Gardener's Chronicle vom 7. April [1860] die Aufmerksamkeit darauf lenkte. Die Abweichungen seiner Ansicht von der meinigen sind nicht von wesentlicher Bedeutung. … Ich bin nicht sicher, ob ich alle Stellen richtig verstehe; doch scheint er grossen Wert auf die unmittelbare Wirkung der äussern Lebensbedingungen zu legen. Er erkannte jedoch deutlich die volle Bedeutung des Prinzips der natürlichen Zuchtwahl.» Im Gegensatz zu seinen Vorläufern (inkl. Matthew) unterschied Darwin wohl als Erster zwei Formen von Auslese. So betonte er neben der «natürlichen Auslese» die Wichtigkeit der «sexuellen Selektion», bei der z. B. die Weibchen entscheiden, welche Männchen ihr Erbgut an die Nachkommen weitergeben (DARWIN, 1859, 1871; MAYR, 1988; DEMPSTER, 1996). Darwins Verdienst ist es, der auf Selektion basierenden Evolutionstheorie zum Durchbruch verholfen zu haben, indem er sie auf überzeugende Weise publizierte und mit unzähligen Naturbeispielen glaubhaft belegte.

Evolution als «Tatsache»: Über die Frage, ob Darwins Theorie mit dem traditionellen Schöpfungsglauben vereinbar sei, wurde schon während Darwins Leben und weiter auch nach Darwins Tod heftig debattiert (BURLA, 1959; SULSER, 2008; VOSS, 2009; vgl. U. Leu in diesem Heft). Als Zürcher Beispiel dieses Lehrstreits soll der einstige Botanikprofessor an der Universität Zürich, Arnold DODEL (1889, S. 36) zu Worte kommen, der 30 Jahre nach Darwins Erstausgabe von «On the origin of species» sehr bedauert, dass die Volksschule davon noch keine Kenntnis genommen hat: «In allen Ländern deutscher Zunge und weit herum auch bei den meisten andern Nationen wird in der Volksschule immer noch der Irrthum des mosaischen Schöpfungsberichtes als heilige Wahrheit gelehrt.» Dann fährt DODEL (1889, S. 95) als vehementer Verfechter von Darwins Abstammungslehre fort: «Der Kampf ums Dasein – wer ihn nicht kennt aus eigener Erfahrung, der ist noch kein Mensch, ist armseliger denn der Bettler – und säss er auf hohen Thronen. Leben heisst kämpfen; wer nicht zu kämpfen hat – kann vom Leben unmöglich einen rechten Begriff haben.» Als Botaniker ergänzt DODEL (1889, S. 96): «Still und geräuschlos vollzieht sich der Daseinskampf in der Pflanzenwelt. Im stillen Wald mit seiner sonntäglichen Ruhe sterben in jeder Minute Tausende von Pflanzen und entwicklungsfähigen Keimen im Kampf um's Dasein.»

Kreationismus oder Neodarwinismus heisst auch heute noch (150 Jahre nach 1859!) die Frage, an der sich dogmatische Befürworter gegensätzlicher Lehrmeinungen ereifern. Dabei wird oft vergessen, dass für Darwin dieser Gegensatz wohl kaum existierte. Darwins Credo findet sich als Schlusssatz ebenfalls in der sechsten Auflage von «On the origin of species» (engl. 1872, deutsch 1876, S. 578): «Es ist wahrlich eine grossartige Ansicht, dass der Schöpfer den Keim alles Lebens, das uns umgibt, nur wenigen oder nur einer einzigen Form eingehaucht hat, und dass, während unser Planet den strengsten Gesetzen der Schwerkraft folgend sich im Kreise schwingt, aus so einfachem Anfange sich eine endlose Reihe der schönsten und wundervollsten Formen entwickelt hat und noch immer entwickelt.»

Der Wissenschaftsphilosoph Michael RUSE (2000) plädiert wohl deshalb bei Evolutionsdebatten für mehr Bescheidenheit im Umgang mit dem Begriff «Tatsache», und zwar auf der Seite «gottesfürchtiger» Kritiker als auch auf der Seite vehementer Befürworter von Darwins Evolutionstheorie. RUSE schreibt (2000, S. 28): «We have no reason to think that middle-range primates, using the adaptations they evolved to come down from out of the jungle, necessarily have the power to achieve full understanding of their origins. The wonder is that we can know as much as we do.»

2 CHARLES DARWIN ALS BOTANIKER

Darwin wurde hauptsächlich als Zoologe bekannt. Der vorliegende Artikel jedoch betont die Rolle von Charles Darwin als Botaniker. Darwin schrieb sieben Bücher, die sich nur oder vorwiegend mit Pflanzen befassten. Alle wurden wenige Jahre nach ihrem Erscheinen von Julius Victor Carus auf Deutsch übersetzt (vgl. BURLA, 1959; STOECKLIN und HÖXTERMANN, 2009):

Orchideen: *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing.* John Murray, London. 1862, 2nd revised ed. 1877. [deutsch 1877 «Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden»].

Kletterpflanzen: *The movements and habits of climbing plants.* John Murray, London. 1867 [deutsch 1876 «Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen»].

Domestizierung von Tieren und Pflanzen: *The variation of animals and plants under domestication.* 2 Bände.

John Murray, London. 1868. [deutsch 1878 und 1899 «Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation»].

Tierfangende Pflanzen: *Insectivorous plants*. John Murray, London. 1875. [deutsch 1876 «Insektenfressende Pflanzen»].

Fremd- und Selbstbestäubung: *The effects of cross and self-fertilisation in the vegetable kingdom*. John Murray, London. 1876. [deutsch 1877 «Die Wirkungen der Kreuz- und Selbst-Befruchtung im Pflanzenreich»].

Blütenformen: *The different forms of flowers on plants of the same species*. John Murray, London. 1877. [deutsch 1877 «Die verschiedenen Blüthenformen an Pflanzen der nämlichen Art»].

Pflanzen in Bewegung: *The power of movement in plants*. John Murray, London. 1880. [mit Unterstützung durch Darwins Sohn Francis; deutsch 1881 «Das Bewegungsvermögen der Pflanzen»].

Alle Bücher (englische Originaltexte und Abbildungen) sind online unter http://darwin-online.org.uk zu finden. Diese Werke beweisen, dass Darwin auch wegen seinen Pflanzenstudien (oder vielleicht vor allem ihretwegen!) ein Platz auf der Ehrentribüne der Naturforscher zukommt. Erkannt hat dies bereits sein Sohn Francis DARWIN (1899), der einen kurzen Abriss der botanischen Arbeiten seines Vaters verfasste und in dessen Schaffen eine «evolutionäre» und eine daran anschliessende «physiologische Periode» unterschied. Die hier ausgewählten Textbeispiele zeigen, dass Darwins eigenes Denken und Forschen nicht nur um die durch Selektion getriebene Evolution («um den Kampf ums Dasein») kreiste. So beschrieb er zahlreiche Lebensphänomene bei Pflanzen, die er nicht nur als Anpassungsmerkmale zu deuten verstand, z. B. die Schlafbewegung der Laubblätter bei zahlreichen Blütenpflanzen. Gemäss Francis' Aussagen fuhr sein Vater fort, Pflanzen zu studieren, «principally because of his irresistible desire to understand the machinery of living things. It is true that in elucidating the machinery he supplied the most brilliant evidence in favour of the validity of natural selection as the great moulding force in Nature. But I do not think this was his object, it was rather a by-product of work carried on for love of doing it.» (DARWIN F., 1899, S.X). Aktuelle Publikationen zur Bedeutung von Charles Darwin und dessen Sohn Francis als Pflanzenforscher wurden von AYRES (2008), ebenso STOECKLIN und HÖXTERMANN (2009) herausgegeben. Aktualisierte Auszüge aus Darwins Pflanzenstudien finden sich im «Lesebuch» von VOSS (2008).

3 DARWINS EXPERIMENTE MIT PFLANZEN

Am einfachsten ist es, die Pflanzenexperimente von Charles Darwin zu verstehen, wenn man sie selber wiederholt. Dies soll in diesem Beitrag an zwei Beispielen geschehen: (1) Fütterungsversuche bei der karnivoren Gattung *Drosera* (Droseraceae). Dabei werden die von Darwin am einheimischen Rundblättrigen Sonnentau (*Drosera rotundifolia*) ausgeführten Experimente mit dem aus Südafrika stammenden Keilblättrigen Sonnentau (*D. cuneifolia*) wiederholt. (2) Beobachtung der Schlafbewegung von *Pistia stratiotes*, dem Wassersalat (Araceae).

3.1 Fütterungsexperimente beim Sonnentau (*Drosera* spec.)

3.1.1 Darwins Studien

Im August 1860 schrieb Darwins Frau Emma an Lady Lyell: «Er [Darwin] behandelt *Drosera* genau wie eine lebende Kreatur, und ich nehme an, dass er letzten Endes zu beweisen hofft, dass es sich auch um ein Tier handelt.» Im November 1860 schrieb Darwin selber an seinen Geologen-Freund Sir Charles Lyell: «Mich interessiert *Drosera* mehr als die Entstehung aller Arten dieser Welt.» (Zitate aus ALLAN, 1989)

Die Mehrzahl der Kapitel, nämlich 250 Seiten von DARWINS (1875) Buch über insektivore Pflanzen sind allein dem Rundblättrigen Sonnentau (*Drosera rotundifolia*) gewidmet, insbesondere den Bewegungen der mit Drüsenköpfen ausgestatteten Tentakel. Gemäss Charles Darwin (in der deutschen Übersetzung von 1876, S. 15) «erklärt die Aufsaugung von animaler Substanz aus den gefangenen Insekten, wie *Drosera* in ausserordentlich armem torfigen Boden gedeihen kann, in einigen Fällen da, wo nichts als *Sphagnum*-Moos wächst; und Moose hängen überhaupt in Bezug auf ihre Nahrung nur von der Atmosphäre ab.» DARWIN (1876, S. 67) realisierte, dass die *Drosera*-Blätter nährende Substanz aus den Insekten absorbierten. In der Folge experimentierte DARWIN (1876, S. 70) mit stickstoffhaltigen Substanzen wie z. B. Milch, menschlichem Harn oder Bronchialschleim. Zur Wirkung von Milch auf die *Drosera*-Tentakel schreibt Darwin: «Es wurden Tropfen auf sechzehn Blätter gebracht, und die Tentakel von sämtlichen, ebenso wohl die Blattränder … wurden bald bedeutend eingebogen.»

Es scheint, dass Darwin zu seiner Zeit nicht der Einzige war, der mit dem Sonnentau experimentierte. Darwins Grossvater Erasmus DARWIN (1791) glaubte noch, dass «*Drosera* mucilage prevents small insects from infesting

leaves» (Zitat aus LLOYD, 1942, S. 118). Charles Darwins Sohn Francis setzte die *Drosera*-Fütterungsversuche fort (vgl. DARWIN F. 1876, 1878; AYRES, 2008). Für Zürcher Leser erwähnenswert sind auch ähnliche *Drosera*-Experimente von Eduard REGEL (1879). Regel war von 1842–1855 als Obergärtner im Botanischen Garten Zürich tätig, also just zur gleichen Zeit, als Darwins Brieffreund Oswald Heer hier Gartendirektor war.

3.1.2 Wiederholung der Fütterungsversuche mit *Drosera cuneifolia* (Keilblättrigem Sonnentau)

Für die Fütterungsversuche wurden im Frühjahr 2009 die mit roten Tentakeln versehenen Blätter des Keilblättrigen Sonnentaus (*Drosera cuneifolia*) verwendet. Die Pflanzen im Botanischen Garten Zürich haben Rosettendurchmesser von 5–7 cm. Diese Art gehört wie *D. rotundifolia* und *D. intermedia* (syn. *D. longifolia*) zur Sektion *Drosera* (BARTHLOTT et al., 2004). Im Gegensatz zu den beiden einheimischen Arten *D. rotundifolia* und *D. intermedia* wurden von Charles DARWIN (1875), Francis DARWIN (1876, 1878) und Eduard REGEL (1879) mit der aus Südafrika (SW-Kap) stammenden *D. cuneifolia* keine Experimente angestellt. Es liegen vermutlich auch keine neueren Beobachtungen vor, die *D. cuneifolia* als Milch trinkendes Gewächs demonstrieren.

Protokoll zur Fütterung von *D. cuneifolia* mit Milchtropfen (vgl. dazu Abb. 1, 2):

28.03.09 – 15.30. Ein Milchtropfen (Kuhmilch, pasteurisiert) wird mit Pipette auf offene Spreitenfläche eines Rosettenblattes appliziert. Die Krümmung der roten Drüsenhaare hin zur Tropfenmitte ist deutlich zu erkennen.

28.03.09 – 16.00. Der Milchtropfen gerinnt allmählich, zuerst in unmittelbarer Umgebung der eingetauchten Tentakel (Abb. 1).

28.03.09 – 18.30. Die Drüsenköpfe sind im vollständig geronnenem Milchtropfen als Linie erkennbar.

28.03.09 – 20.30. Eine dunkelrote bis leicht schwärzliche Verfärbung der Drüsenköpfe setzt ein.

29.03.09 – 06.00. Asymmetrische Einkrümmung der Blattspitze.

29.03.09 – 18.00. Einrollung der Blattspitze zum Einschluss des Milchtropfens hat sich verstärkt. Bei Betrachtung des Blattes von oben ist der Milchtropfen aber partiell noch zu sehen.

30.03.09 – 10.00. Die Einrollung des Blattes zum Einschluss des Milchtropfens ist nun komplett. Der Milchtropfen ist von oben nicht mehr sichtbar (Abb. 2).

31.03.09 – 13.00. Das Blatt verharrt in eingerollter Position.

02.04.09 – 14.00. Das Blatt ist wieder entrollt. Die Tentakel im Bereich des nun verdauten Milchtropfens sind noch etwas verklebt. Von der Milch ist sonst nichts mehr zu sehen.

Das oben beschriebene Experiment wurde mit drei weiteren Fangblättern von *Drosera cuneifolia* wiederholt, mit gleichem Resultat. Weiteren Blättern von *D. cuneifolia* wurden an Stelle von Milch 3 mm grosse Würfel von gekochtem Hühnereiweiss serviert. Auch dieses Futter wurde von den Fangblättern als Beute akzeptiert. Hier erfolgte die allmähliche Einkrümmung der Blattspitzen jedoch deutlich langsamer.

Charles Darwin experimentierte auch mit anderen karnivoren Gewächsen, so mit der Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*, Droseraceae). Leider ohne Erfolg war der Versuch, folgendes von Charles Darwin geschildertes Experiment zu wiederholen. Gemäss Darwin sollte es möglich sein, die *Dionaea*-Fallen auch ohne Berühren der 2 x 3 Trigger-Haare zum Schliessen zu bringen. Dabei wurden Würfelchen von hartem Hühnereiweiss sorgfältig in die offenen Fallen eingefüllt, und zwar ohne Berühren der Triggerhaare. Darwin beobachtete dabei ein allmähliches Schliessen der Fallen über mehrere Stunden. Im nachgestellten Experiment blieben die Fallen offen und das Eiweiss vertrocknete ohne sichtbaren Nutzen für *Dionaea*.

3.2 Schlafbewegung des Wassersalats *(Pistia stratiotes)*

3.2.1 Darwins Studien

Der Wassersalat *(Pistia stratiotes,* Araceae) bildet in den Tropen Laubblattrosetten, die an der Oberfläche ruhender Gewässer schwimmen. Gemäss DARWIN (1880) machte bereits HOFMEISTER (1867, S. 327) die Beobachtung, dass die Blätter dieser Wasserpflanze des Nachts höher aufgerichtet sind als bei Tage. Darwin und sein Sohn Francis «befestigten daher einen Glasfaden an die Mittelrippe eines mässig jungen Blattes und massen am 19. September den Winkel, den es mit dem Horizonte bildete, 14-mal in der Zeit zwischen 9 a.m. und 11.50 p.m. Um 9 a.m. stand der Glasfaden 32° über dem Horizont; um 3.34 p.m. stand er 10° und um 11.50 p.m. 55°.» Weiter bemerkte Darwin: «Die Bewegung ist augenscheinlich periodisch. … Vielleicht hätte dieser Fall unter die Gruppe der schlafenden Pflanzen gerechnet werden sollen.» (Zitat aus DARWIN, 1880, deutsch 1881 «The Power of Movement in Plants»)

3.2.2 Beobachtung der tagesperiodischen Blattbewegungen bei *Pistia stratiotes* im Botanischen Garten Zürich

Bei den Blattrosetten im Teich des Tropenhauses im Botanischen Garten wurde darauf verzichtet, exakte Bewegungsmessungen an Einzelblättern durchzuführen. Stattdessen wurden mehrere Rosetten am Mittwoch, 11.03.09, nachmittags um 15 h von der Seite und schräg von oben fotografiert und anschliessend nach Einbruch der Dunkelheit um 21 h aus derselben Perspektive nochmals aufgenommen. Die Abb. 3 und 4 zeigen je eine grosse und eine kleine *Pistia*-Blattrosette am Tag und in der Nacht. Es sind vor allem die jüngeren auch am Tag noch schief aufrecht abstehenden Blätter, bei denen eine deutliche Aufwärts- oder Schliessbewegung zu beobachten ist. Bei den älteren, peripheren, nahezu horizontal abstehenden Rosettenblättern hingegen ist eine tagesperiodische Stellungsänderung nicht mehr zu beobachten.

Weitere von DARWIN (1880) beschriebene tagesperiodische Bewegungen von Laubblättern sind bei Pflanzen in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens auch zu beobachten. Dazu gehören die Blattbewegungen bei *Mimosa spegazzinii* (Leguminosae), *Biophytum sensitivum* (Oxalidaceae) und *Porlieria hygrometra* (Zygophyllaceae). Leider ohne Erfolg war der Versuch, bei den Palmfarnen (Cycadeae) Bewegungen von Jungfiedern zu beobachten. Darwin hatte insbesondere bei *Cycas pectinata* Schlafbewegungen junger Fiedern nachweisen können.

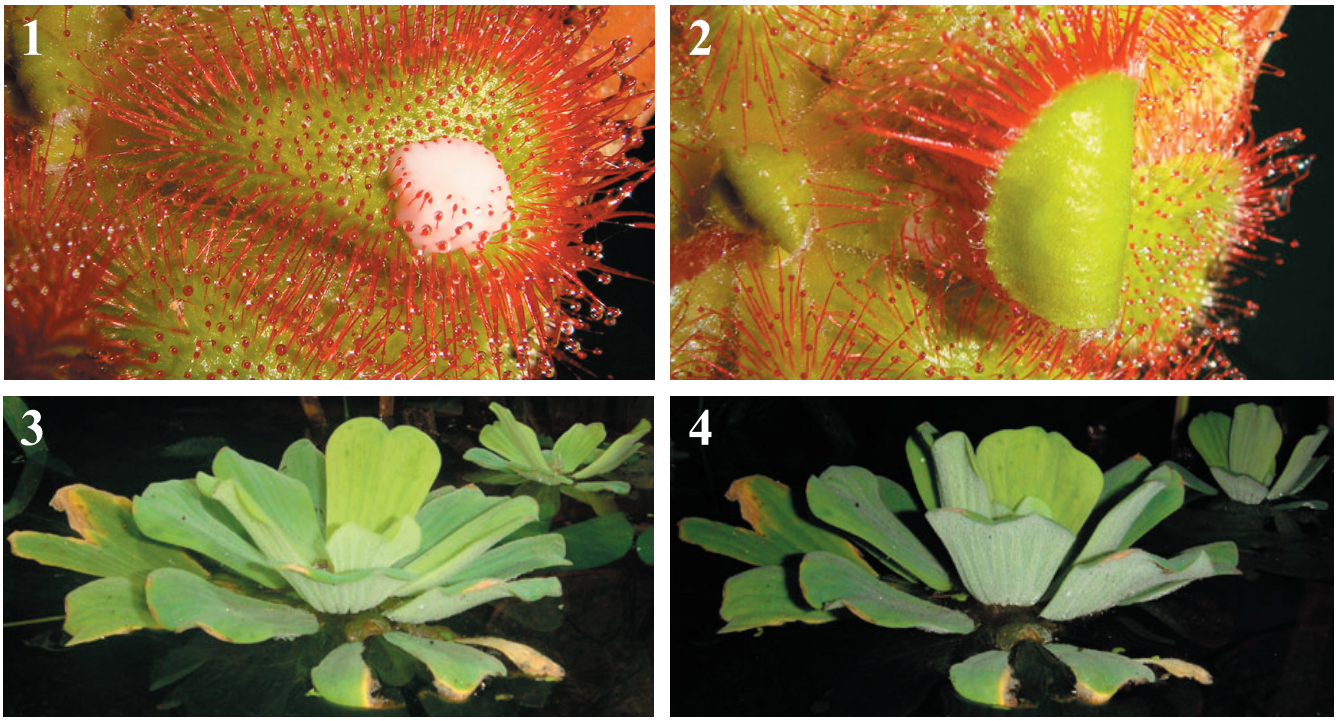

Abb. 1, 2. Keilblättriger Sonnentau (*Drosera cuneifolia*, Droseraceae). Aufsicht auf einzelnes Rosettenblatt kurz nach Fütterung mit Milchtropfen am 28.03.09 (Abb. 1) und zwei Tage danach (Abb. 2). Zuerst biegen sich die Tentakel mit ihren roten Drüsenköpfen hin zum Tropfenzentrum, verbunden mit Milchgerinnung (Abb. 1); dann Einrollung der Blattspitze, um den Milchtropfen als Beute einzuschliessen (Abb. 2). Fotos R. Rutishauser.

Fig. 1, 2. Wedge-leafed sundew (*Drosera cuneifolia*, Droseraceae). Rosette leaf seen from above shortly after feeding with a drop of cow-milk on March 28th, 2009 (Fig. 1) and two days later (Fig. 2). The tentacles with their red heads are bending towards the centre of the drop, which causes the milk to coagulate (Fig. 1). Afterwards the leaf tip bends backward until the milk is completely covered as prey. Photographs by R. Rutishauser.

Abb. 3, 4. Wassersalat (*Pistia stratiotes*, Araceae). Zwei schwimmende Rosetten im Tropenhausteich des Botanischen Gartens Zürich, am 11.03.09 nachmittags um 15 h mit spreizenden Blättern (Abb. 3) und nach Einbruch der Dunkelheit um 21 h mit den inneren Rosettenblättern in aufrechter Schlafstellung (Abb. 4). Fotos R. Rutishauser.

Fig. 3, 4. Water lettuce (*Pistia stratiotes*, Araceae) in the greenhouse pond of the Zurich Botanical Garden. Two free-floating leaf rosettes, as observed on March 11th, 2009 at 3 p.m. with spreading leaves (Fig. 3), and six hours later at night with central leaves upright in sleeping position (Fig. 4). Photographs by R. Rutishauser.

4 SCHLUSSWORT

Die vorliegende Publikation erlaubt keine umfassende Würdigung von Charles Darwin als Botaniker. Seine Beobachtungsgabe verbunden mit experimentellem Geschick verhalfen Darwin jedoch zu Entdeckungen bei Pflanzen, für die wir ihn am 200. Geburtstag ebenso ehren sollten wie für seine mit natürlicher und sexueller Selektion verbundene Evolutionstheorie.

Für die Pflanzenzüchtung und damit für die Evolution der (Kultur-)Pflanzen bedeutsam sind wohl Darwins Verdienste als Genetiker. Auch wenn er von Faktorengenetik noch wenig wusste, erbrachte er doch schon den experimentellen Nachweis von Inzuchtdepression und Heterosis, d. h. der Leistungssteigerung durch Kreuzung reiner Linien (DARWIN, 1876; CHEPTOU, 2006; HOCHHOLDINGER und HOECKER, 2007).

Mit Experimenten an Graskeimlingen antizipierten Charles Darwin und sein Sohn Francis die Existenz von Phytohormonen (DARWIN, 1880; RAVEN et al., 2006; AYRES, 2008).

Und noch ein Detail: Charles Darwin fand im gleichen Jahr wie zwei andere Botaniker heraus, dass auch Wasserschläuche (Gattung *Utricularia*, Familie Lentibulariaceae) karnivor sind (DARWIN, 1875; BARTHLOTT et al., 2004).

5 VERDANKUNGEN

Ohne Beratung durch Dr. Peter Peisl (Effretikon), einem Kenner von Charles Darwin und seinen Vorläufern wie z. B. Patrick Matthew, hätte ich diese Arbeit nie geschrieben. Dank gebührt auch Evelin Pfeifer (Männedorf) für die Herstellung der Abbildungstafel und das kritische Lesen des Manuskripts.

6 LITERATUR

ALLAN, M. 1989. Darwins Leben für die Pflanzen. Der Schlüssel zur Entstehung der Arten. Econ-Verlag, Wien, Düsseldorf, 500 pp.

AYRES, P. 2008. The Aliveness of Plants: the Darwins at the Dawn of Plant Science. Pickering & Chatto, London, 227 pp.

BARTHLOTT, W., POREMBSKI, S., SEINE, R. & THEISEN, I. 2004. Karnivoren. Biologie und Kultur fleischfressender Pflanzen. Eugen Ulmer, Stuttgart, 224 pp.

BURLA, H. 1959. Darwin und sein Werk. Neujahrsblatt Naturforschende Gesellschaft in Zürich 161, 1–74.

CHEPTOU, P.-O. 2006. The ecology of inbreeding depression. Heredity 96, 110.

DARWIN, C.R. 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. John Murray, London. [6th ed. with additions and corrections 1872, deutsche Übersetzung 1876].

DARWIN, C.R. 1871. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. John Murray, London.

DARWIN, C.R. 1875. Insectivorous Plants. John Murray, London. [deutsch 1876 «Insektenfressende Pflanzen»].

DARWIN, C.R. 1876. The Effects of Cross and Self-Fertilisation in the Vegetable Kingdom. John Murray, London. [deutsch 1877 «Die Wirkungen der Kreuz- und Selbst-Befruchtung im Pflanzenreich»].

DARWIN, C.R. 1880. The Power of Movement in Plants. John Murray, London. [mit Unterstützung durch Darwins Sohn Francis; deutsch 1881 «Das Bewegungsvermögen der Pflanzen»].

DARWIN, F. 1876. The process of aggregation in the tentacles of *Drosera rotundifolia*. Quarterly Journal of Microscopical Science 16, 309–319.

DARWIN, F. 1878. Experiments on the nutrition of *Drosera rotundifolia*. Journal of the Linnean Society, Botany 17, 17–32.

DARWIN, F. 1899. The botanical work of Darwin. Annals of Botany 13 (old series), IX–XIX.

DEMPSTER, W.J. 1996. Natural Selection and Patrick Matthew. Evolutionary Concepts in the Nineteenth Century. 2nd edition. Pentland Press, Edinburgh, 380 pp.

DODEL, A. 1889. Moses oder Darwin? Eine Schulfrage – Allen Freunden der Wahrheit zum Nachdenken vorgelegt. Verlag C. Schmidt, Zürich, 112 pp.

HOCHHOLDINGER, F. & HOECKER, N. 2007. Toward the molecular basis of heterosis. Trends in Plant Science 12, 427–432.

HOFMEISTER, W. 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle. In: «Handbuch der Physiologischen Botanik I (1. Abt.)», W. HOFMEISTER Hrsg. Engelmann, Leipzig.

LLOYD, F.E. 1942. The Carnivorous Plants. Chronica Botanica, Waltham Mass., 368 pp.

MATTHEW, P. 1831. On Naval Timber and Arboriculture; with Critical Notes on Authors who have recently treated the Subject of Planting. Black, Edinburgh & London.

MAYR, E. 1988. Die Darwinsche Revolution und die Widerstände gegen die Selektionstheorie. In: «Herausforderung der Evolutionsbiologie», H. MEIER Hrsg., pp. 221–249. Piper, München.

RAVEN, P.H., EVERT, R.F. & EICHHORN, S.E. 2006. Biologie der Pflanzen. 4. Auflage. Walter de Gruyter, Berlin, New York.

REGEL, E. 1879. Fütterungsversuche mit *Drosera longifolia* Sm. und *Drosera rotundifolia* L. – Botanische Zeitung 37, 645–648.

RUSE, M. 2000. Limits to our knowledge of evolution. In: «Evolutionary Biology», M.T. CLEGG, M.K. HECHT & R.J. MACINTYRE eds., Vol. 32, pp. 3–33. Kluwer Academic / Plenum Publishers, New York.

STOECKLIN, J. & HÖXTERMANN, E., Hrsg. 2009. Darwin und die Botanik: Beiträge eines Symposiums der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft und der Basler Botanischen Gesellschaft zum Darwin-Jahr 2009. Basilisken-Presse, Rangsdorf, 248 pp.

SULSER, H. 2008. Der Zürcher Geologe Ulrich Stutz (1826–1895) und seine kritische Auseinandersetzung mit dem Evolutionskonzept Darwins – ein historisches Dokument zu einer alten Streitfrage. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich 153, 7–13.

VOSS, J. 2008. Charles Darwin. Das Lesebuch. S. Fischer, Frankfurt a. M., 472 pp.

VOSS, J. 2009. Variieren und Selektieren: Die Evolutionstheorie in der englischen und deutschen illustrierten Presse im 19. Jahrhundert. In: «Darwin: Kunst und die Suche nach den Ursprüngen. Ausstellungskatalog Schirn Kunsthalle Frankfurt», P. KORT & M. HOLLEIN Hrsg., pp. 246–256. Wienand Verlag, Köln.

Prof. Dr. Rolf Rutishauser, Institut für Systematische Botanik, Universität Zürich, Zollikerstrasse 107, CH-8008 Zürich.
E-mail: rutishau@systbot.uzh.ch