

2. F. Hegelmaier: Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Euphorbia dulcis* Jacq. (*purpurata* Thuill.).

Mit Tafel II.

Eingegangen am 1. Januar 1903.

Im 8. Heft des Jahrgangs 1901 dieser Berichte (S. 488 ff.) sind von mir Mitteilungen gemacht worden, aus welchen hervorging, dass bei der genannten Pflanze in den überwiegend häufigen Fällen eine Mehrzahl von Vorkeimen im Scheitelende des Keimsackes angelegt wird, von welchen auch einige (2—3) sich bis zur Samenreife zu erhalten und entsprechend weiter zu entwickeln imstande sind. Ferner hatte sich ermitteln lassen, dass in Kombination mit diesem Verhalten gewisse Eigentümlichkeiten des pollenbildenden Apparates derselben Pflanze zu Tage treten, die, kurz ausgedrückt, in einer mehr oder weniger weitgehenden Reduktion und Sterilisation des ebengenannten Apparates bestehen, und dass beide Eigenschaften zusammen *E. dulcis* vor allen anderen bisher untersuchten Gattungsgenossen auszeichnen. Denn die vereinzelt Ausnahmefälle von Zwillingen bei zwei annuellen Arten von *Euphorbia*, die in der Litteratur verzeichnet sind, können aus guten Gründen nicht unter denselben Gesichtspunkt gestellt werden wie die Polyembryonie von *E. dulcis*.

Im übrigen konnte auf einige nicht unwesentliche Fragen, welche die Embryologie der genannten *Euphorbia* betreffen, bei den beträchtlichen Schwierigkeiten, welche das Objekt der Untersuchung entgegengesetzt, keine bestimmte Antwort gegeben werden. Leider haben auch weitere Beobachtungen, zu welchen sich im verflossenen Sommer Gelegenheit geboten hat, keinen ganz befriedigenden Abschluss bezüglich gewisser zurückgebliebener Zweifelpunkte herbeigeführt. Dagegen werden sie immerhin gestatten, die früheren Angaben teils in einzelnen Punkten zu berichtigen, teils nach einigen Seiten zu erweitern; hierüber sollen die folgenden Zeilen Rechenschaft geben. Zum Zweck einer möglichst sorgfältigen Beobachtung war es einerseits nötig, die Pflanze während und nach der Blütezeit an ihren verschiedenen natürlichen Standorten wiederholt zu besuchen; andererseits aber wurde eine Anzahl von Stöcken, sobald zu Anfang des Frühjahrs die jungen Sprosse über der Bodenoberfläche sichtbar wurden, ausgehoben und teils in Töpfen, teils in möglichster gegenseitiger Isolierung, an verschiedenen geeigneten Stellen meines Hausgartens kultiviert, wo sie während etlicher Wochen täglich durchgesehen und nötigenfalls mit Excisionen in zweckmässiger Weise behandelt werden konnten.

Was zunächst die Reduktion der pollenbildenden Infloreszenztheile und die Sterilisierung der Mikrosporen selbst betrifft, so hatten die früheren Beobachtungen nur zur Feststellung dieser allgemeinen Tatsache geführt. Spezialisierte Untersuchung der verschiedenen einzelnen Standortsmaterialien hat nun aber das nähere, nicht uninteressante Ergebnis gehabt, dass die — nach aussen einen gut abgegrenzten Typus darstellende — *E. dulcis* in eine Reihe von biologisch differenzierten Einzelsippen zerfällt, welche sich voneinander in eben den in Rede stehenden Verhältnissen unterscheiden, bei welchen also, mit anderen Worten, der Umbildungsvorgang, in welchem sie offenbar begriffen sind, verschieden weit vorgeschritten zu sein scheint. Es giebt extrem oligandre, fast rein weiblich gewordene, und relativ polyandre Geschlechtsformen, ferner solche, welche, verschieden abgestuft, zwischen diesen Endzuständen Mittelstellungen einnehmen. Wenn im folgenden der Kürze wegen von Formen die Rede ist, so werden darunter solche geschlechtlich differenzierte Formen zu verstehen sein. Eine scharfe gegenseitige Abgrenzung dieser Formen ist, nebenbei bemerkt, ebensowenig durchführbar wie eine scharfe Schematisierung vieler Individuenkomplexe, mit denen die morphologische Systematik operiert. Es handelt sich hierbei nicht etwa um Differenzen der allgemeinen Kräftigkeit des Wuchses oder des Ernährungszustandes; sowohl eine oligandre als eine polyandre Form kann robuste Tracht und ein reiches Verzweigungssystem aufweisen und umgekehrt. Ebensowenig lässt sich bei Vergleichnung der Standortverhältnisse ein Einfluss der äusseren Faktoren, insbesondere der Exposition und der damit verbundenen Verschiedenheiten der Belichtung und Feuchtigkeit auffinden; und endlich kommt in der Verschiedenheit der Zahl der Staubblüten in den Cyathien nicht etwa der Verzweigungsgrad, welchem die Cyathien entstammen, zum Ausdruck, oder jedenfalls nur in geringem Mass. Vielmehr bleibt sich die Oligo- oder Polyandrie einer bestimmten Form in den Cyathien verschiedener Verzweigungsgrade zwar nicht ganz gleich, zeigt aber nur eine geringe Modifikation. Die Cyathien einer bestimmten Form behalten den poly- oder oligandren Charakter durch die verschiedenen Verzweigungsgrade ganz wesentlich, wenn auch nicht in absolutem Zahlenverhältnis bei; dagegen finden sich die Pflanzen eines bestimmten Charakters stets horstweise beisammen, so dass ein bestimmter Spezialstandort mit Stöcken einer und derselben geschlechtlichen Qualität besetzt ist. Einige nähere Angaben mögen dies belegen. Unter den extrem oligandren Pflanzen, welchen die Mehrzahl der untersuchten Formen angehört, gibt es solche, welche überhaupt nur in einzelnen Cyathien eine Staubblüte auffinden lassen, welche also fast rein weiblich geworden sind. Andermal umschliessen die

Cyathien niederer Ordnung noch eine oder auch zwei Staubblüten, sei es mit regelmässig ausgebildeter, sei es mit nur halbseitig entwickelter oder im unreifen Zustand vertrocknender Anthere, während jene des folgenden Verzweigungsgrades bloss noch weiblich sind. Daneben besteht übrigens das ganz allgemein, auch für andere Formen gültige Verhältnis, dass häufig das Cyathium erster Ordnung, d. h. das terminale Cyathium der Enddolde und etwaiger vorausgehender Blattachselzweige, mitunter auch noch das an den primären Doldenstrahlen terminale Cyathium überhaupt gänzlich steril ist, ein auch bei anderen Euphorbien vielfach verbreitetes Verhalten, das daher hier nicht weiter in Betracht zu ziehen ist. — Als extrem polyandrisch hat sich andererseits eine Form erwiesen, welche in den Cyathien erster Ordnung (wofern solche überhaupt Blüten enthalten), sowie in jenen zweiter Ordnung nicht weniger als 10—12 Staubblüten produziert, welche Zahl alsdann in jenen dritter Ordnung auf 8—9 heruntersinken kann; es scheint übrigens diese männlich-luxuriierende Form ziemlich selten zu sein, da sie nur an einem einzigen beschränkten Standort unter ziemlich zahlreichen untersuchten aufgefunden wurde, den sie allerdings in einer beträchtlichen Zahl von Stöcken ausschliesslich besetzt hält. Es ist ferner bemerkenswert, dass einerseits diese Pflanzen nicht selten Cyathien tragen, die ganz ausschliesslich männlich sind, was bei anderen Formen nur als vereinzelte Ausnahme vorkommt; andererseits aber, dass gerade die zahlreichen hier vorhandenen Staubblüten in überwiegender Mehrzahl ganz unfruchtbar sind und eine Anthere tragen, welche vor der Reife verschrumpft, so dass die allermeisten Cyathien ausschliesslich solche vor der Zeit absterbende Staubblüten umschliessen. Es ist, um ein Bild zu gebrauchen, so, als ob die Pflanze den Versuch machen würde, sich zur Dioecie zu entwickeln, dieser Versuch aber nach der einen Seite — der Entstehung männlicher Pflanzen — weniger gut gelingen würde als nach der entgegengesetzten.

Zwischen den geschilderten Extremen stehen manche intermediäre Formen, bei welchen die Cyathien die in meinem früheren Aufsatz erwähnte Anzahl von 2—5, selten bis zu 6 und 7 Staubblüten führen, und die diesbezüglich keiner näheren Beschreibung bedürfen.

Dass es sich aber bei diesen Differenzen nicht um die Wirkung bloss zeitlicher und örtlicher Einflüsse handelt, dafür spricht nicht bloss das, was oben in Betreff der Standortverhältnisse angegeben worden ist, sondern auch der Umstand, dass in den beiden Beobachtungsjahren die Standortformen, soweit sie vergleichend untersucht worden sind, ihren geschlechtlichen Charakter beibehalten haben. Ausserdem ist auch dieser biologische Charakter bei den in Kultur genommenen Stöcken zunächst im ersten Jahre gleich geblieben: dieselben gehören einer extrem oligandren Form an und

verhalten sich in dieser Beziehung identisch mit den an dem betreffenden natürlichen Standort zurückgebliebenen. Inwieweit freilich der geschlechtliche Charakter in dauerhafterer Form befestigt, beziehungsweise etwa in nachweisbarem Fliessen begriffen sein mag, würde nur durch länger fortgesetzte Beobachtung, wozu vor allem die Verfügung über einen gut unterhaltenen Versuchsgarten erforderlich wäre, untersucht werden können.

Dieselben Abstufungen des Grades der Sterilisation, wie sie in dem Fehlschlagen oder dem frühzeitigen Absterben mehr oder weniger zahlreicher Staubblüten sich geltend machen, treten auch zu Tage hinsichtlich der zweiten unter diesen Gesichtspunkt fallenden Eigenschaft, nämlich der abortiven Beschaffenheit eines Teiles der Pollenkörner; diese Bezeichnung dürfte zweckmässiger sein als der früher von mir gebrauchte Ausdruck „untauglich“. Auch in Beziehung auf die Zahl der effektiv zur Ausbildung kommenden Mikrosporen bestehen offenbar inhärente Unterschiede: und es zeigen in diesem Punkt die in einem Horst beisammenstehenden Pflanzen wesentlich das gleiche Verhalten. Ferner ist dieses in den Antherenfächern aus Cyathien verschiedener Verzweigungsgrade innerhalb enger Grenzen dasselbe. Es lässt sich dies leicht in den wesentlichen Zügen feststellen, indem man den Inhalt der Antheren auf dem Objektträger verteilt und die in das Gesichtsfeld jeweils fallenden wohlgebildeten und abortiven Mikrosporen abzählt; macht man einige derartige Zählungen — und es sind deren im ganzen einige Hunderte in vergleichender Weise veranstaltet worden — so lassen sich durch Bestimmung des Mittels aus den Einzeizählungen Zufälligkeiten tunlichst ausschliessen. Es hat sich nun gezeigt, dass die bestehenden Differenzen grösser sind, als aus meinen früheren Angaben hervorging. Es gibt hochgradig oligospore Formen, bei welchen wohlgebildete Pollenkörner durchschnittlich etwa 5 pCt. der Gesamtmenge betragen und einzelne Antheren fast apospor sich verhalten, indem sie nur vereinzelte gesunde Pollenkörner auffinden lassen; dies war z. B. der Fall bei der oben erwähnten polyandren Form, so weit die Antheren überhaupt zur Reife kamen, aber auch bei einer extrem oligandren Form. Andererseits aber kam eine Form mit 50—60 pCt. wohlgebildeter Pollenkörner (ein Verhältnis, wie es in keinem anderen Fall erreicht wurde), und zwar in 5—7männigen Cyathien, also, wenn ich mich so ausdrücken darf, eine Form von in doppelter Richtung verhältnismässig gut erhaltener Potenz, zur Untersuchung. Im übrigen geht schon aus dem oben angeführten hervor, dass konstante Beziehungen zwischen Oligo- und Polyandrie und dem Prozentsatz an abortiven Pollenkörnern nicht nachzuweisen sind.

Es kann ausdrücklich hervorgehoben werden, dass die hier in

Kürze erwähnten weitgehenden Unterschiede in der geschlechtlichen Ausstattung bei einer Art zu Tage treten, welche im übrigen nach aussen einen verhältnismässig sehr gut abgeschlossenen, von anderen, auch den nächstverwandten, wohl abgegrenzten Komplex darstellt, während diese nächstverwandten, so weit meine Erfahrungen reichen, nur die gewöhnlichen Geschlechtsverhältnisse darbieten. Denn als eine solche „gute“ Art erscheint *Euphorbia dulcis* rücksichtlich der massgebenden morphologischen Charaktere, nach der Gesamtheit des einschlägigen Materials, das ich habe einsehen können. Auch *Euphorbia alpigena* Kern. kann höchstens den Rang einer Varietät beanspruchen; die in meinem früheren Aufsatz erwähnten kultivierten Pflanzen dieses Namens gehören einer oligandren, meist 2, seltener 1 oder 3 Staubblüten in den Cyathien führenden und dabei hochgradig oligosporen Gruppe an und repräsentieren im übrigen eine Form mit grün bleibenden Fruchtknotenwarzen, relativ starker Behaarung und kräftigem Wuchs. Aber die letztere Eigenschaft geht spontanen, aus der Gegend von Innsbruck stammenden Exemplaren ab; der Grad der Behaarung ist sowohl nach Beobachtungen im Freien, als nach floristischen Zeugnissen sehr schwankend, wie denn selbst die Früchte kahl oder behaart sein können. Mein lebendes Material aus hiesiger Umgebung gehört durchaus der in den Floren mit dem Varietätsumen *Euphorbia purpurata* Thuill. bezeichneten kahlfrüchtigen Modifikation an, welcher wohl allgemein nur ein niederer Grad von Selbständigkeit zuerkannt wird. Grüne Färbung der Fruchtpapillen endlich, die seltener zu sein scheint als rote, wird auch von anderwärts erwähnt und trifft auch bei einer Lokalform hiesiger Gegend zu.

Die früher ausgesprochene Meinung, dass das gewöhnliche Verhalten der Staubblüten darin bestehe, dass sie in den Cyathien eingeschlossen bleiben, kann nach vervielfachten Beobachtungen im Freien in dieser Allgemeinheit durchaus nicht festgehalten werden. Wohl trifft man in sehr zahlreichen Fällen männliche Blüten, welche niemals über den Rand der Cyathien hervortreten und innerhalb der letzteren vertrocknen, ohne auch nur zur Reife gelangt zu sein; und bei oligandren Formen kann es vorkommen, dass während des Gesamtverlaufs der Anthese überhaupt nie, oder nur in vereinzelt Fällen an dem einen oder andere Cyathium eine Anthere aussen sichtbar wird. Aber in sehr vielen anderen Fällen findet man Pflanzen, an welchen täglich die einen und anderen Cyathien eine Staubblüte oder selbst gleichzeitig deren zwei nach aussen hervorstrecken, die dann nach kurzer Dauer von ihren Stielen abzufallen pflegen. Die Streckung dieser Stiele kann auch an Blüten erfolgen, deren Anthere unreif vertrocknet ist, und in solchen Fällen scheint die Abgliederung des Filaments träger zu erfolgen, so dass es bei der extrem polyandren

Form sich trifft, dass die Cyathien eine Mehrzahl hervorgetretener vertrockneter Blüten neben Stielen, von welchen die Filamente abgestossen sind, enthalten. Anderemal dagegen sind die vorgetretenen Antheren wohlgebildet, öffnen sich und enthalten einen Prozentsatz gesunder Pollenkörner, so dass von dieser Seite her die Bedingungen für eine wirksame Bestäubung der Stempelblüten keineswegs fehlen. Hierzu kommt, dass ich zwar an den Pflanzen der natürlichen Standorte, sowie an den unter meinen Augen kultivierten niemals tierische Besucher sehen konnte, dagegen in den Infloreszenzen der im botanischen Garten kultivierten „*Euphorbia alpigena*“ häufig Ameisen in Arbeit traf, die offenbar durch das Sekret der Randdrüsen angezogen waren. Entsprechend übrigens dem, wie oben erwähnt, oligandren und oligosporen Charakter dieser Form fanden sich auf zahlreichen im geeigneten Stadium untersuchten Narben derselben, soweit sie überhaupt bestäubt waren, nur in drei Fällen vereinzelte normale, sonst nur abortive Pollenkörner. Bei anderen, im Walde aufgenommenen Materialien ist das Vorkommen von normalen Pollenkörnern auf den Narben neben fremdartigen und abortiven zwar nicht in allen, aber doch in ziemlich vielen Fällen zu konstatieren, und es ist demnach meine frühere diesbezügliche Angabe zu berichtigen; wie hier die Übertragung stattgefunden hat, muss ich zur Zeit dahingestellt sein lassen. Von den unter meinen Augen kultivierten Pflanzen soll nachher besonders die Rede sein.

Dass die normal entwickelten Pollenkörner keimungsfähig sind, daran kann kein Zweifel sein, obwohl ich es bei künstlichen, nach bekannter Methode in 5–10 prozentiger Zuckerlösung gemachten Keimungsversuchen bloss bis zu Anfängen von Schlauchbildung kommen sah. Was die Struktur solcher normaler Pollenkörner betrifft, so konnte ich keine genügende Beschreibung derselben auffinden; speziell die darüber bei MOHL (a. a. O.) und FRITZSCHE¹⁾ vorkommenden Notizen beschränken sich auf Angaben ihrer äusseren Formverhältnisse; daher näheres in Kürze gegeben werden soll, um so mehr, als diese Struktur wegen gewisser zu erwähnender Varianten nicht ohne Interesse ist. Die Form dieser Mikrosporen ist im trockenen Zustand die so verbreitete dreifurchig-ellipsoidische mit in der Äquatorialgegend der Furchen liegenden Austrittsstellen. Sind die Pollenkörner in wässriger Flüssigkeit gequollen, so erscheinen diese Stellen bei Flächenansicht fast kreisförmig (Fig. 11), bei polarer Stellung der Körner aber im optischen, die Äquatorialebene repräsentierenden Querschnitt (Fig. 12) als Wandungsstücke der Exine, welche von der übrigen Exine durch scharfe Linien abgegrenzt und als Opercula zu bezeichnen sind. Sie unterscheiden sich von jener

1) Beiträge zur Kenntnis des Pollens (1833) S. 23.

nicht bloss dadurch, dass sie nicht wie dieselbe eine leicht sichtbare, durch feine radiale Streifung sich manifestierende Innenstruktur zeigen, sondern auch dadurch, dass sie nicht euticularisiert sind; ihre Substanz löst sich schnell in konzentrierter, langsamer in verdünnter Schwefelsäure auf, wird übrigens durch Chlorzinkjodlösung nur leicht gebläut und quillt sogar in verdünnter Kalilösung im Verlauf etlicher Tage zur Unkenntlichkeit auf. Jedes Operculum aber wird (Fig. 11) durch zwei nach innen vorspringende wulstförmige Verdickungen der Intine flankiert, wodurch der Querschnitt des Protoplasten der Körner die Gestalt eines sechsstrahligen Sternes bekommt. Von den abgestumpften Spitzen dieser Figur sind die drei, welche durch die Opercula nach aussen abgeschlossen werden, schmaler als die drei, welche den Interstitien zwischen zwei benachbarten Seitenwülsten entsprechen. Bei der Keimung werden die Opercula nicht abgeworfen, sondern ihre Substanz wird ähnlich wie bei Anwendung verdünnter Schwefelsäure aufgelöst. Die Intinewülste nehmen zwar an der Gelbfärbung der Exine durch Jod- und Chlorzinkjodlösung Anteil, werden aber in dem ebengenannten Lösungsmittel ebenfalls aufgelöst und werden bei der Keimung unkenntlich. Wie es scheint, dient ihre Substanz als Material, das bei der Austreibung der Schläuche verzehrt wird, und würde in diesem Falle wesentlich dieselbe Rolle spielen, welche den an bestimmten anderen Stellen der Intine bei bestimmten Pflanzen bekannten wulstförmigen Verdickungen zukommt. Solche finden sich bekanntlich nicht neben, sondern gerade unter den Austrittstellen der Pollenzellen von *Campanula*-, *Geranium*-, *Althaea*-, *Malope*-, *Malva*-, *Astrapaea*- und *Curcubita*-Arten¹⁾.

Anstatt des beschriebenen Baues gesunder Pollenkörner, den man als triporen bezeichnen kann, kommt auch tetraporer (Fig. 13) und selbst pentaporer (Fig. 14) vor; die äquatoriale Sternfigur gestaltet sich bei jenem 8-, bei diesem 10strahlig; im übrigen gilt mutatis mutandis das oben Bemerkte. Tetrapore Pollenkörner sind nicht selten, in dem Inhalt mancher Antheren sogar vorwiegend zahlreich, ob etwa als Eigentümlichkeit bestimmter Stöcke, wurde nicht untersucht. Pentapore Körner dagegen sind nur als, wie es scheint, seltene Ausnahmen, aber in aller Deutlichkeit beobachtet worden. Immerhin liegt hier eine Breite der Variabilität vor, wie sie seither meines Wissens nicht bekannt ist, wiewohl Schwankungen zwischen drei und vier Poren (*Tragia*, *Hirtella*, *Solanum*) oder zwischen vier und fünf (*Specularia*, *Blackwellia*) verzeichnet sind²⁾.

Was die abortiven Pollenkörner betrifft, so sind sie in ihrer

1) SCHACHT, PRINGSHEIM's Jahrb. II, Taf. XV, Fig. 5; 14; 16; 18; Taf. XVI, Fig. 2; 3; 4; Taf. XVIII, Fig. 20, vergl. HOFMEISTER, Pflanzenzelle, S. 179.

2) MOHL, a. a. O. 45. 83.

ausgeprägten Form von den gesunden sehr verschieden. Nicht bloss sind sie viel kleiner und ist ihr Kern und übriger Protoplast nur in kleinen geschrumpften Resten vorhanden, sondern sie entbehren auch der angegebenen Vorrichtungen für die Keimung; doch ist die Exine von drei linearen Spalten in Meridianrichtung durchzogen, deren Ränder bei äquatorialer Einstellung sich von zwei knötchenförmigen Protuberanzen flankiert zeigen. Auch derartige Pollenkörner kommen in einer vierzähligen Modifikation, statt der gewöhnlichen dreizähligen, vor. (Fig. 15, 16).

Viele Mikrosporen zeigen Mittelzustände zwischen normaler und vollkommener abortiver Beschaffenheit, die nicht näher betrachtet werden können, aber sicherlich so gut wie die letztere Sterilität bedingen. In manchen zeigt auch der Inhalt leicht nachweisbare abnorme Zusammensetzung. Er entbehrt der Stärke, welche sich in kräftigen Pollenkörnern reichlich findet und an deren Stelle alsdann öfters Öltropfen auftreten. Die schwarzblaue Färbung, welche der Inhalt der gesunden unter wässriger Jodkalium-Jodlösung annimmt, lässt gerade die geschilderte sternförmige Konfiguration des Äquatorialschnitts besonders augenfällig hervortreten. Alle diese Umstände zusammen bedingen es aber, dass der Inhalt mancher Antheren ein Gemisch von ganz wohlgebildeten, ganz abortiven und zweifelhaften Pollenzellen darstellt, in welchem die bezüglichen Prozentsätze schwer abzuschätzen sind, und welches an die entsprechenden Produkte mancher hybrider Pflanzen lebhaft erinnert, obwohl gerade für unsere Euphorbie nach Massgabe der Verhältnisse der Verdacht einer Entstehung durch Artenkrenzung nicht wohl aufkommen kann.

Da die Vermutung immer noch nahe lag, dass die Neigung zur Aposporie keine ausschliessliche Eigenschaft der vorliegenden Art sein dürfte, so wurden ausser den in meinem früheren Aufsatz genannten Gattungsverwandten noch mehrere andere, beliebig herausgegriffene, daraufhin untersucht, für welche gerade passendes, so weit möglich frisches, im übrigen Exsiccaten-Material vorhanden war: *Euphorbia aleppica* L., *amygdaloides* L., *commutata* Engelm., *corollata* L., *Cyparissias* L., *deflexa* Sibth., *exigua* L., *Gerardiana* Jacq., *glabriflora* Vis., *hebecarpa* Boiss., *Ipecacuanhae* L., *luteola* Coss., *Myrsinites* L., *obtusifolia* Poir., *petrophila* C. A. M., *pineae* L., *saxatilis* Jacq., *terraccina* L., *variabilis* Ces., *virgata* W. K., aber fast durchaus mit negativem Erfolg. Wo etwa ein gewisser Prozentsatz an abortiven Pollenkörnern zu finden war, wie es bei einzelnen der genannten Arten der Fall war, da beschränkte sich dieses Verhalten auf einzelne Spezialinflorescenzen oder Staubblüten und musste daher auf Rechnung irgend welcher äusserer Umstände gesetzt werden. Eine teilweise Ausnahme bildeten *Euphorbia corollata* und *saxatilis*; die erstere kam von 4 verschiedenen Fundorten ihrer nordamerikanischen Heimat zur Untersuchung, und

es wies das Material bloss von zweien derselben einen wohlgebildeten Pollen, das Material der beiden anderen dagegen einen weit überwiegend abortiven Pollen mit etwa 15, beziehungsweise 30 pCt. normaler Körner auf. Die Ursachen dürften daher auch wohl äusserliche gewesen sein; übrigens enthielten die wenigen halbreifen Früchte, welche untersucht werden konnten, in ihren Samen nur eine einzige Keimanlage. Von *Euphorbia saxatilis* stand zweifaches Material (aus Niederösterreich) zur Verfügung, das eine mit durchaus wohlgebildetem, das andere mit durchaus abortivem Pollen in den zahlreichen Cyathien; die vorhin gemachte Bemerkung wird daher auch hier Gültigkeit haben.

Es sei hier nebenbei bemerkt, dass bei denjenigen anderen polyembryonaten Pflanzen, die mir näher bekannt sind, *Evonymus latifolius* und *Allium odorum* (welch letztere Art seitens ihrer wandständigen Adventivkeime hierher zu ziehen ist), die Untersuchung durchaus wohlgebildeten Pollen von gleicher Beschaffenheit wie bei ihren Gattungsverwandten aufweist.

Was den objektiven Befund rücksichtlich der Zahl, der Formenverhältnisse und Gruppierung der Keimanlagen in den in Weiterentwicklung begriffenen Samenknospen von *Euphorbia dulcis* betrifft, so habe ich dem diesbezüglich früher Angeführten nicht viel beizufügen. Zunächst die Bemerkung, dass Polyembryonie noch in höherem Verhältnis, als angegeben, die herrschende Regel bildet. Mindestens $\frac{3}{4}$ der neuerdings untersuchten Samenknospen erwiesen sich als polyembryonat; auch konnte keine Beziehung dieses Zahlenverhältnisses zu dem Grad der Oligosporie oder Oligandrie einer Einzelform festgestellt werden. Anstatt sehr zahlreicher Einzelfälle mögen die wenigen Figuren 1—3, 5—9 verglichen werden. Das Vorkommen von Keimanfängen mit kurz fadenförmigem Suspensor unter der Mehrzahl von solchen ohne Suspensor ist durchaus keine allgemeine Regel, in den meisten Fällen fehlt sämtlichen ein Suspensor; wo ein solcher vorhanden ist, lässt sich mit grösster Wahrscheinlichkeit annehmen, dass eine aus dem Eiapparat entsprungene Keimanlage vorliegt.

Da nach dem oben angeführten die Bedingungen einer wirksamen Bestäubung, wenn auch in vermindertem Massstab vorhanden, doch keineswegs fehlen, und eine Bestäubung mit normalen Pollenkörnern sich wenigstens in manchen Fällen hat auffinden lassen, so musste notwendig die Frage nach dem Stattfinden und der Notwendigkeit einer wirklichen Befruchtung von neuem aufgenommen werden. Die Versuche, in dem Spitzengewebe des Nuellus und im Keimsackscheitel eingedrungene Pollenschläuche aufzufinden und wenigstens insoweit zu einem festen Resultat zu kommen, scheiterten indessen abermals an der früher hervorgehobenen Ungunst des Objekts

und mussten nach wiederholten Bemühungen aufgegeben werden. Inzwischen war aber der Versuch gemacht worden, der Frage der Befruchtung von anderer Seite her, durch genaue Beobachtung der in Kultur genommenen Pflanzen näher zu treten. Erleichtert wurde dies dadurch, dass diese Pflanzen, wie schon erwähnt, einem sehr oligandren Horst entnommen waren. Vom Beginn der Blüte an wurden sie während einiger Wochen — bis zum 20. Mai — täglich 1—2 mal mit der Lupe durchgesehen; bei den in Töpfe gesetzten geschah dies noch öfter; und es wurde nun, so oft sich eine Anthere, stets in geschlossenem Zustand, an der Mündung eines Cyathium zeigte, dieselbe mit einer feinen Schere ausgeschnitten, einigemal auch, wenn dies nicht in einwandfreier Weise gelang, das ganze Cyathium beseitigt. Dieses Verfahren musste an einigen der, wie oben erwähnt, zum Überfluss möglichst isoliert stehenden Pflanzen überhaupt nie angewendet werden, was sich nach dem früher Bemerkten ohne weiteres erklärt; an anderen war es in einzelnen Fällen, an noch andern öfters wiederholt erforderlich. Wo der Pollen aus solchen Antheren untersucht wurde, wies er das gewöhnliche Gemisch abortiver mit einer Minderzahl gesunder Mikrosporen auf, zum Beweis, dass in dieser Beziehung das Versetzen der Stöcke keinerlei Schaden gebracht hatte. Auch zeigten sich einige derselben, die zufällig in günstiger Lage zu Gesicht kamen, durch eine convexe scharfe Scheidewand in zwei sehr ungleich grosse Schwesterzellen geteilt. Der Vollständigkeit wegen sei noch bemerkt, dass von andern Euphorbien bloss die als Gartenunkräuter verbreiteten *Euphorbia Peplus* und *helioscopia* in mässiger Entfernung vorhanden waren. Ein Einwurf, der gegen das Gewicht der geschilderten Methode gemacht werden könnte, der aber leicht zu entkräften wäre, ist der, dass durch irgend welche kleine Tiere Pollen von Antheren, die in den Cyathien verborgen waren, hervorgeholt und übertragen werden konnte. So lange die Staubblüten eingeschlossen sind, sind aber ihre Antherenfächer stets geschlossen. Falls sie überhaupt ausserhalb sichtbar werden und nicht innerhalb der Cyathien vertrocknen, erfolgt ihre Dehiscenz erst nach dem Hervortreten. Es wurden auch einige Narben im geeigneten Stadium der Untersuchung geopfert, ohne dass es möglich war, auf ihnen irgend welche Pollenkörner aufzufinden, dagegen mit dem beiläufigen Ergebnis, dass in den zugehörigen Samenknospen das Endosperm schon bis zum Vorhandensein einer Mehrzahl von Kernen vorgeschritten war, ehe ein Keimanfang bestand.

Alle in der angegebenen Weise behandelten Pflanzen erfuhren in ihren Cyathien der verschiedenen Verzweigungsgrade Fruchtausatz. Sie verhielten sich in dieser Beziehung wie die im Wald verbliebenen. Es ist nicht erforderlich, hier die für die einzelnen Exemplare auf-

genommenen Protokolle mitzuteilen, sondern es genügt die Bemerkung, dass vom 12. Juni an, nachdem seit 3 Wochen das Fahnden nach Staubblüten sich als nicht mehr nötig erwiesen hatte, zu verschiedenen Zeiten in Weiterentwicklung begriffene Früchte mit viertel- bis halbreifen Samen abgenommen wurden, und dass sich diese als polyembryonat erwiesen. Wie unter den wildgewachsenen da und dort ein tauber oder mit frühzeitig verschrumpftem Inhalt versehener Same auftritt, so war es auch hier. Die allermeisten enthielten ein Paket von 2—6 Keimanlagen, nur ein einziger eine solche, verhältnismässig weit vorgeschrittene. Eine Anzahl dieser Samen, die ausreifen gelassen wurden, wurde im Spätsommer gleichzeitig mit einer Anzahl wildgewachsener in feine, mit etwas Sand gemischte Erde gesät und diese unter Glasglocken mässig feucht gehalten, ohne dass es im Verlauf von 6 Wochen zu irgend einer Keimung kam; während der Herbstferien sind diese Kulturen endgültig vertrocknet.

Es erübrigt jetzt noch, soweit es sich um Tatsächliches handelt, einen Blick auf die spezielle Herkunft der mehrzähligen Keimanlagen zu werfen, und es ist dies um so nötiger, weil es durchaus nicht leicht gewesen ist, hierüber zu einer festen Ansicht zu kommen. Vielleicht wäre dies sogar überhaupt nicht möglich gewesen, wenn nicht andere Pflanzen, bei welchen die morphologische Grundlage der Polyembryonie seit lange in überzeugender Weise dargelegt ist¹⁾, den Fingerzeig gegeben haben würden. Denn neben der sonstigen Ungunst unseres Objekts ist es noch die Raschheit, mit welcher sich die entscheidenden Prozesse vollziehen, gegenüber dem langsamen und successiven Charakter, welchen die Entwicklung der Adventivembryen z. B. bei *Citrus* und *Alchornea* zeigt, was hindernd und verwirrend wirkt. Wohl entstehen, wie schon der Augenschein solcher Bilder wie Fig. 5, 6, 8a, 9 zeigt, auch bei *Euphorbia* die Vorkeimanlagen zu verschiedenen Zeiten, aber in einer Samenanlage muss sich die Entstehung des ganzen Komplexes innerhalb weniger Tage vollziehen; von der zweiten Hälfte des Mai an sind bereits Samen mit ganz gefestigtem Endosperm und ausgewachsenen Keimen im Freien zu treffen. Untersucht man in der entscheidenden Periode, so findet man die meisten Keimanfänge, selbst solche, die erst aus wenigen (mitunter 2—3) Zellen bestehen, gänzlich freiliegend in dem Plasmahalt der Keimsackspitze zwischen den Kernen des Endosperms eingebettet. Es entsteht der Schein, als ob sie aus frei gebildeten Zellen hervorgegangen seien, und es wird vollkommen verständlich, dass Beobachter wie TULASNE, SCHACHT, HOFMEISTER bei den von ihnen untersuchten Pflanzen zu solchen Auffassungen haben gelangen können. Dass ein Keimaufgang im status nascendi im Zusammenhang

1) STRASBURGER, Polyembryonie 1878.

mit dem Nucellusgewebe getroffen wird, ereignet sich selten; das Auffinden solcher Fälle gelingt nur, wenn geflissentlich darnach gesucht wird (Fig. 6, 9), wobei sich die Ursprungszellen vornehmlich kenntlich machen durch grössere Dichtigkeit und stärker lichtbrechende Beschaffenheit des Inhalts. So gelangt man bei fortgesetzter Untersuchung doch zu der Ueberzeugung, dass eine Mehrzahl von Adventivkeimanlagen nucellaren Ursprungs ist; und durch Ausschliessung anderer Entstehungsmöglichkeiten kann dieselbe nur befestigt werden. Von STRASBURGER ist gezeigt worden¹⁾, wie insbesondere bei *Citrus* die Zellen des Nucellus, welche den Adventivkeimen den Ursprung geben, und diese selbst sich frühzeitig von einander und von der Umgebung sondern und abrunden, und entsprechendes muss auch bei *Euphorbia* eintreten und kann selbst Fälle, wie den in Fig. 8a dargestellten erklären. Jedenfalls sind es aber bei *Euphorbia* Zellen der oberflächlichen, an die Keimsackhöhle grenzenden Lage, um die es sich hier handelt; dass tiefer gelegene Elemente in solcher Weise in Tätigkeit treten würden, lässt sich durch keinerlei Beobachtung erweisen. Vergleicht man freilich Fälle, wie den obenerwähnten Fig. 8a, sowie die in Fig. 5, 6, 9 abgebildeten (und solche sind in Menge zur Anschauung zu bringen) mit dem in Fig. 4 dargestellten, in welchem neben dem Eiapparat noch eine geringe Mehrzahl von freien Kernen in dessen Nachbarschaft vorhanden ist, so könnte die Meinung entstehen, dass solche Kerne (beziehungsweise Zellen) für die Entstehung der Adventivembryen in Anspruch zu nehmen seien. Allein es kann kein Zweifel sein, dass die genannten Kerne die ersten Kerne des Endosperms sind, dessen erste Teilungsschritte sich vollzogen haben, ehe der Eiapparat zu einer Weiterentwicklung schreitet. Und was den ebengenannten Apparat anbelangt, so lassen sich in ihm mehr als 3 Zellen nicht auffinden. Die nucellaren Vorkeime sind ohne Suspensor; wo ein solcher (in kurzer Fadenform) vorhanden ist, muss der zugehörige Keimanfang dem Eiapparat angehören (Fig. 5); es gibt aber Fälle, wo nicht bloss ein, sondern zwei solcher Keimanfänge vorhanden sind (Fig. 6). Auch der in Fig. 10 abgebildete, schon etwas vorgeschrittenere Keim ist aus einem Paket sonst trägerloser Vorkeime herausgeschält worden. In den sehr gewöhnlichen Fällen, in welchen sämtliche Vorkeime ohne Suspensor sind, werden diese alle als nucellare Adventivkeime in Anspruch zu nehmen sein.

Es besteht nach dem Dargelegten für mich kein Grund, von der früher ausgesprochenen Ansicht, dass die Hauptmasse der embryonalen Produkte nucellaren Ursprungs sei, dass aber auch der Eiapparat im stand sei, mehr als ein einziges Erzeugnis dieser Art

1) A. a. O.; speziell S. 9, 10.

zu liefern, abzugehen. Da der Raum der Keimsackspitze, auch bei der allmählichen Erweiterung, die er mit dem Wachstum der Samen-anlage erfährt, verhältnismässig sehr beschränkt ist, so müssen die früher entstandenen Keimanfänge durch die anderen, nachdrängenden vielfach dislociert, von ihren Ursprungsstellen abgehoben, der ganze Komplex aber unter gegenseitigen Pressungen zu dem Klumpen zusammengedrängt werden, als der er sich in der Folge darstellt.

Das oben Dargelegte lässt sich kurz in folgender Weise zusammenfassen: 1. Die Möglichkeit einer Befruchtung, obgleich dieselbe nicht positiv beobachtet und obgleich ihre Wahrscheinlichkeit durch die bestehende teilweise Sterilisierung des Mikrosporen bildenden Apparates vermindert ist, lässt sich keineswegs in Abrede stellen. Es mag sogar für wahrscheinlich gehalten werden, dass sie in manchen Fällen erfolgt. 2. Zur Entstehung von adventiven Vorkeimen, mindestens solchen nucellaren Charakters, ist Bestäubung nicht erforderlich. Ob bei Ausbleiben von Bestäubung und Befruchtung auch aus dem Ei eine Keimanlage entstehen kann oder nicht, ob also wirkliche Parthenogenese Platz greifen kann, bleibt vorerst zweifelhaft. Ein Widerspruch zwischen den Sätzen 1 und 2 würde immerhin nicht bestehen, mag der sub 1 zurückbleibende Zweifel sich lösen wie er will. In dem Fall, als das Stattfinden von Befruchtung für manche Samenknospen sichergestellt werden könnte, wären verschiedene Möglichkeiten zur Zurechtlegung der vorliegenden Daten denkbar. Eine derselben wäre die, dass eben in denjenigen Fällen, in welchen Befruchtung und Entstehung eines generativen Keims unterbleibt, die Anlegung adventiver Keime vikariierend eintrete: hiergegen spricht aber, dass Vorkeimbildungen nucellaren Charakters und solche, die offenbar Zellen des Eiapparates entstammen, vereinigt vorkommen. Wahrscheinlicher wäre daher, dass die Fähigkeit zur Produktion adventiver Keime von der Pflanze überhaupt, etwa in Correlation mit der Neigung (*sit venia verbo*) zur Aposporie, erworben ist und dass solche — immer vorausgesetzt, dass in einem Teil der Fälle Befruchtung erfolgt — neben generativen entstehen können, eventuell aber auch ohne letztere. Indessen handelt es sich auch hier immerhin nur um Möglichkeiten, welche an Wahrscheinlichkeit gewinnen würden, wenn sich dartun liesse, dass die unter Ausschliessung der Bestäubung erzielten Samen bloss nucellare Vorkeime führen. Obwohl ich bei den betreffenden Pflanzen keine Vorkeime mit Suspensor beobachtet habe, so ist doch die Zahl der aus dem beschränkten Material gewonnenen Präparate zu gering, um etwas Bestimmtes aussagen zu können.

Wie dem auch sein mag, so besteht für mich zur Zeit kein Grund, die früher ausgesprochene Vermutung, dass in unserer *Euphorbia* eine Art vorliege, die sich in Umbildung zu Apogamie

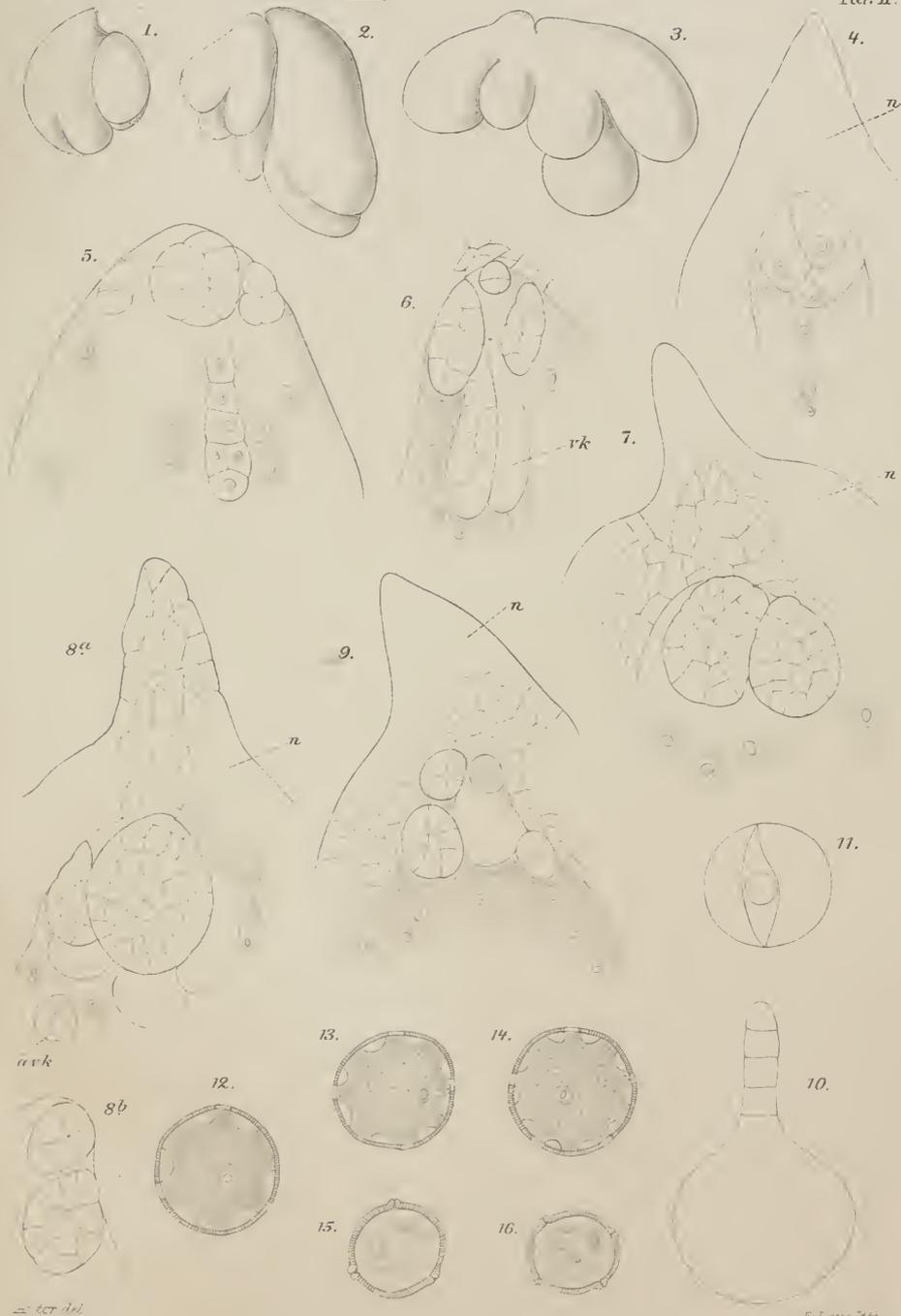
(eventuell auch Parthenogenese) befinden dürfte, aufzugeben. Eine zusammenfassend theoretisierende Behandlung der auf diesem ganzen Gebiet, was Blütenpflanzen anbelangt, sich ergebenden Erscheinungen wäre wohl gegenwärtig bei dem raschen Fluss, in welchem das Beobachtungsmaterial jetzt begriffen ist — sind doch in dem kurzen seit meinem früheren Aufsatz über den Gegenstand verfloßenen Zeitraum wieder verschiedene einschlägige Veröffentlichungen¹⁾ zur allgemeinen Kenntnis gekommen — wenig angebracht.

Erklärung der Abbildungen.

Euphorbia dulcis (Jacq.) *purpurata* Thuill.

- Fig. 1. Gruppe von zwei halbreifen Keimen, aus einem Samenscheitel entsprechenden Alters herangeschält. Vergr. 50.
- „ 2. Gruppe von drei desgleichen. Vergr. 50.
- „ 3. Gruppe von drei desgleichen, teilweise verwachsen, durch leichten Druck ausgebreitet. Vergr. 50.
- „ 4. Spitze des Samenknochen-Nucellus (*n*) und Keimsacks mit Eiapparat und ersten Endospermkernen; Längsschnitt. Vergr. 370.
- „ 5. Keimsackspitzenteil mit einem mit Suspensor versehenen Vorkeim, drei Adventiv-Vorkeimen ohne Suspensoren und Endospermkernen (Präparat durch leichten Druck etwas in die Breite gedehnt). Vergr. 370.
- „ 6. Keimsackspitzenteil mit zwei mit Suspensoren versehenen Vorkeimen, von denen der eine, tiefergelegene (*vk*), nur als Umriss gezeichnet ist, ferner drei Adventiv-Vorkeimen und Kernen des Endosperms. Vergr. 370.
- „ 7. Spitzenteil des Nucellus (*n*) und Keimsackes im Längsschnitt. In letzterem zwei Adventiv-Vorkeime. Vergr. 370.
- „ 8a und b. Schmitthälften eines ähnlichen Präparats mit einer Mehrzahl verschieden weit entwickelter Adventiv-Vorkeime nebst Endospermkernen; die ersteren teilweise nur in Umrissen gezeichnet. *n* wie oben; *a v k* junger Adventivkeim. Vergr. 370.
- „ 9. Ähnlicher Fall wie Fig. 8. Vergr. 370.
- „ 10. Mehr vorgeschrittener Keimanfang mit Suspensor; ausgeschält. Vergr. 370.
- „ 11. Normales Pollenkorn in Flächenansicht, unter verdünnter Schwefelsäure. Vergr. 470.
- „ 12—14. Wohlgebildete Pollenkörner unter wässriger Jodkalium-Jodlösung; optische Äquatorialschnitte. 12 gewöhnlicher Fall (tripor), 13 tetrapor, 14 pentapor. Vergr. 470.
- „ 15, 16. Abortive Pollenkörner, wie vorhin behandelt. 15 entspricht 12; 16 entspricht 13. Vergr. 470.

1) J. B. OVERTON, Contrib. Hull bot. labor. XXXV, 363, 1902 (*Thalictrum purpurascens*). — M. TREUB, Ann. jard. bot. Buitenz. 2 sér. III, 124, 1902 (*Ficus hirta*). Die letztere Arbeit ist mir bis jetzt nur aus dem Referat Bot. Ztg. 1902, Nr. 23 bekannt.



— ter del

F. Linné del.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Hegelmaier Christoph Friedrich

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der Polyembryonie von Euphorbia dulcis Jacq. \(purpurata Thuill.\). 6-19](#)