

C. Commentare.

89. Comentario sobre las plantas descritas por MOLINA. — A. U. XXII (1863) 699.
 90. Commentar zu den von MOLINA beschriebenen chilenischen Pflanzen. — Bot. Zeit., Beilage 1864.
 91. Observaciones sobre las plantas chilenas descritas por FEUILLÉE. — A. U. XXIX (1867) 760.

D. Verschiedenes.

92. Algunas noticias sobre la Quina o Cascarilla. — A. U. XVII (1860) 522.
 93. Arbol colosal. Cultivo de la planta Maravilla o Jirasol. — A. U. XXVI (1865) 701.
 94. Necrosis del sistema leñoso i formacion de otro de la corteza. — A. U. XLVII (1875) 423.
 95. Vorgeschichte des botanischen Gartens zu Santiago. Gartenflora 31 (1882) 6.
 96. Eine Wurzel direkt in ein Blatt verwandelt. Ber. der deutschen bot. Gesellsch. XIX (1901) 95.¹⁾

Mitteilungen.

I. O. Kirchner: Parthenogenesis bei Blütenpflanzen.

Noch im Jahre 1898 erklärte DANGEARD (1898, S. 270) auf Grund unserer damaligen Kenntnisse die Parthenogenese bei Pteridophyten und Blütenpflanzen für „theoretisch fast unmöglich; man kann a priori nicht annehmen, dass eine Gamete mit n Chromosomen (d. h. der auf die Hälfte reduzierten Chromosomenzahl) etwas anderes als einen Gametophyten hervorbringen kann, jedenfalls scheint es schwierig, dass sie einen normalen Sporophyten liefern könne.“

Bis zur Veröffentlichung der Untersuchungen von H. O. JUEL (1898, 1900) über Parthenogenesis bei *Antennaria alpina*, im Jahre 1898, war kein unzweifelhafter Fall von Parthenogenese bei Blütenpflanzen bekannt; denn einige Erscheinungen, die man früher dafür gehalten hatte, waren als unechte Parthenogenese erkannt worden (STRASBURGER 1878), bei einigen andern, die als echte Parthenogenese angesprochen wurden, fehlte der bestimmte Nachweis einer solchen, oder es lagen auch Verwechslungen mit dem „Fruchtungsvermögen“ vor. Es erschien mir anfänglich als eine lohnende Aufgabe, eine zusammenfassende Darstellung aller Vorkommnisse zu

1) Letzte botanische Veröffentlichung.

geben, die uns über Frucht- und Samenbildung bei Ausschluss von Befruchtung bekannt geworden sind, allein die Rücksicht auf die zugemessene Zeit zwang mich zu der Einschränkung, hier nur auf diejenigen Verhältnisse einzugehen, die sich auf echte Parthenogenese bei Blütenpflanzen und auf unmittelbar damit im Zusammenhange stehende Erscheinungen beziehen.

Bekanntlich versteht man unter Parthenogenesis im eigentlichen Sinne die Entwicklung eines Embryo aus einer unbefruchteten Eizelle, ein Vorgang, der sich bei den Blütenpflanzen am Eiapparat im Embryosack abspielen muss. Damit werden alle Vorgänge ausgeschlossen, bei denen ein Embryo aus Synergiden, Antipoden, Endospermzellen oder Nucelluszellen hervorgeht, Bildungen übrigens, welche in der Regel erst infolge einer Befruchtung auftreten¹⁾.

Die eingangs erwähnte *Antennaria alpina* Rchb., eine unserer *Antennaria carpatica* R. Br. verwandte und wie diese diöcische Art, wurde schon von KERNER (1876) als parthenogenetisch angesprochen, weil er die Beobachtung gemacht hatte, dass im Botanischen Garten zu Innsbruck kultivierte weibliche Pflanzen alljährlich keimfähige Früchte lieferten, ohne dass männliche Pflanzen vorhanden waren; die Art und Weise der Entstehung der Embryonen wurde aber nicht näher verfolgt. Erst von JUEL (1898, 1900) wurden die embryologischen Untersuchungen ausgeführt und von ihm nachgewiesen, dass im Embryosack, welcher zur Zeit der vollen Entwicklung die normale Struktur zeigt, die Eizelle den Embryo hervorbringt, ohne befruchtet worden zu sein, und dass bei dieser Art überhaupt Bestäubung und Befruchtung niemals vorkommt, sondern Parthenogenese regelmässig stattfindet. Die gleichzeitig untersuchte *Antennaria dioica* Gärtn. verhält sich dagegen in Bestäubung und Befruchtung ganz normal und besitzt die Fähigkeit der Parthenogenese nicht.

Wie die JUEL'schen Untersuchungen, so sind auch die von S. MURBECK im Jahre 1901 veröffentlichten über die Parthenogenese bei einigen *Alchimilla*-Arten bereits allgemein bekannt geworden, deshalb hier nur kurz dargestellt. MURBECK hatte schon seit 1892 die Befruchtungverhältnisse von *Alchimilla* untersucht und im Jahre 1895 festgestellt, dass in den Samen zahlreicher Arten dieser Gattung der Embryo immer zu vollkommener Ausbildung gelangt, ohne dass eine Befruchtung stattfindet. Schliesslich erwies sich, dass es sich hier um echte Parthenogenesis handelt. Sie wurde bei acht Arten, nämlich *Alchimilla alpina* L., den zur Gruppe der Pubescentes gehörigen *A. pubescens* Bus. und *A. sericata* Rchb., ferner bei *A. pastoralis* Bus., *A. subcrenata* Bus., *A. acutangula* Bus., *A. minor* Huds.

1) Ohne Befruchtung werden adventive Embryonen bei *Alchornea ilicifolia*, *Opuntia vulgaris* und wahrscheinlich bei *Euphorbia dulcis* angelegt.

und *A. campestris* Schmidt aus der Gruppe der Vulgares festgestellt, während andere Arten der Gattung, insbesondere *A. arvensis* Scop., normal befruchtet werden. Bei den parthenogenetischen Arten kann Befruchtung überhaupt nicht eintreten, weil die Pollenkörner nicht keimen, in der Regel sogar in noch ganz unreifem Entwicklungsstadium absterben. Die Struktur des ausgebildeten Embryosackes ist normal, die erste Teilung der unbefruchteten Eizelle findet häufig bereits vor dem Aufgehen der Blüte statt, in einem Entwicklungszustande, in dem eine Befruchtung noch nicht möglich ist¹⁾.

Ein dritter Fall von Parthenogenese bezieht sich auf das nordamerikanische *Thalictrum purpurascens* L. und ist von J. B. OVERTON (1902, 1904) sehr sorgfältig untersucht worden. Die Anregung dazu wurde durch eine Mitteilung von D. F. DAY (1896) gegeben, welcher auf Grund seiner Beobachtungen bei *Thalictrum Fendleri* Engelm. Parthenogenese vermutet hatte. Beide Arten sind diöcisch. Die Parthenogenese bei *Th. purpurascens* ist keine ausschliesslich stattfindende Erscheinung, sondern sie tritt neben normaler Befruchtung auf. OVERTON isolierte mit allen Vorsichtsmassregeln und auf verschiedene Weise weibliche Pflanzen und fand, dass sie alle reichliche und wohlausgebildete Samen produzierten. Die embryologische Untersuchung zeigte, dass der Embryosack die normale Struktur besitzt; während die Eizelle zu der Zeit, wo die beiden Polkerne mit einander verschmelzen, gewöhnlich kürzer ist als die beiden Synergiden, beginnt sie nachher weit unter diese herabzureichen, und ihre erste Teilung erfolgt, wenn die aus dem sekundären Embryosackkern hervorgegangenen Endospermkerne wandständig geworden sind. Schliesslich zeigt der parthenogenetische Embryo keinerlei Unterschied gegenüber einem nach normaler Befruchtung entstandenen. Isolierte weibliche Pflanzen lieferten prozentisch ebenso viele parthenogenetische Samen, wie die der Bestäubung frei gegebenen Pflanzen normale. Bemerkenswert ist, dass hier die Parthenogenese sowohl an den künstlich isolierten, wie an den frei wachsenden Pflanzen nur bei Ausbleiben der Bestäubung eintritt, andernfalls normale Befruchtung.

Vielleicht noch überraschender als die bisher angeführten Erscheinungen sind die Ergebnisse der Untersuchungen von C. RAUNKIAER (1903) über *Taraxacum* und von C. H. OSTENFELD und

1) Es scheint, als wenn solche *Alchimilla*-Arten, welche gut ausgebildete Pollenkörner erzeugen, bei parthenogenetischen Arten Bastardbefruchtung hervorrufen können, wenigstens wird *Alchimilla cuneata* Gaud. als zweifelloser Bastard von *A. pentaphyllea* L., welche normalen Pollen besitzt, und *A. Hoppeana* Rehb., einer Unterart von *A. alpina* L., angesehen. Allerdings ist nicht festgestellt, ob *A. Hoppeana* sich in derselben Weise parthenogenetisch entwickelt, wie die von MURBECK untersuchte *A. alpina*. Vergl. ASCHERSON und GRAEBNER, Synopsis, Bd. 6, S. 395.

C. RAUNKIAER (1903) über *Hieracium*; denn durch diese Untersuchungen ist es höchst wahrscheinlich geworden, dass sämtliche Arten von *Taraxacum*, ja vielleicht auch von *Hieracium*, immer und ausschliesslich ihre Samen auf parthenogenetischem Wege bilden.

RAUNKIAER machte bei Gelegenheit von Untersuchungen über die etwaige Bastardnatur einiger von ihm in Dänemark beobachteten *Taraxacum*-Formen den Versuch, weibliche Individuen von *Taraxacum officinale* Web., deren Vorhandensein OSTENFELD kurz vorher nachgewiesen hatte, mit Pollen von *T. Gelertii* Raunk. zu bestäuben, und erzielte dabei eine Nachkommenschaft, welche rein weiblich war, dem *T. officinale* ♀ vollkommen glich und von den Merkmalen des vermeintlichen Vaters *T. Gelertii* gar nichts aufwies. Darauf wurden die Blütenköpfe von *T. officinale* ♀ — diese Form wird später als *T. Ostensfeldii* Raunk. bezeichnet — isoliert: alle setzten ebenso reichliche Früchte an wie die im Freien gewachsenen Pflanzen, und die erzielten Samen lieferten sämtlich wieder Pflanzen von *T. Ostensfeldii*. Ferner wurden Köpfe von *T. paludosum* Scop., einer ebenfalls weiblichen Form, mit Pollen von *T. officinale* bestäubt: es wurden gute Früchte erhalten, aber die daraus erzogene Nachkommenschaft erwies sich durchaus als *T. paludosum*, der Pollen war wieder ohne Einfluss gewesen. Hiernach lässt sich die Vermutung nicht mehr abweisen, dass bei den zwei untersuchten weiblichen Formen die Embryonen ohne Befruchtung erzeugt wurden, und es wurden neue Versuche eingeleitet, in denen, um eine etwaige Selbstbestäubung bei zwittrigen Formen oder durch Vermittelung vielleicht nicht ganz verkümmerten Staubblätter bei den weiblichen Formen unmöglich zu machen, die Blütenköpfe vor dem Aufblühen kastriert wurden. Es geschah dadurch, dass die noch geschlossenen Köpfe mit einem Rasiermesser etwa in mittlerer Höhe quer abgeschnitten wurden, so dass von den Einzelblüten Antheren, Narben und der oberste Teil von Griffel und Krone entfernt wurden, dagegen der Fruchtknoten mit dem unteren Teil der Kronröhre und des Griffels stehen blieb. Diese amputierten Köpfe entwickelten ganz normale und keimfähige Früchte, von denen nur der Federkelch wegen des Verschneidens etwas verkürzt blieb. In dieser Weise verhielten sich nicht bloss die zuerst untersuchten *Taraxacum Ostensfeldii* und *T. Gelertii*, sondern auch das gewöhnliche *T. officinale*, *T. speciosum* Raunk., eine weibliche, dem *T. Ostensfeldii* verwandte Form, und das ebenfalls weibliche *T. decipiens* Raunk. Auch die in Grönland und Norwegen einheimische Art *T. croceum* Dahlst., das südeuropäische *T. obovatum* DC. und das mittelasiatische *T. glaucanthum* DC. zeigen ganz dasselbe Verhalten, und RAUNKIAER ist deshalb wohl im Rechte, wenn er ein Gleiches für alle Arten der Gattung annimmt. — Ich habe an *T. officinale* die Kastrationsversuche nachgemacht und kann

RAUNKIAER's Resultate durchaus bestätigen. Mit Ausnahme einiger Köpfe, auf denen sich Ameisen eingefunden hatten oder die sonst zufällig beschädigt wurden, haben alle von mir kastrierten Blütenköpfe ebenso reichliche und ebenso gute Früchte angesetzt wie die unversehrt gelassenen. Die Keimfähigkeit der Früchte betrug bei den von kastrierten Blüten abstammenden 95,7 pCt, bei im Freien gesammelten 84,5 pCt.

Die Ausbildung des Embryo bei den kastrierten Blütenköpfen ist von RAUNKIAER nicht mikroskopisch verfolgt worden; er bezieht sich vielmehr auf eine Untersuchung von S. SCHWERE (1896) über die Embryobildung von *Taraxacum*. Hier wird die Entwicklung des Embryo aus der Eizelle beschrieben und abgebildet. SCHWERE setzte den Eintritt von Befruchtung voraus, die er allerdings nicht direkt beobachtet hat. Da nach RAUNKIAER eine solche überhaupt nie stattfindet, so nimmt er die Abbildungen von SCHWERE für unbefruchtete Eizellen in Anspruch und erklärt die Abbildung eines Pollenschlauchendes in der Nähe der Eizelle (Fig. 4, Taf II) für einen Irrtum. Es schien mir deshalb immerhin zur Behebung jeden Zweifels wünschenswert, die Embryoentwicklung an kastrierten Blüten zu verfolgen, und hier liess sich nun feststellen, dass in der Tat die Eizelle dem Embryo den Ursprung gibt, also echte Parthenogenesis vorliegt.

Angeregt durch die Erfolge seiner Kastrationsversuche an *Taraxacum* hat RAUNKIAER anfänglich allein, später in Gemeinschaft mit OSTENFELD, grössere Reihen entsprechender Versuche an zahlreichen Arten aus der Gruppe der Cichorieen angestellt. Bei 29 Arten aus 21 Gattungen war der Erfolg negativ, aber bei der Gattung *Hieracium* von demselben auffallenden Resultat wie bei *Taraxacum*. Von *Hieracium* wurden 22 Arten geprüft, welche 10 von den bei PETER (in ENGLER und PRANTL, Natürl. Pflanzenfam., Bd. IV, Abt. 5, S. 375ff.) aufgeführten 44 Gruppen repräsentieren. Die Köpfe wurden wie bei *Taraxacum* quer abgeschnitten, und bei allen Arten mit einer Ausnahme¹⁾ erfolgte trotzdem die Bildung reichlicher und gut entwickelter Früchte. Nach Analogie mit *Taraxacum* sehen die Verfasser also auch *Hieracium* als durchaus parthenogenetisch an. Die noch fehlende embryologische Untersuchung habe ich an kastrierten Köpfen von *Hieracium aurantiacum* L. ausgeführt und konnte feststellen, dass die unbefruchtete Eizelle den Embryo liefert.

Den angeführten Fällen unzweifelhafter Parthenogenese schliessen sich noch einige solche an, bei denen Parthenogenese sehr wahr-

1) Diese Ausnahme, welche sich auf *Hieracium Pilosella* bezieht, erläutert OSTENFELD in einem soeben erschienenen Aufsatz (siehe diese Berichte S. 376—381) dahin, dass die untersuchten Individuen überhaupt, auch unter normalen Verhältnissen, keine Embryonen entwickelten.

scheinlich stattfindet, wenn sie auch noch nicht streng bewiesen ist. Hierher gehört zunächst das Verhalten von *Ficus hirta* Vahl, welches von M. TREUB (1902) auf Java untersucht worden ist. In den weiblichen Blütenständen dieser diöcischen Art wurden zwar Pollenkörner auf den Narben gefunden, die durch *Blastophaga* dahin übertragen worden waren, und die dort auch Pollenschläuche trieben, aber weder im Griffel, noch in den Samenanlagen konnte TREUB jemals Pollenschläuche entdecken, obwohl er ausser vielen gelegentlichen Beobachtungen 412 Samenanlagen eigens daraufhin in Schnittserien untersucht hatte. An dem wenig entwickelten Eiapparat im Embryosack werden zu der Zeit, wo der Embryosackkern sich teilt, die beiden Synergiden unkenntlich, und die Eizelle beginnt eine Weiterentwicklung, welche zur Bildung eines vollständigen Embryo führt. Ausser dem Fehlen von Pollenschläuchen an den Samenanlagen führt TREUB als Stütze für die Annahme einer parthenogenetischen Entwicklung die von ihm beobachtete Abkürzung der Karyokinese in den Endospermkernen und die geringe Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates an. Da jedoch *Blastophaga*-Besuch stattfindet und Pollenschläuche auf den Narben gebildet werden, so gibt TREUB selbst zu, dass noch Zweifel bezüglich des Stattfindens von Parthenogenese übrig bleiben, und diese werden weiterhin dadurch verstärkt, dass bei *Ficus Carica*, wie L. O. HOWARD (1901, S. 13) zeigte, der Besuch eines einzigen *Blastophaga*-Weibchens genügt, um sämtliche Blüten eines jungen Feigenblütenstandes zu befruchten.

Nur für wahrscheinlich wird man die Parthenogenese bei den von SCHNEGG (1902) untersuchten *Gunnera*-Arten, insbesondere bei *Gunnera Hamiltonii* T. Kirk halten dürfen, wo weder auf den Narben, noch im Innern des Fruchtknotens Pollenschläuche gefunden wurden, und die auf die innere Epidermis folgende Innenschicht der Fruchtknotenwand zur Zeit der vollen Ausbildung der Narben derartig sklerotisiert ist, dass an ein Durchdringen von Pollenschläuchen bis zur Samenanlage nicht gedacht werden kann. Die Struktur des ausgereiften Embryosackes ist sehr eigenartig: der primäre Embryosackkern hat sich in vier Tochterkerne geteilt, diese begeben sich, nachdem sie noch eine Teilung erfahren haben, in den mittleren Raum des Embryosackes, wo sich einige von ihnen nochmals teilen. Von diesem Komplex wandern zwei Kerne nach dem oberen, zwei nach dem unteren Ende des Embryosackes; von den ersteren gibt einer der Eizelle den Ursprung, der andere bildet nach einer Teilung die beiden Synergiden; die in den unteren Pol des Embryosackes eingewanderten beiden Kerne erleiden unregelmässige Teilungen, aus denen 6 bis 7 Kerne hervorgehen, und die in der Mitte verbliebenen Kerne verschmelzen miteinander zu einem. Die unter den angegebenen Verhältnissen entstandenen Samen enthalten einen Embryo

und Endosperm, doch ist die Weiterentwicklung der Eizelle zum Embryo nicht beobachtet worden.

Zweifelhaft erscheint mir die Berechtigung, von Parthenogenese bei dem von J. P. LOTSY (1903) untersuchten *Gnetum Ula* Brogn. zu sprechen, in dessen Embryosäcken sich gar kein eigentlicher Eiapparat bildet, sondern eine grosse Anzahl wandständiger Kerne sehr zahlreichen Zellen den Ursprung gibt, von denen die im oberen Teil des Embryosackes ausgebildeten, schlauchförmig auswachsenden nach der Deutung von LOTSY als Embryonen anzusehen sind; schliesslich entwickelt sich von diesen in der Regel nur einer zu vollkommener Reife. Die Verhältnisse liegen hier so eigentümlich, dass man sie zunächst noch nicht zu den echt parthenogenetischen rechnen kann.

Als sehr wahrscheinlich wird man nach Analogie von *Thalictrum purpurascens* L. Parthegenese bei *Th. Fendleri* annehmen dürfen, obwohl embryologische Untersuchungen darüber nicht vorliegen.

Weiter scheinen die Untersuchungen von F. HEGELMAIER (1901, 1903) darauf hinzuweisen, dass *Euphorbia dulcis* Jacq. entweder immer auf parthenogenetischem Wege Embryonen bildet, oder wenigstens, ähnlich wie *Thalictrum purpurascens*, bei Ausbleiben der Bestäubung dazu befähigt ist. *Euphorbia dulcis* ist zugleich sehr regelmässig polyembryonat, so dass etwa bei drei Viertel der jungen Samen sich mehr als ein Embryo angelegt findet; es kommen bis zu neun Embryonanlagen in einem Embryosack vor, woselbst sie die Scheitelregion einzunehmen pflegen. Im reifen Samen sind von ihnen gewöhnlich nur drei oder zwei völlig ausgebildet. Von diesen Embryonanlagen entsteht in der Regel, aber anscheinend nicht immer, eine aus der Eizelle, sie ist daran kenntlich, dass sie im jugendlichen Zustande mit einem fadenförmigen, aus etwa vier Zellen bestehenden Träger ausgestattet ist, welcher den übrigen Embryonen fehlt. Letztere leiten sich teils von den Synergiden, teils von Nucelluszellen her. Da nun gegenüber den verwandten Arten der männliche Geschlechtsapparat hinsichtlich der Zahl der Staubblätter reduziert ist, ein grosser Prozentsatz der Pollenkörner abortiert, die Blüten sehr unscheinbar und stark protogynisch sind, Insektenbesuch an ihnen fast gar nicht wahrgenommen werden konnte, an den Samenanlagen keine Pollenschläuche gefunden wurden, und dennoch zahlreiche Samen sich ausbilden, so liegt die Vermutung sehr nahe, dass die Embryobildung ohne Befruchtung zustande kommt. Bestätigt wurde diese Vermutung durch einen Versuch von HEGELMAIER, bei dem an im Garten kultivierten Pflanzen alle, übrigens nur spärlich zum Vorschein kommenden Antheren sorgfältig entfernt wurden, bevor sie sich geöffnet hatten: alle so behandelten Pflanzen setzten ebenso an und bildeten polyembryonate Samen, wie die frei im Walde gewachsenen. Immerhin fehlt noch der Nachweis, dass wirklich die Bildung der Embryonen

auf parthenogenetischem Wege erfolgt, und auch die embryologischen Untersuchungen, welche ich an dieser Art angestellt habe, sind bis jetzt noch ohne sicheres Ergebnis geblieben.

Es müssen nun auf Grund von Untersuchungen, die ich nicht veröffentlicht habe, weil sie bis jetzt noch nicht abgeschlossen werden konnten, auch die Gurken als wahrscheinlich der Parthenogenese fähig erwähnt werden. Bei Versuchen, welche ich im Jahre 1901 mit *Cucumis sativus* L. anstellte, um über ihr den Gärtnern schon längst bekanntes Fruchtungsvermögen, welches F. NOLL (1902) neuerdings Parthenokarpie genannt hat, ins Klare zu kommen, erhielt ich unter neun sorgfältig isolierten weiblichen Blüten von einer eine allerdings kleine Frucht mit vollkommen ausgebildeten Samen. Sie wog 52,5 g — die Sorte „Murom'sche Traubengurke“ hat aber überhaupt kleine Früchte; in der Gurke waren 95 Samen von zusammen 1,307 g Gewicht im trocknen Zustand enthalten, davon waren 17 taub, die übrigen 78 sahen normal aus, waren aber leichter als gewöhnliche Gurkensamen. Ein mit ihnen angestellter Keimversuch erwies alle ohne Befruchtung entstandenen Samen als keimfähig, und die Keimlinge erwuchsen später zu kräftigen Pflanzen. Die embryologische Untersuchung zur Entscheidung der Frage, ob hier echte Parthenogenese vorliegt, konnte leider nicht zum Abschluss gebracht werden, weil sie besondere Schwierigkeiten bietet. Wenn man nämlich von isolierten oder ihrer Griffel und Narben beraubten weiblichen Blüten junge Früchte erntet, so ist man nicht sicher, ob in den Samenanlagen Embryonen vorhanden sind, oder ob nicht blosses Fruchtungsvermögen vorliegt, bei dem sich grosse Früchte ausbilden können und die Samenanlagen weiter wachsen, aber der Embryosack mit seinem Inhalt abortiert. Deshalb müssen sehr zahlreiche Schnittserien umsonst angefertigt werden.

Endlich soll hier noch auf einige Angaben in der Literatur hingewiesen werden, in denen von der Ausbildung gut entwickelter Samen bei Ausschluss von Befruchtung berichtet wird; es ist sehr wahrscheinlich, dass hierunter einige Fälle von echter Parthenogenese begriffen sind, wenn es sich im übrigen auch nur um Fähigkeit zu Fruchtungsvermögen handeln mag¹⁾, oder die Mitteilungen überhaupt auf ungenauer Beobachtung beruhen. So ist an die alten Versuche von SPALLANZANI zu erinnern, bei denen isolierte weibliche Pflanzen von *Cannabis* und *Spinacia*, die sorgfältig darauf überwacht wurden, ob etwa ausnahmsweise männliche Organe an ihnen auftraten, keim-

1) So bei *Stratiotes aloides* L., dessen isoliert wachsende weibliche Pflanzen nach NOLTE (Botanische Bemerkungen über *Stratiotes* und *Sagittaria*. Kopenhagen 1825, S. 35) Früchte und Samen von normaler Grösse hervorbringen, und *Morus nigra* L., vergl. Gartenflora, Bd. 41, 1892, S. 529.

fähige Samen ansetzten — Versuche, denen sogar C. F. GÄRTNER (1844), der eingehend über sie berichtet und sie zu widerlegen sucht, eine grosse Bedeutung nicht absprechen kann und die einer neuerlichen Prüfung wert sind. Ferner berichtet A. KERNER (1896, S. 419f.) über von ihm angestellte Versuche, bei denen er die älteren Angaben bestätigt fand, nach denen sorgfältig isolierte weibliche Pflanzen von *Humulus Lupulus* L. und *Mercurialis annua* L. keimfähige Samen ausbildeten.

Vor kurzem ist von CHR. SCHRÖDER (1901) eine Mitteilung über Versuche veröffentlicht worden, aus denen sich bei der Erbse die Möglichkeit parthenogenetischer Fortpflanzung ergeben soll. Obwohl die angeführten Versuche sehr spärlich sind und ihr Resultat sich, ihre genaue Durchführung vorausgesetzt, sehr wohl als Folge eines bei den Papilionaceen von mir öfters beobachteten Fruchtungsvermögens deuten lässt, habe ich diese Versuche, bei denen im Knospenzustande kastrierte Blüten von *Pisum sativum* L. isoliert wurden, wiederholt, indessen mit negativem Ergebnis. Von den 12 behandelten Blüten waren bei 10 die Fruchtknoten frühzeitig abgestorben, die übrigen 2 hatten junge Hülsen mit zurückgebliebenen Samenanlagen angesetzt.

Nach den hier zusammengestellten, bis jetzt vorliegenden Erfahrungen über das Vorkommen von Parthenogenesis bei den Blütenpflanzen wird man den Eindruck gewinnen, als wenn diese Erscheinung, die bei sehr wenig mit einander verwandten Pflanzen auftritt, wohl weiter verbreitet sein dürfte, als man bisher vermuten konnte. An die gegebene Übersicht über die beobachteten Vorkommnisse sollen nun noch einige Angaben und Erwägungen angeknüpft werden, welche sich auf Begleiterscheinungen in der Ausbildung des männlichen und weiblichen Geschlechtsapparates bei parthenogenetischen Pflanzen beziehen, sowie auf die Folgerungen, welche die über die Parthenogenesis neu festgestellten Tatsachen hinsichtlich unserer Anschauungen über Vererbung und Variabilität nahe legen.

Von den diklinen unter den parthenogenetischen Arten zeigen *Thalictrum purpurascens* und *Ficus hirta* (auch *Cucumis*) in der Ausbildung der männlichen Organe keine Abweichung von den normalen Verhältnissen. Dagegen sind bei *Antennaria alpina* männliche Pflanzen überhaupt sehr selten; dazu kommt, dass in ihren Antheren entweder gar keine oder nur schlecht ausgebildete funktionsunfähige Pollenkörner enthalten sind. Demnach kann eine Befruchtung gar nicht stattfinden und die Art ist lediglich auf Parthenogenese angewiesen. „Der männliche Typus,“ sagt JUEL, „ist ausgestorben, nur zuweilen tritt ein Rückschlag ein und wird wieder ein männliches Individuum erzeugt.“

Bei *Gunnera* zeigt zwar der Pollen im allgemeinen eine regelmässige Ausbildung, doch konnte eine Keimung der Pollenkörner auf den Narben, obwohl diese meistens stark damit belegt waren, niemals mit Sicherheit wahrgenommen werden, und bei *Gunnera chilensis* Lam. erwies sich ungefähr die Hälfte der Pollenkörner als taub.

Die parthenogenetischen *Alchimilla*-Arten sind zwar mit zwittrigen und männlichen Blüten ausgestattet, welche neben den weiblichen auf denselben oder auf getrennten Pflanzenstöcken vorkommen, aber in allen Antheren führenden Blüten ist der Pollen funktionsunfähig, indem er nie keimt, in der Regel sogar bereits im unreifen Zustande abstirbt. Immerhin öffnen sich die Blüten, als wenn eine Bestäubung stattfinden sollte, sondern auch Nektar ab, sind aber sehr unscheinbar.

Sehr merkwürdig ist, dass bei *Taraxacum* und *Hieracium* keinerlei morphologische Reduktion der männlichen Organe eingetreten ist, obgleich sie tatsächlich keine Funktion mehr haben. Bei *Taraxacum* ist allerdings ein Schritt in dieser Richtung geschehen, indem selten weibliche Exemplare vorkommen¹⁾, aber bei den gewöhnlichen Formen sind die Antheren gut ausgebildet und reich an Pollenkörnern. Die Blütenköpfe erhalten wegen ihrer Augenfälligkeit und der reichlichen Nektarabsonderung massenhaften Insektenbesuch²⁾, und im Freien findet man die Narben in der Regel reichlich mit Pollen belegt. Aber die Pollenkörner konnten weder künstlich zur Keimung gebracht, noch ihr Auskeimen auf den Narben beobachtet werden; auch ich fand bei der Untersuchung zahlreicher *Taraxacum*-Narben wohl fremde Pollenkörner auf ihnen gekeimt, niemals aber eines der zahlreich darauf liegenden Pollenkörner derselben Art. Diese Eigentümlichkeit teilen indessen die Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium* mit vielen andern Kompositen-Gattungen.

Viele Besonderheiten zeigt die Ausbildung der männlichen Organe bei *Euphorbia dulcis*. Von dieser Art hat HEGELMAIER (1903) eine Reihe von biologisch differenzierten Formen aufgefunden, bei denen die Reduktion der Staubblattblüten verschieden weit vorgeschritten ist. Sie wachsen horstweise beisammen, ohne dass ein Zusammenhang zwischen dem Grad der Entwicklung männlicher Organe und dem Standort, der Kräftigkeit der Pflanzen oder dem Verzweigungsgrade der Cyathien bestände. Manche Formen, die HEGELMAIER als extrem oligandrisch bezeichnet, besitzen nur in einzelnen Cyathien je eine Staubblattblüte, extrem polyandre, auf denen aber auch rein weib-

1) Auch von *Hieracium* hat jetzt OSTENFELD (a. a. O.) eine weibliche Form, *H. excellens* Błocki, aufgefunden.

2) An *Taraxacum officinale* stellte MÜLLER in Westfalen 114 Besucherarten, ALFKEN bei Bremen 98 Arten fest; an *Hieracium Pilosella* KNUTH in Thüringen 36 Besucherarten, MÜLLER in Westfalen 32 Arten.

liche Cyathien zur Ausbildung kommen, besitzen in den Cyathien 1. und 2. Ordnung 10 bis 12 Staubblätter, in denen 3. Ordnung 8 bis 9; zwischen diesen extremen Formen gibt es Mittelformen mit 2 bis 5, selten 6 bis 7 Staubblättern in einem Cyathium. Bei allen Formen sind die Staubblätter überwiegend unfruchtbar, bald verschrumpfen ihre Antheren vor der Reife, bald enthalten die Antheren, auch wenn sie sich öffnen, so viele abortive Pollenkörner, dass die Anzahl der normalen bis auf 5 pCt. heruntergehen, aber auch 50 bis 60 pCt. erreichen kann. Obgleich Blütenbesucher nicht beobachtet worden sind, finden sich im Freien doch in einzelnen Fällen normale Pollenkörner und Pollenschläuche auf den Narben.

Hinsichtlich der Ausbildung der männlichen Organe bei den ausschliesslich parthenogenetischen Blütenpflanzen treffen wir also eine Stufenleiter an von anscheinend normalen, aber keimungsunfähigen Pollenkörnern und von keimfähigen, aber spärlich vorhandenen Pollenkörnern bis zum völligen Fehlschlagen derselben oder sogar bis zur fast vollkommenen Unterdrückung der männlichen Organe.

Besonderes Interesse erregt die Struktur der weiblichen Organe bei den parthenogenetischen Pflanzen, weil man an ihnen Einrichtungen vermuten muss, welche die Embryobildung ohne Befruchtung ermöglichen. Darauf zwar ist kein Gewicht zu legen, dass bei den *Alchimillen*, *Gunnera* und *Ficus hirta* die Mikropyle fehlt oder vor der Geschlechtsreife verschlossen wird, denn das kommt auch bei Pflanzen mit normaler Befruchtung vor; aber von grosser Wichtigkeit ist die Frage, ob bei der Ausbildung des weiblichen Geschlechtsapparates jene karyokinetischen Vorgänge stattfinden, welche bei normaler Befruchtung die Amphimixis vorbereiten und ermöglichen, oder ob die weibliche Zelle schon von vornherein auf das Ausbleiben dieses Vorganges gewissermassen eingerichtet ist.

Bei *Antennaria alpina* konnte JUEL nachweisen, dass die Embryosackmutterzelle direkt, ohne noch Teilungen zu erleiden, zum Embryosack wird, und ebenso, wie dessen Ausbildung also keine Tetradenteilung vorausgeht, so findet auch keine Reduktionsteilung der Kerne statt, Eikern und Polkerne besitzen also dieselbe Chromosomenzahl wie die somatischen Zellkerne. Die beiden Polkerne zeigen auch darin ihre Befähigung zu selbständiger Weiterentwicklung, dass sie nicht mit einander verschmelzen, sondern sich unabhängig teilen, um das Endosperm anzulegen.

Bei den parthenogenetischen *Alchimillen* wird im Nucellus ein aus zahlreichen Initialzellen bestehendes Archospor angelegt, aus ihnen bilden sich nach Abscheidung von Deck- oder Tapetenzellen die Embryosackmutterzellen. Viele von ihnen teilen sich nicht weiter und gehen später zu Grunde; andere aber teilen sich, und in diesem Vorgange sieht MURBECK eine Tetradenteilung, obwohl mit ihr eine

Reduktion der Chromosomenzahl in den Tochterkernen nicht verbunden ist und die Tochterzellen häufig nicht in der Zahl von vier, sondern von drei oder zwei gebildet werden. JUEL (1904) macht deshalb mit Recht darauf aufmerksam, dass man MURBECK's „Tetradenzellen“ auch als Embryosackmutterzellen auffassen könnte; alsdann würde bei *Alchimilla* ebenso wie bei *Antennaria alpina* weder eine Tetradenteilung, noch eine Reduktion der Chromosomenzahl stattfinden. Letzteres trifft in jedem Falle zu. Schliesslich ist in der Samenanlage meist nur ein entwickelter Embryosack vorhanden, bisweilen auch zwei bis drei. Die beiden Polkerne vereinigen sich hier mit einander, gehen aber sogleich nach der Verschmelzung Teilungen ein zum Zweck der Endospermibildung.

Für *Taraxacum* hat JUEL (1904) das Fehlen der Reduktionsteilung bei der Ausbildung des Embryosackes ebenfalls sehr wahrscheinlich gemacht. Die Embryosackmutterzelle teilt sich nur einmal, die grössere basale Tochterzelle verdrängt ihre apikale Schwesterzelle und wird zum Embryosack; dabei durchläuft der Kern der Embryosackmutterzelle eine Synapsisphase und eine Diakinese und zeigt in beiden Phasen eine auffallende Ähnlichkeit mit heterotypischer Teilung, so dass hier eine Mittelform zwischen typischer und heterotypischer Teilung vorliegt.

Von besonderer Bedeutung sind die Ergebnisse der Untersuchungen von OVERTON (1904) über die Teilungsvorgänge bei der Bildung der Embryosäcke von *Thalictrum purpurascens*. Dort wurde eine heterotypische Teilung des Kernes der Embryosackmutterzelle unter Verringerung der Chromosomen von 24 auf 12 beobachtet, ebenso wie eine solche bei der Teilung der Pollenmutterzellen stattfindet. Ausserdem aber tritt in manchen Embryosackmutterzellen eine derartige Reduktionsteilung nicht ein, sondern es spielt sich dafür ein Mittelding zwischen ihr und typischer Kernteilung ab, wobei jedoch eine Chromosomenreduktion nicht vor sich geht. Auf grund dieser Beobachtungen stellt OVERTON die sehr ansprechende Vermutung auf, dass nur diejenigen Eizellen, welche die somatische volle Chromosomenanzahl besitzen, zu einer parthenogenetischen Entwicklung fähig sind, während die mit reduzierter Chromosomenzahl eine Befruchtung nötig haben.

Bei den übrigen, als vielleicht parthenogenetisch aufgeführten Blütenpflanzen sind die karyokinetischen Vorgänge bei der Embryosackbildung noch nicht untersucht. So weit aber die Beobachtungen reichen, tritt aus ihnen die wichtige und charakteristische Tatsache zutage, dass die zu parthenogenetischer Entwicklung befähigten Eizellen nebst den sich selbständig weiter entwickelnden Embryosackkernen die somatische Anzahl von Chromosomen besitzen. Den Eizellen fehlt also hier ein sehr wesentliches Merkmal

der Geschlechtszellen, und deshalb dürfte es nicht angebracht sein, von dem Verhalten dieser parthenogenetischen Eizellen weitgehende Schlüsse auf das Wesen der Befruchtung im allgemeinen zu ziehen.

Dagegen scheinen weitere Studien über die Vererbungserscheinungen bei ausschliesslich parthenogenetischen Arten Ergebnisse zu verheissen, welche unseren Anschauungen über Variabilität und Artenbildung zu einer tieferen Begründung verhelfen können. RAUNKIAER macht besonders auf die Bedeutung der *Taraxacum*-Formen in dieser Hinsicht aufmerksam. Er vermutet, dass die Entstehung der jetzt lebenden *Taraxacum*-Arten erst erfolgt ist, nachdem die Gattung bereits parthenogenetisch geworden war, weil alle von ihm untersuchten, in sehr verschiedenen Bezirken und unter sehr verschiedenen Bedingungen lebenden Arten parthenogenetisch sind. Die Prüfung der *Taraxacum*-Arten auf ihre Variabilität oder Unveränderlichkeit bietet den Vorteil, dass hier die Einflüsse der Amphimixis und der Kreuzung völlig ausgeschlossen sind, also die Fähigkeit des Keimplasmas zur Hervorbringung von Abänderungen gewissermassen an sich untersucht werden kann. Was von *Taraxacum* gilt, hat natürlich auch Geltung für die parthenogenetischen Arten von *Alchimilla* und namentlich für *Hieracium*, von dem nun der Ausspruch von NÄGELI und PETER zu ungeahnter Bedeutung kommt, dass keine einzige aller übrigen Gattungen oder Familien des Gewächsreiches so geeignet erscheine, Aufschluss über die Entstehung der Spezies zu geben. Wie sich freilich in Zukunft die Systematik, die in der Gattung *Hieracium* so zahlreiche Bastarde aufgestellt hat, mit der Tatsache der Parthenogenese abfinden wird, lässt sich noch nicht übersehen¹⁾. *Thalictrum purpurascens* verspricht vielleicht bei Kulturversuchen besonders interessante Resultate, weil es die Möglichkeit bietet, die Variabilität der parthenogenetisch erzeugten Individuen mit derjenigen der normal entstandenen zu vergleichen.

Wenn es zum Schluss erlaubt ist, eine Vermutung über die ökologische Bedeutung der Parthenogenese und über die Ursache ihres überwiegenden oder ausschliesslichen Auftretens bei einigen Blütenpflanzen auszusprechen, so möchte ich in ihr eine Einrichtung sehen, welche in einer andersartigen Weise, als es die viel weiter verbreitete spontane Selbstbestäubung tut, dazu dient, um die Ausbildung von keimfähigen Samen in solchen Fällen sicher zu stellen, wo aus irgend einem Grunde der Eintritt von Befruchtung ungewiss oder schwierig geworden ist. Wie sich Parthenogenese herausbilden

1) Es ist nicht ausgeschlossen, dass Pollenkörner, welche auf den Narben derselben Spezies unwirksam sind, bei einer andern Spezies Befruchtung vollziehen können. Wie OSTENFELD (a. a. O.) mitteilt, hat er künstliche Bastardierungen, die schon früher von F. SCHULTZ, MENDEL, NÄGELI und PETER angeführt worden sind, aufs neue vorgenommen und dazu die weibliche Form *H. excellens* benutzt.

konnte, dafür scheinen mir die Beobachtungen von OVERTON an *Thalictrum purpurascens* einen wichtigen Anhaltspunkt zu gewähren, nach denen diese Pflanze Eizellen von somatischem Charakter bildet, die sich wahrscheinlich allein parthenogenetisch entwickeln können, und solche mit geschlechtlich differenziertem Kern, die sich wahrscheinlich ohne Befruchtung nicht weiterbilden. Danach möchte ich annehmen, dass ursprünglich sehr allgemein in einer Anzahl von Samenanlagen, die gewissermassen als Reserve für den Fall des Ausbleibens der Befruchtung dienten, bei der Entstehung des Embryosackes die Reduktionsteilung unterblieb und die Eizelle einen vegetativen Charakter behielt. Bei Arten mit gesicherter Befruchtung ist von dieser Einrichtung kein Gebrauch mehr gemacht und sie selbst unterdrückt worden, bei andern, bei denen die Befruchtung, etwa infolge von Diklinie oder von übermässig komplizierter Blüteneinrichtung unsicher wurde, ist die Möglichkeit der Parthenogenese gewahrt geblieben und kann nun entweder, wie bei *Thalictrum purpurascens*, nur im Notfalle in die Erscheinung treten, oder endlich, wie bei den übrigen besprochenen Arten, die geschlechtliche Fortpflanzung ganz ersetzen, wenn die Befruchtung unmöglich geworden ist.

Literatur.

- DANGEARD, P. A. Théorie de la sexualité. Le Botaniste, Sér. VI, 1898, p. 261—288.
- DAY, D. F. Parthenogenesis in *Thalictrum Fendleri*. Botanical Gazette, vol. 22, 1896, p. 241.
- GÄRTNER, C. F. Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse. Stuttgart 1844.
- HEGELMAIER, F. Über einen neuen Fall von habitueller Polyembryonie. Ber. der Deutschen Bot. Gesellsch., Bd. 19, 1901, S. 488—499.
- — Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Euphorbia dulcis* Jacq. Daselbst, Bd. 21, 1903, S. 6—19.
- HOWARD, L. O. Smyrna fig culture in the United States. Yearbook of the U. S. Department of Agriculture 1900, Washington 1901, p. 79—106.
- JUEL, H. O. Parthenogenesis bei *Antennaria alpina* R. Br. Botan. Centralblatt, Bd. 74, 1898, S. 369—372.
- — Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. 33, Nr. 5, Stockholm 1900.
- — Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*. Arkiv for Botanik, Bd. 2, Nr. 4, 1904.
- KERNER, A. Parthenogenesis einer angiospermen Pflanze. Sitz.-Ber. der Akad. Wissensch. Wien, Bd. 74, 1876, S. 469.
- — Pflanzenleben. 2. Aufl., Leipzig und Wien, 1896—98.
- LOTSY, J. P. Parthenogenesis bei *Gnetum Ula* Brongn. Flora, Bd. 92, 1903, S. 367—404.
- MURBECK, SV. Om vegetativ embryobildning hos flertalet Alchemiller. Botaniska Notiser, 1897, S. 273—277.

- MURBECK, SV. Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Universitets Årsskrift, Bd. 36, Afd. 2, Nr. 7, 1901.
- NOLL, F. Über Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung (Parthenokarpie) bei der Gurke. Sitz.-Ber. der Niederrhein. Ges. für Natur- und Heilkunde, Bonn 1902.
- OSTENFELD, C. H., og RAUNKIAER, C. Kastreringsforsög med *Hieracium* og andre Cichorieae. Botanisk Tidsskrift, Bd. 25, 1903, S. 409—413.
- OVERTON, J. B. Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens*. Botanical Gazette, vol. 32, 1902, p. 363—375.
- — Über Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. Ber. der Deutschen Bot. Gesellsch., Bd. 22, 1904, S. 274—283.
- RAUNKIAER, C. Kimdannelse uden Befrugtning hos Mælkebøtte (*Taraxacum*). Botanisk Tidsskrift, Bd. 25, 1903, S. 109—139.
- SCHNEGG, H. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gunnera*. Flora, Bd. 90, 1902, S. 161—208.
- SCHRÖDER, CHR. Blütenbiologische Untersuchungen an der Erbse (*Pisum sativum* L.) und der Bohne (*Phaseolus vulgaris* L.). Allg. Zeitschrift für Entomologie, Bd. 6, 1901, S. 1—3.
- SCHWERE, S. Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von *Taraxacum officinale* Web. Flora, Bd. 82, 1896, S. 32—66.
- STRASBURGER, E. Über Polyembryonie. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. 12, 1878, S. 659—682.
- TREUB, M. L'organe femelle et l'embryogénèse dans le *Ficus hirta* Vahl. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, 2. Ser., Vol. 3, p. 124—157.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Kirchner Oskar [Oscar] von

Artikel/Article: [Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. 1083-1097](#)