Über Parthenogenesis und Apogamie

Autor(en): **Ernst, Alfred**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali**

Band (Jahr): **100-2 (1919)**

PDF erstellt am: **30.04.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-90307

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Über Parthenogenesis und Apogamie.

Alfred Ernst (Zürich).

Ausnahmen von Natur*gesetzen,* oder wie der Biologe auf seinem Gebiete vorsichtiger sagen sollte, von Natur*regeln,* haben stets das lebhafteste Interesse erregt. Das ist leicht begreiflich, geben sie doch eines der wichtigsten Mittel an die Hand, die Zuverlässigkeit unserer Vorstellungen zu kontrollieren, unsere Begriffe zu schärfen und neue Fragen zu stellen. Zu diesen Naturregeln, die nicht ohne Ausnahmen geblieben sind, gehört auch diejenige von der Notwendigkeit der Befruchtung für die Erzeugung neuer Lebewesen und für die Erhaltung der Organismen.

Für den sexuellen Fortpflanzungsprozess erzeugen Pflanzen und Tiere in besonderen Organen spezifische Zellen; *Gameten* nennen wir sie in der Vererbungslehre ohne Rücksicht auf ihre morphologische Differenzierung. Aus der Vereinigung von zwei solchen Gameten durch Konjugation oder Befruchtung geht eine *Zygote,* das einzellige Ausgangsstadium eines neuen Individuums, hervor. Diese Vereinigung von Gameten im allgemeinsten Sinne, die Befruchtung von Eizellen speziell bei höher organisierten Pflanzen und Tieren, hat sich nun *nicht in allen Fällen* für unbedingt notwendig erwiesen. Schon im Jahre 1745 hat der Genfer Philosoph und Naturforscher *Charles Bonnet* durch seine mit vorbildlicher Sorgfalt und Ausdauer angestellten „observations sur les pucerons" den Nachweis erbracht, dass bei den Blattläusen ganze Generationen von Individuen ohne jeden Befruchtungsvorgang erzeugt werden. Seine ersten Angaben fanden, so wohl fundamentiert sie waren, zunächst keinen Glauben und als *Bonnet* einen Bericht über seine Entdeckung durch den ihm befreundeten Physiker und Biologen *Réaumur* der Pariser Akademie der Wissenschaften vorlegen liess, äusserte auch diese in ihrem Antwortschreiben Bedenken gegen eine Entdeckung „contraire à une loi dont la généralité avait semblé établie par le concours unanime de tous les faits vus jusqu'alors". Auch nachdem *Bonnets* Beobachtungen als richtig anerkannt waren und ähnliche Ergebnisse anderer Forscher sich anschlossen, ist die

Deutung dieser Befunde für das Sexualitäts- und Befruchtungsproblem noch lange ganz unrichtig versucht worden.

Erst um die Mitte des letzten Jahrhunderts hat der Sexualitätsstreit der Biologen auch nach dieser Richtung eine vorläufige Erledigung erfahren. *Siebold* wies 1856 nach, dass bei der Honigbiene die Königinnen und Arbeiterinnen aus befruchteten, die Männchen oder Drohnen aus unbefruchteten Eiern hervorgehen und dass beim Seidenspinner wenigstens gelegentlich unbefruchtete Eier zur Entwicklung gelangen. Diese Erscheinungen, die eine erneute Bestätigung der 100 Jahre früher gemachten Beobachtungen von *Bonnet* und seinen Zeitgenossen lieferten, nannte *Siebold* nun *Parthenogenesis* und definierte diese als „Fortpflanzung durch wirkliche Weibchen, d. h. mit vollkommen entwickelten jungfräulichen weiblichen Geschlechtsorganen ausgestattete Individuen, welche ohne vorausgegangene Begattung unbefruchtete entwicklungsfähige Eier hervorbringen."

Im gleichen Jahre mit *Siebold* hat der Botaniker *Alexander Braun* bei Pflanzen ähnliche von der Norm abweichende Fortpflanzungsvorgänge beschrieben. Caelebogyne ilicifolia, eine in den Glashäusern der botanischen Gärten damals häufig gehaltene Euphorbiacee, war seit 1829 im Sexualitätsstreit der Botaniker ihrer eigentümlichen Fortpflanzungsverhältnisse wegen häufig genannt worden. *Braun* konnte nun durch sorgfältige Kulturversuche nachweisen, dass an rein weiblichen Stöcken dieser Pflanze, ohne jede Befruchtung, reichlich reife und keimfähige Samen gebildet werden. Diese Samenbildung ohne vorausgegangene Befruchtung nannte er ebenfalls Parthenogenesis und verstand darunter, im Vergleich zur Definition *Siebolds* in recht weiter Fassung, „jede Erzeugung von Keimen ohne Mitwirkung männlicher Elemente bei zweifellos geschlechtlich differenzierten Gewächsen". Zwei Jahrzehnte später wurde von *Strasburger* gezeigt, dass bei Caelebogyne nicht eigentliche Parthenogenesis mit Weiterentwicklung der Eizelle, sondern eine andere Form asexueller Keimbildung, aus Nucelluszellen der Samenanlage, vorliegt. Wirklich spontane Weiterentwicklung von unbefruchteten Eizellen existiert dagegen bei dem zweiten von *Braun* beschriebenen Beispiel der Parthenogenese im Pflanzenreich: bei *Chara crinita*, einer Armleuchterpflanze, die, wie er nachwies, an der grossen Mehrzahl der Standorte ihres weiten Verbreitungsgebietes ausschliesslich in weiblichen Exemplaren vorkommt und

dennoch reichlich keimfähige Sporen zur Reife bringt. Chara crinita ist als Beispiel pflanzlicher Parthenogenese, in gewissem Sinne sogar als einziges Beispiel wahrer Parthenogenesis im Pflanzenreich, bis in die allerletzte Zeit in allen Lehrbüchern der Botanik und der allgemeinen Biologie anerkannt und beschrieben worden.

Seit den Entdeckungen *Siebolds* und *Brauns* hat die Parthenogenesisforschung in Tier- und Pflanzenreich getrennte Wege eingeschlagen und auch zu sehr verschiedenen Resultaten geführt. In der Zoologie haben sich zwei Serien im einzelnen verschiedenartiger, in den Grundzügen aber weitgehende Übereinstimmung zeigender parthenogenetischer Vorgänge feststellen lassen: die Erscheinungen der *natürlichen* und der *künstlichen* Parthenogenese.

In mehreren Klassen des Tierreiches, bei Rädertierchen, niederen Krebsen, bei zahlreichen Insektengruppen ist natürliche Parthenogenese verbreitet. Ihre Bedeutung für die gesamte Fortpflanzung der einzelnen Formen ist dabei eine verschiedene. Bei den Bienen wird, wie schon *Siebold* nachgewiesen hat, das eine *Geschlecht* aus befruchteten, das andere aus unbefruchteten Eiern erzeugt. Eine vom Hochzeitsflug zurückgekehrte Bienenkönigin ist befähigt, während ihres mehrjährigen Wirkens befruchtete und unbefruchtete Eier in einem durch das Bedürfnis des Stockes mehr oder weniger regulierten Zahlenverhältnis zur Ablage zu bringen. Bei Rädertierchen, niederen Krebsen, Blattläusen, Gallwespen usw. wechseln dagegen im Entwicklungszyklus Generationen von ausschliesslich parthenogenetisch erzeugten Individuen mit sexuell entstehenden Generationen miteinander ab. Vom Frühjahr bis zum Spätsommer erzeugen die Weibchen parthenogenetisch entwicklungsfähige Eier, aus denen wieder parthenogenetisch sich fortpflanzende Weibchen entstehen. Erst später im Jahr kommt es zu Eigelegen, aus denen sowohl Männchen wie Weibchen hervorgehen, deren Eier sodann befruchtungsbedürftig sind und im Gegensatz zu den rasch sich entwickelnden parthenogenetischen Sommereiern in der Regel als widerstandsfähige *Wintereier* erst eine längere Ruheperiode durchmachen. Während also bei den Bienen parthenogenetisch und sexuell erzeugte Individuen *neben einander* auftreten, ist hier die Parthenogenesis eine *Saisonerscheinung*. Ihre Bedeutung besteht in der raschen Erzeugung einer grösseren Anzahl von individuenreichen Generationen zur Ausnützung der günstigen Aussenbedingungen. Die Männchen treten bei dieser Art der Fort-

pflanzung, die in der zoologischen Literatur als *Heterogonie* oder *zyklische Parthenogenese* bezeichnet wird, nur in einer oder wenigen Generationen und im Vergleich zur Gesamtzahl der Weibchen in stark reduzierter Zahl auf. In einzelnen Fällen zeichnen sie sich überdies durch geringe Grösse aus und sind daher zum Teil erst spät entdeckt und in ihrer wahren Natur als männliche Individuen (Zwergmännchen) erkannt worden. Vielleicht ist an *solche* Fälle der zyklischen Parthenogenese auch der eine oder andere Fall der sogenannten *konstanten* Parthenogenese oder *Thelytokie* anzuschliessen; einige Würmer werden als Beispiele dafür angeführt, bei denen bis jetzt nur Weibchen beobachtet worden sind und die Reproduktion also völlig ohne Befruchtung erfolgen soll.

Die zyklische Fortpflanzung fehlt, wie übrigens jede andere natürliche Form der asexuellen Vermehrung, bei den Wirbeltieren vollständig. Eine frühere Vermutung, dass Parthenogenese auch bei Wirbeltieren, besonders bei Vögeln, fakultativ vorkomme, hat sich nicht aufrecht halten lassen. Dagegen sind erste Anhaltspunkte dafür vorhanden, dass die Eizellen von Vertretern einzelner Wirbeltier-Klassen, wie diejenigen der niederen Tiere, *künstlich* zu parthenogenetischer Entwicklung veranlasst werden können.

Durch die berühmten Untersuchungen von *Loeb, Delage, Boveri* und anderen Zoologen ist gezeigt worden, dass sorgfältig isolierte Eier von Seeigeln und anderen Echinodermen, von Würmern, Mollusken und einzelnen Wirbeltieren durch verschiedenartige Reize, chemische, thermische und mechanische Einwirkungen, zur Entwicklung angeregt werden können. Das Resultat einer solchen Beeinflussung stimmt aber auch im günstigsten Falle mit demjenigen der Befruchtung nicht völlig überein. Während nach der Vereinigung der beiderlei Gameten — bei Echinodermen, Würmern, Amphibien und Fischen lässt sich die Befruchtung sehr schön in vitro vornehmen — sozusagen *alle* verwendeten Eier in Entwicklung treten und diese ungestört vor sich geht, beschränkt sich nach künstlicher Erregung die Entwicklung auf eine von Fall zu Fall verschiedene, grössere oder kleinere Zahl der verwendeten Eier. Die Entwicklung selbst verläuft vielfach unregelmässig oder kommt früher oder später zum Abschluss. Von Hunderttausenden bei solchen Versuchen künstlich zur Entwicklung angeregten Seeigel-, Seestern- und Froscheiern sind erst wenige Individuen über die ersten Larvenstadien hinaus gediehen und zu ausgewachsenen geschlechtsreifen

Tieren herangezogen worden. Immerhin muss aus diesen Versuchen geschlossen werden, dass *Entwicklungsfähigkeit ohne vorausgehende Befruchtung* den Eiern dieser Tiere ganz allgemein zukommt und dass es wohl ausschliesslich die Mängel der Versuchs- und Kulturmethoden sind, welche bis jetzt das Endergebnis noch allzu ungünstig beeinflussen. Man darf also wohl sagen, dass *ein Effekt* der normalen Befruchtung, die *Entwicklungserregung des Eies,* bei all diesen tierischen Organismen, die ihre Eier frei ablegen, im Experiment durch äussere Einwirkungen hervorgerufen werden kann.

Bei solchen Tieren, deren Eiablage erst *nach* der Befruchtung erfolgt, oder die Junge gebären, sind die Methoden der künstlichen Parthenogenese wohl noch nicht häufig angewendet worden, oder haben bis jetzt offenbar noch nicht zu positiven Resultaten geführt. Das gereicht uns Botanikern zum Trost, wenn wir die wenigen Ergebnisse der Versuche über künstliche Parthenogenese auf botanischem Gebiete mit den glänzenden Erfolgen der Zoologen vergleichen. Bei der grossen Mehrzahl der für solche Versuche überhaupt in Frage kommenden Pflanzen, bei vielen Algen und Pilzen, bei allen Moosen, Pteridophyten und Angiospermen findet nämlich die Befruchtung der Eizellen ebenfalls nicht frei im Aussenmedium, sondern wie bei den gebärenden Tieren im Innern von besonderen Behältern statt. Sie liegen speziell bei den Blütenpflanzen tief in andere Gewebe und Organe eingesenkt, so dass eine Beeinflussung durch die in der zoologischen Technik üblichen und ähnliche Methoden ausserordentlich erschwert oder vielfach ganz ausgeschlossen ist. Immerhin darf gesagt werden, dass die ersten positiven Ergebnisse über künstliche Entwicklungserregung von Gameten im Pflanzenreich zeitlich denjenigen der Zoologen um einige Jahre vorausgegangen sind. Freilich handelt es sich dabei nicht um eibildende (oogame) Pflanzen, sondern um Formen mit morphologisch wenig differenzierten Gameten, sogenannten *Isogameten.* Im Jahre 1896 hat *Klebs* in einer eingehenden Studie über „die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen“ dargelegt, dass die aus ihren Behältern entleerten und frei beweglichen Gameten von Protosiphon, Ulothrix und Draparnaldia auf chemische und photische Reize hin *ohne Kopulation* sich weiter entwickeln. Es ist ihm ferner gelungen, eine ähnliche spontane Weiterentwicklung von Gameten bei Spirogyra auch im Innern ihrer Behälter zu veran-

lassen und anstelle von Zygoten *Parthenosporen* zu erzeugen. Abgesehen von diesen und ähnlichen Resultaten an *isogamen* Pflanzen sind Untersuchungen über künstliche Parthenogenese bei Pflanzen selten und lange ohne bedeutende Ergebnisse geblieben. Erst 1913 hat der Amerikaner *Overton* durch Variation zoologischer Methoden auf isolierte Eier von Fucus deren parthenogenetische Entwicklung veranlassen können und neuestens ist es gelungen, die grossen Eizellen einer Chara innerhalb ihrer Behälter unter strengem Ausschluss jeder Befruchtungsmöglichkeit zur Sporenbildung zu bringen. Wir gehen mit der Annahme wohl nicht fehl, dass bei allen diesen Algen gleich wie bei denjenigen Tieren, für welche die Möglichkeit künstlicher Parthenogenese nachgewiesen worden ist, auch gelegentlich spontane Entwicklung unbefruchteter Eier unter den wechselnden Einflüssen ihrer natürlichen Umgebung (gelegentliche Parthenogenesis) vorkommen wird.

Beispiele von *zyklischer* Parthenogenese haben sich im Pflanzenreich gar nicht, solche von „*konstanter*“ Parthenogenese bei niederen Pflanzen nur in kleiner Anzahl nachweisen lassen. Dagegen haben die Untersuchungen ergeben, dass unter den Pteridophyten Keimbildung ohne Befruchtung häufig und ferner, dass bei den Angiospermen Samenbildung ohne vorausgehende Bestäubung und Befruchtung eine recht verbreitete Erscheinung ist. Embryobildung aus unbefruchteten Eizellen bei einer Angiosperme, Antennaria alpina, wurde 1900 von dem schwedischen Botaniker *Juel* entdeckt. Seither sind entsprechende und ähnliche Fortpflanzungsvorgänge bei einer immer grösser werdenden Anzahl von Vertretern aus verschiedenen Familien der Dikotyledonen und Monokotyledonen nachgewiesen worden. Besonders verbreitet ist diese Fortpflanzungsart bei *Compositen,* ausser bei Antennaria auch bei zahlreichen Arten der Gattungen Eupatorium, Erigeron, Taraxacum, Chondrilla und Hieracium. Die Verhältnisse seien an einem Beispiele klargelegt. Jedermann kennt von diesen Pflanzen zum mindesten Taraxacum officinale, den Löwenzahn.

Mit zahllosen, grossen Blütenköpfen wandelt er jedes Frühjahr unsere Wiesen in leuchtend orangenfarbige Blütenteppiche um. Wer über die Schutz- und Anpassungsvorrichtungen der Blüten zur Ermöglichung der Bestäubung, über die Beziehungen zwischen Insekten und Blumen orientiert ist, wird gerade im Löwenzahn ein frappantes Beispiel solcher Anpassungen sehen: Tagsüber, i. b.

bei direkter Besonnung, sind die Blütenstände geöffnet; sie werden von einer Unzahl von Bienen und anderen Insekten besucht, die in ihnen eine üppige Ernte an Blütenstaub und Honigsaft halten und, wie der Biologe annehmen möchte, durch Übertragung von Pollen auf die Narben der einzelnen Blüten deren Befruchtung und Weiterentwicklung sichern. Bei den letzten Sonnenstrahlen beginnen sich die Köpfchen abends rasch zu schliessen, bleiben über Nacht und bei Regenwetter auch tagsüber geschlossen, um sich erst an den nächsten schönen Tagen wieder zu öffnen. Im geschlossenen Köpfchen findet sodann während einiger Wochen die Frucht- und Samenreife statt, worauf sich die Köpfchen zur Ausstreuung der Früchtchen von neuem ausbreiten. Alle diese „Anpassungserscheinungen", der ganze Öffnungs- und Schliessmechanismus der Blütenstände unter dem Einfluss der Beleuchtung, die Honigsaftausscheidung, die reichliche Pollenbildung sowie der Insektenbesuch, sind nun für die Frucht- und Samenbildung von Taraxacum officinale wenigstens in der Gegenwart, in der Vergangenheit wird es anders gewesen sein, *vollkommen bedeutungslos.* Schneidet man an jungen Blütenständen, bevor der Pollen in den Antheren reif ist, den ganzen oberen Teil der Köpfchen mit den Kronen der einzelnen Blüten, ihren Staubbeuteln und Narben, mit scharfem Messer glatt weg, bindet die verbleibenden Scheiben zur Vermeidung jeder Pollenübertragung in Düten, so findet dennoch Entwicklung der Fruchtknoten zu Früchten mit Ausbildung von keimhaltigen Samen statt. Samen- und Embryobildung erfolgen also völlig spontan ohne den geringsten Bestäubungs- und Befruchtungsreiz und die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung hat gezeigt, dass der Embryo der Samen, wie bei den befruchtungsbedürftigen Pflanzen, aus der Eizelle eines achtkernigen Embryosackes seinen Ursprung nimmt. Das ist nicht nur für den Löwenzahn, sondern zum mindesten für weitere ca. 60 Pflanzenarten aus den Familien der Compositen, Rosaceen, Ranunculaceen usw. in allen Einzelheiten genau nachgewiesen.

Die Untersuchungen haben aber gleichzeitig ergeben, dass die spontan entwicklungsfähigen Eizellen all dieser Pflanzen sich von denjenigen der befruchtungsbedürftigen verwandten Arten in einem wesentlichen Punkte unterscheiden: *in der Chromosomenzahl ihrer Kerne.* Diesem Umstand kommt nun für das Verständnis der ganzen Frage eine grosse Bedeutung zu.

Im Entwicklungsgang eines jeden Organismus findet ein *Kernphasenwechsel* statt. Ein Teil des Entwicklungsganges wird mit einfacher, haploider Chromosomenzahl der Zellkerne, ein anderer mit der verdoppelten, diploiden Zahl zurückgelegt.

Bei den höher organisierten Tieren besteht die haploide Phase ausschliesslich aus den Geschlechtszellen, bei deren Bildung die Chromosomenzahl der Kerne auf die Hälfte reduziert wird. Im Prozesse der Befruchtung vereinigen sich zwei Gameten mit einfacher haploider Zahl zu der diploidkernigen Zygote, während deren Entwicklung die diploide Zahl für das ganze Soma des Tieres beibehalten wird. Im Pflanzenreich liegen die Verhältnisse weniger einheitlich und daher scheinbar komplizierter. Der Kernphasenwechsel ist in der Regel mit einem *Generationswechsel,* dem Wechsel verschieden geformter Entwicklungsstadien oder Generationen, kombiniert. Die eine derselben zeigt die einfache haploide Chromosomenzahl und erzeugt als *Geschlechtspflanze,* Gametophyt, ebenfalls haploidkernige Eizellen und Spermatozoen oder doch wenigstens Spermakerne. Aus deren Verschmelzung geht die diploidkernige Zygote hervor. Sie wächst zur verschieden differenzierten *Sporenpflanze,* dem Sporophyt heran, vermehrt sich durch Sporen, bei deren Bildung aus den Sporenmutterzellen die Reduktion der Chromosomenzahl in Verbindung mit einer Tetradenteilung stattfindet. Bei den Moosen ist die Haupterscheinungsform der haploidkernige Gametophyt, bei den Blütenpflanzen ist dieser auf wenige Zellen reduziert und die Haupterscheinungsform der diploidkernige Sporophyt.

Bei den eben besprochenen Blütenpflanzen nun, bei Antennaria, Taraxacum usw., *unterbleibt der Kernphasenwechsel.* Die Reduktion der Chromosomenzahl bei der Bildung der Sporen fällt aus. Die Zellen des Gametophyten und mit diesen auch die Eizellen behalten die unreduzierte diploide Chromosomenzahl bei. Sie weisen also schon von vornherein diejenige Chromosomenzahl auf, die bei den befruchtungsbedürftigen Pflanzen durch den Verschmelzungsvorgang von Ei- und Spermakern im Zygotenkern zustande kommt, ein Umstand, von dem ohne weiteres anzunehmen war, dass er für die spontane Weiterentwicklung von Eizellen nicht ohne Bedeutung sein werde. Die Frage drängte sich daher auf, ob dieser diploidkernige Zustand der Eizelle typisch sei für die Erscheinung der Parthenogenese überhaupt. Sie veranlasste Untersuchungen über den Reduktionsverlauf bei der Bildung der Geschlechtsprodukte,

speziell der Eizellen, in den Fällen natürlicher und künstlicher Parthenogenese bei Tieren und über die entsprechenden Verhältnisse bei der Sporenbildung der Pflanzen.

Das Gesamtresultat dieser ausserordentlich schwierigen und daher auch kontroversenreichen Untersuchungen ist kurz zusammengefasst wohl das, dass im Tierreich sowohl bei natürlicher wie bei künstlicher Parthenogenesis in den einen Fällen haploid-, in den anderen diploidkernige Eizellen entwicklungsfähig sind. Die Drohnen der Bienen gehen z. B. aus unbefruchteten haploidkernigen Eiern hervor. Die zyklische Parthenogenese bei Insekten dagegen beruht nur ausnahmsweise auf der spontanen Entwicklung haploidkerniger, in der Mehrzahl der Fälle auf derjenigen diploider Eier. Auch bei der künstlichen Parthenogenesis ist die Chromosomenzahl der Eikerne verschieden, haploid oder diploid, je nach dem Stadium der Eireifung, auf welchem der Einfluss äusserer Faktoren einsetzt und jene mehr oder weniger weitgehend modifiziert. Im Pflanzenreich ist gelegentliche natürliche Parthenogenesis am besten denkbar als spontane Weiterentwicklung haploidkerniger Gameten. Haploide Parthenogenesis ist sicher die Folge künstlicher Entwicklungserregung der Gameten von Spirogyra und auch in den angeführten Fällen von Fucus und Chara, für welche die cytologische Untersuchung noch aussteht, zu erwarten.

Bei Angiospermen entstehen die spontan entwicklungsfähigen Eizellen, soweit ihre Cytologie bis jetzt erforscht worden ist, immer ohne Reduktion. Man hat daher diese Fortpflanzungsmodifikation, in Analogie zur Parthenogenesis bei Tieren und niederen Pflanzen, ebenfalls als Parthenogenesis und in Anbetracht der unreduzierten Chromosomenzahl der Eikerne als *somatische* oder *diploide Parthenogenesis* bezeichnet. Dabei ist aber ein wichtiger Unterschied zwischen den Erscheinungen der natürlichen und künstlichen Parthenogenesis in Tier- und Pflanzenreich und den besprochenen Fortpflanzungserscheinungen bei den Angiospermen teils vollständig übersehen, teils viel zu wenig eingeschätzt worden. Im Tierreich ist, von den wenigen und noch ganz ungenügend erforschten Fällen der Thelytokie abgesehen, natürliche Parthenogenesis in ihrer haploiden wie in der diploiden Modifikation ein Fortpflanzungsmodus geschlechtlich differenzierter und auch *geschlechtlich leistungsfähiger* Arten und Individuen. Bei den Bienen ist dasselbe Individuum zur Ablage von parthenogenetisch entwicklungsfähigen wie von befruch-

tungsbedürftigen Eiern befähigt. In Fällen der zyklischen Parthenogenese liefern die Weibchen zeitweise allerdings ausschliesslich auf parthenogenetischem Wege weibliche Nachkommenschaft, sodann aber später direkt oder zum mindesten in der Nachkommenschaft wiederum zur Befruchtung geeignete und nur nach Befruchtung entwicklungsfähige Eier. Auch von den aus künstlicher Entwicklungserregung pflanzlicher und tierischer Eier hervorgegangenen Individuen ist durchaus zu erwarten, dass sie wieder normale, zur Befruchtung geeignete Geschlechtsprodukte liefern werden. Bei Taraxacum, Antennaria und den anderen vermeintlich parthenogenetischen Formen aus den Familien der Compositen, Rosaceen usw. sind aber die sämtlichen Eizellen aller Individuen (bei einigen Vertretern wenigstens die sämtlichen zur autonomen Entwicklung befähigten Eizellen) überhaupt nicht mehr befruchtungsfähig. Es haben diese Pflanzen einen vollkommenen Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung erlitten. Das gleiche ist bei einer Anzahl von Pteridophyten, ferner bei Chara crinita der Fall und vermutlich auch bei einigen weiteren Algen, wie z. B. der Spirogyra mirabilis, für welche bis jetzt konstante, haploide Parthenogenesis angenommen worden ist.

Bei einzelnen dieser Formen ist die *Unfähigkeit der Eizellen zur Befruchtung* oder die *Unmöglichkeit des Befruchtungsvorganges* schon rein äusserlich zu erkennen. Bei Spirogyra mirabilis z. B. unterbleibt die bei den sexuellen Arten der Gattung bekannte leiterförmige Anordnung von Konjugationsfortsätzen zwischen den konjugierenden Zellen parallel gelagerter Fäden. Bei Chara crinita unterbleibt vor der spontanen Sporenbildung das Öffnen der Oogonien, bei den vermeintlich parthenogenetischen Marsilia- und Selaginella-Arten das Auseinanderweichen der Zellreihen des Archegoniumhalses. Auch bei einer Anzahl der genannten Angiospermen sind Eigentümlichkeiten festgestellt worden, welche von vornherein befruchtungserschwerend oder -ausschliessend wirken müssen, wie z. B. das Fehlen eines Griffelkanales, die Abschliessung der Fruchtknotenhöhlung durch widerstandsfähige Gewebeplatten und insbesondere das völlige Fehlen eines Befruchtungsganges an den Samenanlagen. Es liegt also trotz der so verschiedenartigen morphologischen Verhältnisse bei diesen Algen, Pteridophyten und Angiospermen eine durchaus gleichsinnige Reduktion des Fortpflanzungsapparates vor, welche eine normale Befruchtung direkt ausschliesst.

Würden solche Fortpflanzungsanomalien nur bei diözischen Arten vorkommen, so könnten diese in gewissem Sinne als Analoga zur Thelytokie der Zoologen aufgefasst werden. Der Umstand aber, dass sie bei monözischen Pflanzen fast ebenso häufig vorkommen wie bei Diözisten, aber trotz des Vorhandenseins der männlichen Elemente Befruchtung weder notwendig ist noch erfolgt, zeigt, dass hier eine besondere, von der Parthenogenesis verschiedene Form der Fortpflanzung vorliegt. Parthenogenesis bedeutet einen fakultativen, nur für die Erzeugung einzelner Individuen oder Generationen geltenden Verzicht auf geschlechtliche Vermischung, *fakultative Apomixis.* Bei den genannten Pflanzen dagegen liegt *völliger* Verlust der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung, *obligate Apomixis,* vor. Man hat die spezielle Form dieses Geschlechtsverlustes in Anlehnung an eine andere asexuelle Fortpflanzung, die 1878 von *de Bary* bei einzelnen Farnen festgestellt worden ist, als *Apogamie* bezeichnet und durch den Zusatz *Ovo*-Apogamie oder *ovogene* Apogamie angedeutet, dass in diesen Fällen die apogame Embryobildung von Eizellen ausgeht.

Gewiss ist nicht zu verkennen, dass die ovogene Apogamie in ihrem Verlauf und speziell in den Vorgängen der Eibildung mehrfache Berührungspunkte speziell mit der diploiden Parthenogenesis aufweist. Diese ist aber, soweit bekannt, in keinem einzigen Falle mit einer Funktionsstörung der männlichen Organe, der Sterilität männlicher Individuen oder mit dem erblichen Verlust der Erzeugung männlicher Nachkommen verknüpft. Das Merkmal des *völligen Zeugungsverlustes* ist dagegen typisch für jede Erscheinung der Apogamie und unterscheidend von wahrer Parthenogenesis. Demgemäss ist diese zu definieren als „*die spontane oder durch äussere Einflüsse induzierte Entwicklung von Gameten (insbesondere von Eizellen) sexuell differenzierter und sexuell funktionsfähiger Pflanzen- und Tierarten*“. *Ovo-Apogamie dagegen ist eine mit Verlust der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung und dem Ausfall des Kernphasenwechsels verbundene obligat apomiktische Vermehrung aus Eizellen.*

Die Erscheinung der ovogenen Apogamie ist durch zahlreiche Übergänge mit anderen Formen obligat vegetativer Vermehrung im Pflanzenreich verbunden, die im Tierreich fehlen. Es ist daher zu erwarten, dass sie auch hinsichtlich ihrer *Entstehung* eher mit diesen Formen der obligaten Apomixis als mit den Erscheinungen

der künstlichen und natürlichen haploiden wie diploiden Parthenogenesis zu vergleichen sein wird. Für diese liegen, wie schon aus den bisherigen Ausführungen hervorgegangen sein dürfte, Voraussetzungen und Bedingungen für den Eintritt, wie auch die Bedeutung der Erscheinung selbst, verhältnismässig klar. Über die Ursache und die Bedingungen der Entstehung von Apogamie und ähnlichen Formen obligater Apomixis als Ersatz für zweigeschlechtliche Fortpflanzung sind dagegen seit ihrer Entdeckung im Jahre 1900 eine ganze Anzahl von Vermutungen und Hypothesen geäussert worden, von denen sich bis jetzt keine allgemeinere Anerkennung zu erwerben vermochte. Solange die ovogene Apogamie als eine Form der Parthenogenesis gehalten wurde, war die Annahme besonders naheliegend, dass sie als *obligate* Parthenogenesis allmählich aus der *fakultativen* Parthenogenesis hervorgegangen und wie diese durch *Geschlechtstrennung* begünstigt worden sei. Beweise für die Richtigkeit dieser Annahme, ebenso für die andere, dass ihrem Eintritt Störungen in der Entwicklung der männlichen Sexualorgane und Sexualzellen vorausgegangen seien, aus denen sich dann die Notwendigkeit einer autonomen Eientwicklung ergeben hätte, haben sich nicht erbringen lassen. Im Gegenteil sprechen Naturbeobachtung und neuerdings auch Experimente gegen diese Auffassung. Von zahlreichen diözischen Pflanzen, auch von ausdauernden mit vieljähriger Lebenszeit, wie z. B. Cycas, sind weibliche Exemplare vollkommen isoliert gefunden worden, ohne dass die Jahr für Jahr ausbleibende Möglichkeit zur Bestäubung und Befruchtung von irgend welchem Einfluss auf das Schicksal der Blüten und zum Anlass für irgend welche Form der befruchtungsfreien Frucht-, Samen- oder Keimbildung geworden wäre. Das Verhalten der diözischen Elodea canadensis in Europa zeigt, dass selbst eine zirka 75jährige Isolierung weiblicher Individuen absolut keine Neigung zu Parthenogenesis hervorzurufen braucht. Elodea canadensis ist nämlich im Jahre 1836 ausschliesslich in weiblichen Exemplaren aus Amerika in Europa eingeschleppt worden, hat seither dank ihrer ungewöhnlich starken vegetativen Vermehrung fast die sämtlichen europäischen Gewässer besiedelt, ohne je zur Samenbildung zu kommen. Die Fähigkeit dazu ist ihr aber trotz dieser aufgezwungenen Sterilität keineswegs verloren gegangen. Die Blüten der alten europäischen Weibchen werden, wie *Strasburger* 1910 feststellte, durch den Pollen der aus Amerika importierten

Männchen normal bestäubt und ergeben, wenn auch gegenüber den amerikanischen Weibchen zunächst noch eine spärliche, in jeder anderen Beziehung aber durchaus normale Frucht- und Samenbildung.

Als Ursache für das Verschwinden der männlichen Individuen bei ursprünglich diözischen Apogamen, sowie für die Störungen in der Entwicklung der männlichen Organe und Zellen monözischer Pflanzen mit Ovo-Apogamie, und damit indirekt als Ursache der letzteren selbst, hat man vielfach *Einflüsse der Aussenwelt* und namentlich Änderungen der äusseren Faktoren in Anspruch nehmen wollen. Auch hierfür haben sich bis jetzt Beweise nicht erbringen lassen.

Ungünstige Lebensverhältnisse an den Grenzen der natürlichen Verbreitungsgebiete einer Pflanzenart, in arktischen Gebieten, im Hochgebirge usw. können vorübergehende Sterilität zur Folge haben. Ebenso ist diese häufig bei eingebürgerten exotischen Arten, ferner bei zahlreichen Kulturpflanzen. Sichergestellt ist aber in all diesen Fällen nur der Eintritt *individueller* Sterilität unter dem Wechsel der äusseren Bedingungen. Noch für keine einzige dieser Pflanzen ist dagegen der Beweis erbracht, dass durch die Kultur, durch die ungünstigen Lebensbedingungen ihrer Umgebung, vorher normal sexuelle Individuen plötzlich oder allmählich durch Steigerung einer anfänglich partiellen Sterilität zu völliger und obligater Sterilität, zu Apogamie oder irgend einer anderen Form apomiktischer Vermehrung übergegangen seien. Einen ähnlichen, nur *vorübergehenden* Effekt haben, soweit sich bis jetzt übersehen lässt, in Pflanzen- und Tierreich auch *parasitäre* Einwirkungen. Die Sterilität unter dem Einfluss von Parasiten, die sogenannte *parasitäre Kastration,* bleibt ebenfalls temporär. Sind die Sterilität hervorrufenden Parasiten abgestorben oder werden sie operativ entfernt, so können sich sowohl die fehlenden sexuellen Charaktere, wie auch die Geschlechtstätigkeit wieder ungestört entfalten. Auch sonst zeigt die Durchsicht der biologischen Literatur, dass durch Änderungen der äusseren Faktoren allein in keinem einzigen Falle eine dauernde Abänderung einer Fortpflanzungsform, noch viel weniger eine so eigentümliche Erscheinung wie die ovogene Apogamie, sich neu entwickelt hätte.

In gleich negativem Sinne sind auch die in dieser Richtung angestellten experimentellen Untersuchungen ausgefallen. Sie zeigen,

dass z. B. der Wechsel zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, wie er bei Algen und Pilzen häufig ist, nicht völlig unterdrückt werden kann und ebenso, dass die mit Befruchtung abwechselnde parthenogenetische Erzeugung von Generationen bei Heterogonie im Tierreich durch Modifikation der Lebensverhältnisse nicht dauernd umgestimmt, nicht in obligate und ausschliessliche Parthenogenesis umgewandelt wird.

Zunächst für verschiedene Algen und Pilze, später auch für einzelne Blütenpflanzen und Farne sind die besonderen Bedingungen der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung und der ungeschlechtlichen Vermehrung eingehend erforscht worden. Dies hat die Möglichkeit gegeben, jene Algen und Pilze über eine grössere Anzahl von Generationen hin sich rein ungeschlechtlich vermehren zu lassen und die betreffenden Blütenpflanzen weit über eine gewöhnliche Vegetationsdauer hinaus in rein vegetativem Zustande zu erhalten. In keinem Falle aber ist eine definitive Änderung der Fortpflanzungsverhältnisse erreicht worden. Mit der Abänderung der für die ungeschlechtliche Vermehrung optimalen Bedingungen trat auch wieder eine Rückkehr zur zweigeschlechtlichen Fortpflanzung ein.

Noch viel weniger als bei Pflanzen ist bis jetzt bei Tieren auf künstlichem Wege eine dauernde Ausschaltung der sexuellen Fortpflanzung möglich geworden, auch nicht bei solchen mit zyklischer Parthenogenese. Gerade aus jüngster Zeit liegen Untersuchungen vor, welche erneut die Möglichkeit einer Beeinflussung des Fortpflanzungswechsels beim Wasserfloh, Daphnia pulex, prüften. Entsprechend den Ergebnissen früherer Untersuchungen haben diese von *M. A. van Herwerden* über die Dauer von zehn Jahren durchgeführten Untersuchungen wiederum ergeben, dass für die Cladoceren ein bestimmter Entwicklungszyklus existiert und mit grosser Zähigkeit festgehalten wird: parthenogenetische Fortpflanzung vom Frühjahr bis zum Herbst, Dauereierbildung nach Befruchtung im Spätherbst. Eine völlige Ausschaltung der am natürlichen Standorte die sexuelle Fortpflanzung veranlassenden ungünstigen Faktoren hat auch nach einer Dauer von acht Jahren nicht vermocht, die periodische Wiederkehr der Sexualität zu unterdrücken. Von irgend welchen rasch erfolgenden Veränderungen der Fortpflanzungsverhältnisse kann also auch hier nicht die Rede sein.

Wir sehen also, dass *weder in der Natur, noch im Experiment* bis jetzt Entstehung dauernder Sterilität oder eine dauernde

Abänderung des Fortpflanzungsmodus irgend einer Pflanzen- oder Tierrasse unter dem Einfluss veränderter Aussenbedingungen festgestellt werden konnte. Die Annahme, dass Apogamie mit asexueller ovogener Embryobildung in den verschiedensten Abteilungen des Pflanzenreiches unter dem Einfluss abgeänderter Lebensbedingungen *allmählich* entstanden sei, ist ohne jede Beobachtungsgrundlage.

Die Resultate der neueren experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre machen eine andere Annahme viel wahrscheinlicher, nämlich die, dass Änderungen in den Fortpflanzungsvorgängen, wie alle anderen Qualitätsänderungen, nicht allmählich, sondern *plötzlich* auftreten. Über solche plötzliche Änderungen an pflanzlichen und tierischen Organismen — als *sports, heterogenetische Abweichungen, Mutationen, Allogonien* sind sie sukzessive bezeichnet worden — ist bekanntlich in den letzten anderthalb Jahrzehnten eine umfangreiche Literatur entstanden. Dass ovogene Apogamie und ähnliche Fortpflanzungsanomalien plötzlich an die Stelle normaler Amphimixis treten können, haben speziell Untersuchungen an der schon erwähnten Chara crinita sehr wahrscheinlich gemacht. An einer grossen Zahl von Standorten vom nördlichen Schweden bis nach Tunis, von Portugal bis zur Kaspisee sind von dieser Alge im letzten Jahrhundert ausschliesslich weibliche, sich durch unbefruchtete Sporen fortpflanzende Individuen gesammelt worden. Nur an sechs Standorten wurden im Laufe dieser Zeit neben weiblichen auch männliche Exemplare gefunden. So schien gerade für diese Pflanze die Annahme sehr viel Berechtigung zu haben, dass der Übergang von Amphimixis zur Sporenbildung aus unbefruchteten Eizellen mit dem Verlust der männlichen Individuen, vielleicht als einer Folge der Ungunst äusserer Verhältnisse, in engstem Zusammenhang stehe. Diese Folgerung hat sich als gänzlich unrichtig erwiesen. Mehrjährige Kulturversuche mit Pflanzen von einem solchen Standorte mit weiblichen und männlichen Pflanzen — einem Pusstateich in der Nähe von Budapest — haben nämlich zu dem Resultat geführt, dass Chara crinita gewissermassen *zwei Rassen weiblicher Pflanzen* aufweist. Die Oogonien der einen bilden nur nach Befruchtung Sporen, Zygoten; diejenigen der anderen erzeugen Sporen ohne Befruchtung. Ihre Eizellen sind, wie sich weiter gezeigt hat, auch bei Anwesenheit normaler männlicher Pflanzen und frei schwärmender Spermatozoiden nicht mehr befruchtungsfähig.

Aus den „Parthenosporen“ gehen immer wieder parthenosporenbildende Weibchen, aus den Zygoten dagegen im Verhältnis von zirka 110 : 100 männliche und weibliche befruchtungsbedürftige Pflanzen hervor.

An der grossen Mehrzahl der jetzigen Standorte von Chara crinita kommt nur die apogame Rasse vor, im erwähnten Pusstateich bei Budapest apogame Individuen nebst männlichen und weiblichen Individuen der befruchtungsfähigen und befruchtungsbedürftigen Rasse. Übergänge zwischen den zwei Typen weiblicher Individuen, also Individuen, deren Oogonien zum Teil befruchtungsbedürftig, zum Teil apogam entwicklungsfähig sind, konnten trotz eingehenden Suchens nicht gefunden werden. Es muss also die apogame Form, sofern sie an diesem Standorte selbst entstanden ist, plötzlich aus der befruchtungsbedürftigen hervorgegangen sein. Für diese plötzliche Entstehung, die sich natürlich im Laufe der Zeiten an verschiedenen Standorten vollzogen haben wird, die jetzt nur noch die apogame Rasse aufweisen, spricht vor allem der Umstand, dass sich die beiden Typen weiblicher Individuen ganz wesentlich in der Chromosomenzahl ihrer Kerne unterscheiden. Chara crinita männlich und weiblich befruchtungsbedürftig hat in allen ihren Organen Kerne mit der Chromosomenzahl 12. Nur ihre Zygotenkerne, die aus der Verschmelzung eines Sperma- und eines Eikernes mit je 12 Chromosomen hervorgehen, weisen die diploide Anzahl von 24 Chromosomen auf. Diese diploide Zahl findet sich nun in allen Zellen der apogamen Rasse vor. Nun liegt gewiss nichts ferner als die Annahme, dass die diploide Rasse aus der haploiden durch allmähliche Steigerung der Chromosomenzahl entstanden sei. Nach allem, was wir über Veränderung der Chromosomenzahlen bei pflanzlichen und tierischen Organismen wissen, erscheint es fast selbstverständlich, dass hier das Resultat einer *einmaligen Chromosomenverdoppelung* vorliegt. Man kann sich über den Zeitpunkt und die Bedingungen für das Zustandekommen dieser fundamentalen Änderung verschiedene Vorstellungen machen. Am aussichtsreichsten erscheint von den denkbaren Möglichkeiten, in Hinsicht auf die mit der Chromosomenverdoppelung hier einhergehende Änderung in der Art der Fortpflanzung, *das Ausbleiben der Reduktionsteilung bei der Teilung von Zygoten,* die *nicht* aus einer *normalen,* sondern aus einer *artfremden* Befruchtung hervorgegangen sind. Das führt zur Auffassung der diploiden und ovo-

apogamen Chara crinita als eines *Artbastardes.* Diese Annahme mag in Anbetracht der noch verschwindend geringen Kenntnisse über Bastardbildung bei niederen Pflanzen ausserordentlich gewagt erscheinen. Ihre Begründung findet sie aber in den Ergebnissen zahlreicher Untersuchungen bei Pteridophyten und Angiospermen.

Hier finden wir ovogene Apogamie und andere Abweichungen vom normalen Fortpflanzungsverlauf mit diploider, tri- und tetraploider Chromosomenzahl gerade in solchen Verwandtschaftskreisen vor, deren Arten und Rassen sich ganz allgemein durch auffallend starke Differenzen in der Chromosomenzahl auszeichnen und überdies durch die Leichtigkeit der Bastardbildung und durch das Vorkommen zahlreicher natürlicher Bastarde bekannt sind. Innerhalb der Gattungen Selaginella und Marsilia, bei verschiedenen Polypodiaceen und anderen Farnen, unter den Blütenpflanzen bei Hieracium, Taraxacum, Alchemilla, Rubus usw. sind ovogene Apogamie und andere Fortpflanzungsanomalien typisch für zahlreiche Kleinarten, Subspezies und Rassen, von denen sehr wohl angenommen werden kann, dass sie durch Kreuzung aus wenigen Haupttypen hervorgegangen sind.

Für den hybriden Ursprung apogamer Spezies und Rassen spricht ausser ihrer häufigen Zugehörigkeit zu hybridenreichen Verwandtschaftskreisen auch ihre morphologische und physiologische Übereinstimmung mit fertilen und besonders mit sterilen Bastarden. Sie zeigen wie diese vielfach die Erscheinungen der *Luxuration,* der üppigen vegetativen Entwicklung, die nicht selten auch mit einer ausgeprägten Anpassungsfähigkeit an verschiedenartige Aussenbedingungen einhergeht. Einzelne apogame Arten, z. B. innerhalb der Gattungen Hieracium und Taraxacum, verdanken der Üppigkeit der vegetativen Entwicklung, der Leichtigkeit der vegetativen Vermehrung und im besonderen ihrer ausserordentlich reichlichen und von der Witterung sozusagen unabhängigen Frucht- und Samenbildung ihre ungeheure Verbreitung und Individuenzahl.

Die Annahme eines hybriden Ursprunges der obligat apogamen Angiospermen lässt auch besser als jede bisherige Hypothese begreiflich erscheinen, dass mit der ungestörten oder sogar geförderten vegetativen Entwicklung trotz des Geschlechtsverlustes keine Reduktion in der Ausbildung des Schauapparates und anderer Anlockungsmittel der Blüten stattgefunden hat und ebenso, dass die völlig nutzlos gewordenen Schliessbewegungen der Blütenstände,

die Farbe und Form der Blüten, die Ausbildung reichlichen Pollens und sogar von Nektar, erhalten geblieben sind. Viel leichter als durch die Annahme eines allmählich eingetretenen Verlustes der normalen Amphimixis, der sicherlich nicht ohne starke Rückbildung der Blüten und des Blütenstandes erfolgt wäre, sind alle diese Relikte der Amphimixis durch die Hypothese einer plötzlichen durch die Kreuzung bewirkten Abweichung in der Embryosack- und Embryoentwicklung zu erklären.

Sehr weitgehend sind sodann die Übereinstimmungen, die durch die *zytologische* Forschung zwischen sterilen Bastarden und Apogamen festgestellt worden sind. Apogame Arten und Rassen zeigen dieselben Anomalien in der Ausbildung der männlichen Sporen und Geschlechtszellen, welche auch längst bei partiell und völlig sterilen Bastarden gefunden wurden. Ebenso weisen die mehr oder weniger zahlreichen, nicht zur Entwicklung kommenden Samenanlagen der Apogamen dieselben Hemmungsbildungen und Degenerationen auf, welche bei den sterilen Bastarden zur Beobachtung gelangen. Mehrfach ist ferner festgestellt worden, dass Bastarde oder Nachkommen von Bastarden im Vergleich zu ihren Eltern ebenfalls abgeänderte, zum Teil wieder verdoppelte Chromosomenzahlen aufweisen. Für einige Fälle partieller und obligater Apogamie in der Gattung Hieracium kann hybrider Ursprung schon nahezu für erwiesen gelten und bei einem experimentell erzeugten Bastard, Primula Kewensis, ist eine Form der Apogamie ausserordentlich wahrscheinlich gemacht worden.

Andere Fortpflanzungsanomalien, die vom vergleichend morphologischen Standpunkte aus eine lückenlose Reduktionsreihe von Embryobildung aus Eizellen bis zum Verlust jeden Restes der früheren amphimiktischen Fortpflanzung bilden, verbinden die ovogene Apogamie der Pteridophyten und Angiospermen mit vollkommener Sterilität und ausschliesslicher vegetativer Vermehrung. Bei den Angiospermen speziell führt diese Reihe von der ovogenen Apogamie über die Erscheinungen der somatischen Apogamie, der Aposporie, Nucellarembryonie und Parthenokarpie zum völligen Verlust der Frucht- und Samenbildung, also zu *totaler* Sterilität. Die letzten Glieder dieser Reihe: Fruchtbildung mit spärlicher Samenerzeugung, Parthenokarpie (Ausbildung von Früchten ohne keimfähige Samen), völliger Verlust der Frucht- und Samenbildung und Unfähigkeit zur Blütenbildung bei zum Teil üppiger vegetativer

Entwicklung, gehen in der Natur wie im Experiment verhältnismässig häufig aus Kreuzungen hervor. Mit den Anomalien der im Experiment erhaltenen Bastarde stimmen diejenigen natürlicher Formen und vieler Kulturpflanzen überein, deren Ursprung uns zurzeit noch unbekannt ist. Die Wahrscheinlichkeit ist sehr gross, dass auch sie hybriden Ursprunges sind und *dass alle dauernden, von Generation zu Generation sich erhaltenden Abweichungen von der Norm des Fortpflanzungsvorganges einer Pflanzengruppe immer durch Kreuzungsvorgänge in der Ascendenz ausgelöst worden sind.*

Ein nicht unbeträchtlicher Teil der uns umgebenden Pflanzenwelt weist solche Fortpflanzungsanomalien auf. Für sie alle wird hybrider Ursprung ausserordentlich wahrscheinlich, sobald es gelingt, den Nachweis zu erbringen, dass ovogene Apogamie, das der normalen Fortpflanzung durch Amphimixis am nächsten kommende erste Glied der erwähnten Reduktionsreihe, durch Kreuzung sexueller Arten experimentell hervorzurufen ist. Die Erreichung dieses Zieles wird langdauernde und umfangreiche Kreuzungsstudien in verschiedenen Pflanzengruppen notwendig machen. Nach den Erfahrungen der letzten Jahre werden positive Resultate am ehesten von Kreuzungen zwischen Individuen stark verschiedener Arten *(heterogene Kreuzungen* der Zoologen) zu erwarten sein. Es mehren sich ferner die Anzeichen dafür, dass einzelne dieser heterogenen Kreuzungen jedenfalls nur ausnahmsweise unter besonderen Kombinationen der äusseren Bedingungen erfolgreich sind. Ferner hat sich ergeben, dass aus solchen ungewöhnlichen und selten eintretenden Kreuzungsvorgängen verschiedene Typen von Nachkommen hervorgehen können, die sich, wie z. B. die sterile und die samenbildende Primula Kewensis, in der Chromosomenzahl der Kerne und im Verlauf der Fortpflanzungsvorgänge voneinander und von den gemeinschaftlichen Eltern unterscheiden. Das durch die Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamie der experimentellen Forschung gesteckte Ziel ist also nur durch grosse Ausdauer, viel Geschick und glückliche Wahl des Versuchsmaterials zu erreichen. Ein Erfolg dürfte für die Lösung von Grundfragen auf dem Gebiete der Biologie bedeutungsvoll werden.

Experimentelle Erzeugung konstanter Apogamie wird einen ersten, in jeder Beziehung unanfechtbaren Beweis dafür geben, dass die aus Kreuzungen hervorgehenden *neuen* Formen nicht nur durch

Neukombination der elterlichen Merkmale entstehen, sondern auch *wirkliche Qualitätsänderungen* aufweisen können. Damit würde die Bedeutung des aufgeworfenen Problems weit über den engeren Rahmen der Fortpflanzungslehre hinaus auf das grosse Gebiet der Abstammungslehre ausgedehnt. Seine Lösung würde die Anerkennung und Ausbreitung der sich nur langsam bahnbrechenden Ansicht beschleunigen, dass der Vorgang der Kreuzung, der zurzeit in seiner Bedeutung für die Artbildung von den meisten Vererbungsforschern noch sehr gering eingeschätzt wird, in Wirklichkeit ein wichtiger, vielleicht der *grundlegende* Faktor für die organische Entwicklung und damit für das ganze Entwicklungs- und Abstammungsproblem ist.

Von der viel angegriffenen Transformations- und Selektionslehre *Darwins* ist der Nachweis gültig geblieben, dass die Natur unter den neu auftretenden Formen jedes Formenkreises eine *Auslese* trifft. Die Mutationstheorie von *de Vries* hat bewiesen, dass die der Selektion unterliegenden neuen Formen *nicht allmählich*, sondern *plötzlich* aus vorhandenen entstehen. Eine künftige Bastardtheorie wird uns vielleicht auf den Weg führen zur Erkenntnis der Ursachen und der Bedingungen für die *Entstehung* neuer organischer Formen.

Literatur.

Ernst, Alfred, Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre. 665 Seiten, 172 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. Jena. Gustav Fischer. 1918.

Herwerden, M. A. van, Untersuchungen über die parthenogenetische und geschlechtliche Fortpflanzung von Daphnia pulex. Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. II. Sect. Deel XX. Nr. 3. 1918.

Holmgren, J., Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen Erigeron und Eupatorium. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Bd. 59. Nr. 7. 1919.

Pellew, C., and F. M. *Durham,* The genetic behaviour of the hybrid Primula Kewensis, and its allies. Journ. of Genetics. Vol. 5. S. 159—182. 7 Taf. 1916.

Rosenberg, O., Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in Hieracium. Svensk Botanisk Tidskrift. Vol. 11. S. 145—206. 1917.

Winge, O., The chromosomes, their numbers and general importance. Comptes-Rendus des travaux du Laboratoire de Carlsberg. Vol. 13. S. 131—275. 1 Tafel, 46 Textfiguren. 1917.