Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 53 (1943)

Artikel: Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln der Auricomus-Gruppe

Autor: Häfliger, Ernst

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-37680

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln der Auricomus-Gruppe.

Von *Ernst Häfliger*.

(Aus dem Institut für spezielle Botanik
der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich.)

Eingegangen am 5. Mai 1943.

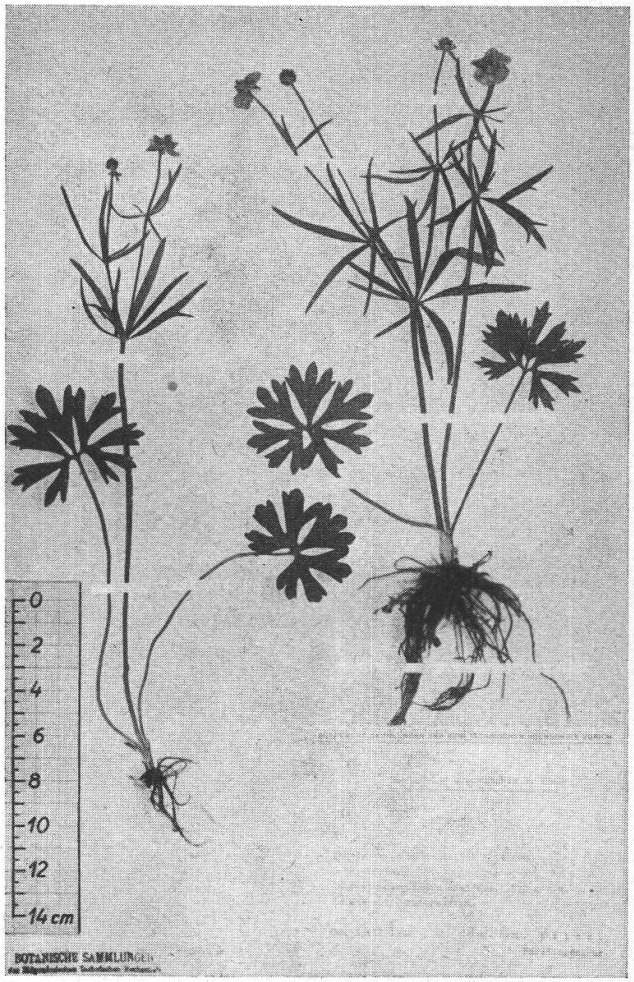
Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 318
A. Material und Methoden 321
B. Embryologisch-zytologische Untersuchungen 324
1. Die somatischen Chromosomen 324
2. Die Entwicklung des männlichen Gametophyten 327
a) Tapetenzellen 327
b) Sporogenese 328
c) Das Verhalten des generativen Kernes 332
3. Der Pollen 335
a) Das Pollenbild 335
b) Beziehungen zwischen Pollenbild und Meiose 345
c) Beziehungen zwischen Pollen- und Chromosomenbild 346
d) Pollenkeimung 347
4. Die Entwicklung des weiblichen Gametophyten 349
5. Endosperm- und Embryoentwicklung 354
a) Kastrations- und Bestäubungsversuche 355
b) Der Embryosack in bestäubten und unbestäubten Blüten . . . 356
c) Die Bildung des Endosperms 359
d) Die Entwicklung des Embryos 462
e) Wuchsstoffversuche 364
C. Besprechung der Ergebnisse 365
1 Pseudogamie bei Angiospermen 365
2. Die Artbildung bei *Ran. auricomus* 370
D. Nomenklatur 373
E. Zusammenfassung 378
Literaturverzeichnis 379

Einleitung.

Der Formenkreis von *Ranunculus auricomus* L. i. w. S. ist den Systematikern schon lange als polymorphe Gruppe bekannt. Die meisten Forscher haben eine in ihrem Gebiet häufige Form als den echten *Ran. auri-*

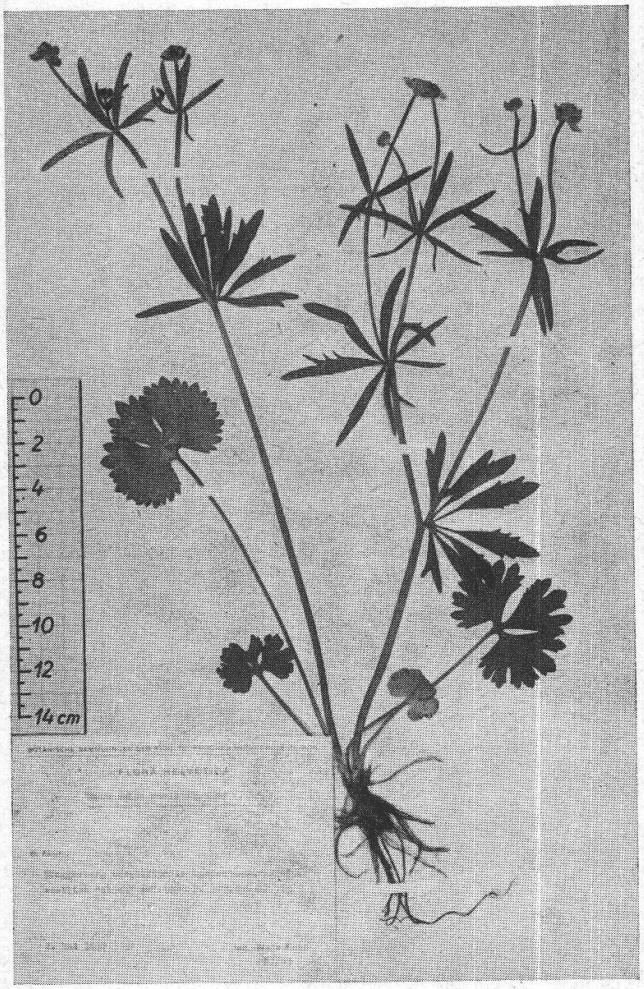


Figur 1.
Ran. argoviensis W. Koch. (n. Koch, 1939.)

comus L. bezeichnet und einige davon abweichende Formen als Varietäten — aber oft ungenügend — diagnostiziert. Viele wurden auch als rezente Bastarde zwischen *Ran. auricomus* L. und *Ran. cassubicus* L. oder einer andern nah verwandten Art angesehen.

Anfangs der 30er Jahre hat Herr Prof. Walo Koch am Institut für spezielle Botanik der ETH in Zürich die absolute Konstanz der ihm damals bekannten schweizerischen Vertreter der *Auricomus*-Gruppe nachgewiesen. Die vergleichenden Untersuchungen führten zur Ver-

mutung, daß hier eine hybridogene Reihe zwischen zwei morphologischen Extremen vorliege, und der Versuch lag nahe, durch Kreuzbestäubung solche Zwischenformen zu synthetisieren (Koch 1933). Dabei stellte es sich heraus, daß nur nach Bestäubung Samen gebildet werden, daß aber sämtliche Nachkommen — auch bei reziproken Kreu-



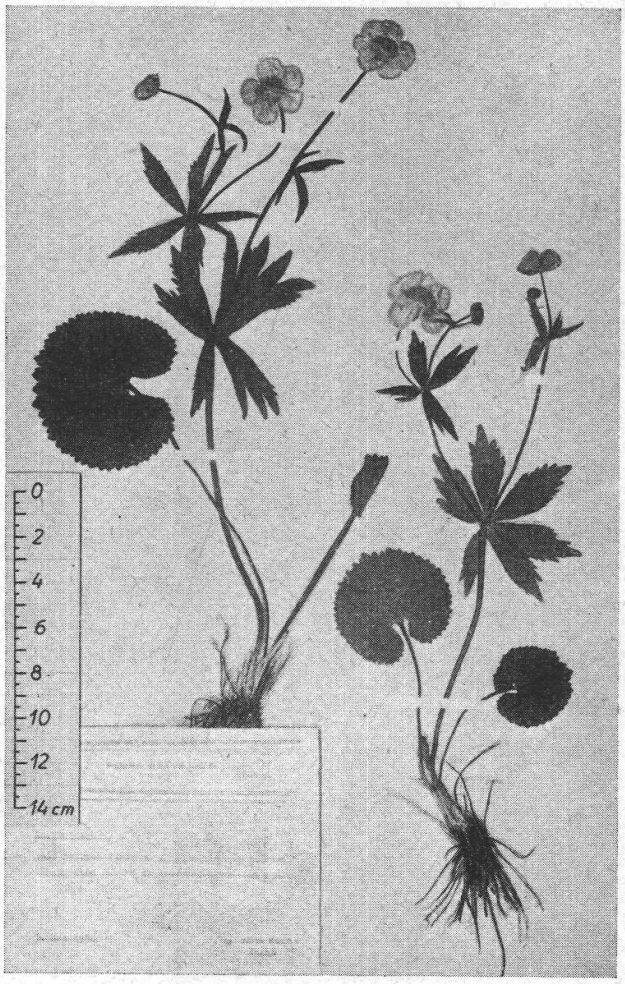
Figur 2.
Ran. stricticaulis W. Koch. (n. Koch, 1939.)

zungen — absolut metromorph sind und daß diese auch in der F_2-Generation nicht aufspalten.

Zur gleichen Zeit machte die russische Forscherin Rozanova (1932), die ebenfalls einen Bastard synthetisieren wollte, mit russischem Material die gleiche Feststellung.

In beiden Fällen wurde Pseudogamie vermutet; der Beweis dafür mußte aber erst auf embryologisch-zytologischem Wege erbracht werden. Diese Aufgabe wurde mir von Herrn Prof. Dr. Walo Koch im Frühling 1939 gestellt, wofür ich ihm hier meinen besten Dank ausspreche.

Die Problemstellung hat sich folgendermaßen gestaltet: Als Grundlage für alle entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen mußten die zytologischen Verhältnisse aufgeklärt werden. In erster Linie mußten die Chromosomenzahlen von sämtlichen untersuchten Arten ermittelt werden. Dann galt es festzustellen, welche Typen von Apogamie hier

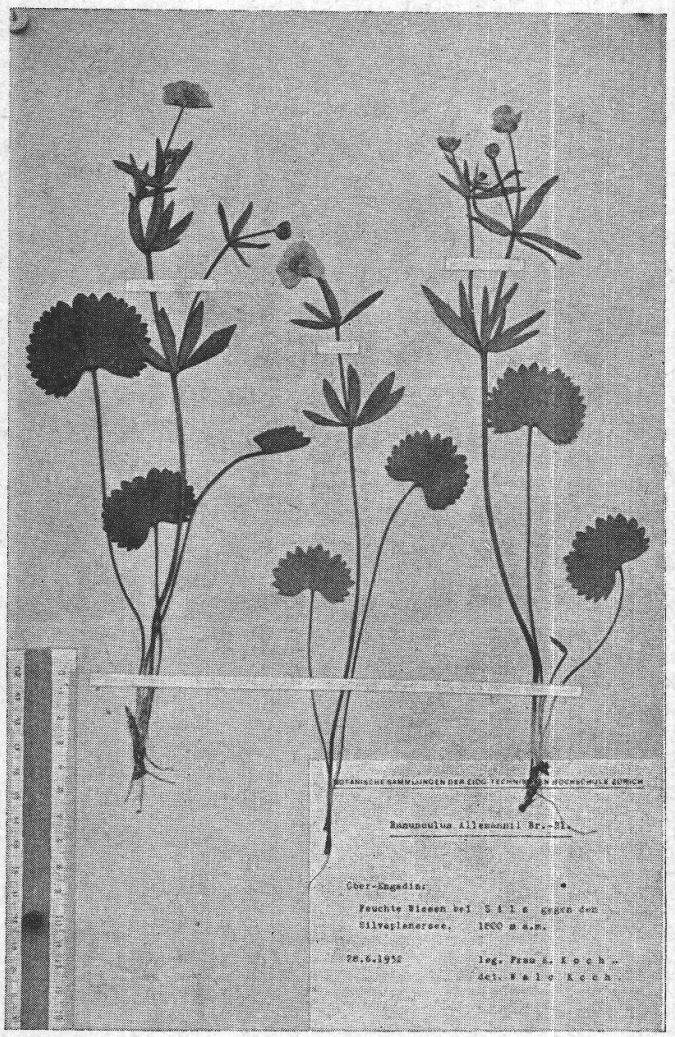


Figur 3.
Ran. cassubicifolius W. Koch. (n. Koch, 1939.)

vorliegen, wie der weibliche Gametophyt entsteht, welche Zelle bzw. welcher Zellkomplex sich zum Embryo entwickelt. Drittens mußten Untersuchungen der Pollenbildung Aufschluß geben über den wechselnden Grad der Mischkörnigkeit bei den einzelnen Arten. Hier wurden auch statistische Pollenmessungen verwertet. Schließlich interessierte die Frage nach der Funktion des Pollens bei der Samenbildung.

Diese Arbeiten wurden am Institut für spezielle Botanik der ETH in Zürich ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinen sehr

verehrten Lehrern, den Herren Professoren Dr. E. Gäumann und Dr. Walo Koch, für das Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten, den herzlichsten Dank auszusprechen. Ferner danke ich Herrn Prof. Dr. Kobel, Frl. Dr. Schaeffer und Herrn Dr. C. Heusser für manche praktischen Ratschläge und Herrn O. Riethmann, Ober-



Figur 4.
Ran. Allemannii Br.-Bl. (n. Koch, 1933.)

gärtner, für die Pflege der Versuchspflanzen während meiner Abwesenheit infolge Militärdienstes.

A. Material und Methoden.

Für meine Untersuchungen stellte mir Herr Prof. Walo Koch sein gesamtes, überaus reiches Auricomus-Material zur Verfügung. Von jeder bereits beschriebenen oder noch untersuchten Art hält er eine Reihe Einzelpflanzen, meist von verschiedener Provenienz, oder bereits

Aussaaten, ständig in Kultur. Heute finden sich im Garten des Institutes für spezielle Botanik der ETH über 1000 Pflanzen von zirka 40 Arten der *Auricomus*-Gruppe aus der Schweiz und dem übrigen Europa.

In diesem Material habe ich nach folgenden Gesichtspunkten eine Auslese getroffen: Erfassung der zurzeit bekannten morphologisch extremen Typen unter besonderer Berücksichtigung der Schweizer Arten (Fig. 1—4). Schließlich gelangte noch einiges, auf Exkursionen von mir selbst gesammeltes Material zur Untersuchung. Tabelle 1 gibt eine Zusammenstellung sämtlicher untersuchten Arten.

Die zytologisch-embryologischen Untersuchungen wurden fast ausschließlich an Mikrotomschnitten angestellt.

Als Fixiermittel verwendete ich hauptsächlich das Gemisch von Nawaschin und die Variation nach Karpechenko: Lösung I: 1 g Chromsäure, 10 cc Eisessig, 65 cc dest. Wasser; Lösung II: 40 cc Formalin 40%ig, 35 cc dest. Wasser. Diese beiden Lösungen werden vor Gebrauch im Verhältnis 1 : 1 gemischt. Für zytologische Untersuchungen in Wurzelspitzen leistete ein Gemisch nach Dr. C. Heusser (freundliche mündliche Mitteilung) gute Dienste: 10% Formalin, 0,625% Chromsäure und 1,2% Ameisensäure in destilliertem Wasser. In diesem Gemisch ist die Essigsäure durch Ameisensäure ersetzt.

Alle diese Gemische eignen sich auch sehr gut als Aufbewahrungsmittel. Die Objekte können jahrelang ohne Schaden darin verbleiben. Die Färbung wird sogar noch etwas distinkter.

Wurzelspitzen und Antheren wurden 8—10 μ, Fruchtknoten und Samenanlagen je nach Alter 15—50 μ dick geschnitten.

Als Färbemittel kamen besonders Hämatoxylin nach Heidenhain und Gentianaviolett nach Gram (Geitler, 34) zur Verwendung. Für embryologische Zwecke wurden mit Orange G das Plasma und mit Lichtgrün die Zellwände gefärbt. Beide Farbstoffe wurden in absolutem Alkohol gelöst.

Die zytologischen Schnellmethoden eignen sich für die eigentliche Untersuchung dieser Objekte nicht, leisten aber gute Dienste, wenn es gilt, den günstigen Zeitpunkt für die Fixierung von Teilungsstadien vor allem während der Meiose festzustellen. Dazu wurde besonders das Karminessigsäure-Verfahren (Heitz, modifiert nach Geitler, 1942) angewendet. Mit diesem ist es möglich, sich innerhalb weniger Minuten über den Entwicklungsstand der Pollenmutterzellen zu informieren.

Für die Untersuchung selbst stand mir ein Leitz-Mikroskop, ausgerüstet mit einem Hart-Apochromat-Objektiv mit 124facher Eigenvergrößerung, zur Verfügung. Die Zeichnungen wurden mit einem Abbéschen Zeichnungsapparat auf Objekttischhöhe hergestellt.

Tabelle 1.

Zusammenstellung der untersuchten Sippen. Z = somat. Chromosomen, P = Pollen, G = Entwicklung des Gametophyten, E = Entwicklung des Endosperms und des Embryos.

Art	Provenienz	Untersuchung
Ran. Allemannii Br.-Bl. . . .	Isola, Engadin	Z, P
» *alnetorum* W. Koch . . .	Lange Erlen bei Basel	Z, P
» *argoviensis* W. Koch . .	Oedenholz bei Leibstadt, Aarg.	P
	Käferhölzli bei Möhlin, Aarg.	P
	St. Margarethenpark, Basel	P
	Sulz, Aarg.	P
	Klein-Laufenburg, Baden	P
	Bözberg, Aarg.	Z, P, G, E
» *auricomus* (L.) em. W. Koch	Rümlang, Zch.	Z, P, G, E
» *biformis* W. Koch . . .	Sissacher Fluh, Basel-Land	Z, P, G, E
	Egg/Frenkendorf, Basel-Land	G, E
» *cassubicifolius* W. Koch .	Horbachwald bei Sursee, Luz.	P
	Willadingen bei Koppigen, Bern	Z, P, G, E
	Lindenberg, Luz.	P
» *cassubicus* L.	Kowno (Kaunas), Litauen	Z, P, G, E
» *distentus* W. Koch und H. Kunz inedit.	Kl. Laufenburg (Baden)	P
» *gracillimus* W. Koch und H. Kunz, inedit.	Ostheim bei Colmar	Z
» *indecorus* W. Koch . . .	Egelsee, Grenchen, Solothurn	Z, P
» *Kunzii* W. Koch	Lange Erlen, Basel	Z
» *latisectus* W. Koch . . .	Eichwald bei Triengen, Sol.	Z
» *megacarpus* W. Koch . .	Rümlang, Zch.	Z, P, G, E
» var. *grandiflorus* W. Koch	Zürich	Z, P
» *polonicus* W. Koch inedit. .	Tatra	Z, P, G
» *pseudocassubicus* Christ .	Brüglingen, Basel	Z, P, G, E
	Grenchen, Solothurn	P
	Soyhières, Berner Jura	P
	Münchwilen, Basel 1	P
	Münchwilen, Basel 2	P
	Münchwilen, Basel 3	P
» *puberulus* W. Koch . . .	Mühletal, Schaffhausen	Z, P, G, E
» *stricticaulis* W. Koch . .	Höngg, Zch.	Z, P, E
» *spec. inedit.* W. Koch . .	Colmar	P

B. Embryologisch-zytologische Untersuchungen.

1. Die somatischen Chromosomen.

Über die Chromosomenverhältnisse der Ranunculaceen berichtet besonders Langlet (1927, S. 1—15, und 1932, S. 381—400). Er fand in dieser Familie bezüglich Form und Größe der Chromosomen zwei verschiedene Typen, welche er als *R(anunculus)*-Typus und *T(halictrum)*-Typus bezeichnete. Der *R*-Typus ist durch lange, im allgemeinen gewundene oder mehrfach gebogene, der *T*-Typus durch einfach gebogene, verhältnismäßig kleine Chromosomen gekennzeichnet. Zu diesen morphologischen Typen zeigen die Zahlenverhältnisse deutliche Korrelationen. Innerhalb der einzelnen Gattungen bestehen nur Chromosomenzahlen, die das Vielfache einer bereits bekannten oder errechneten Grundzahl sind (= Monoploidzahl nach Langlet 1927). Beim *T*-Typus sind als Grundzahlen nur 7 und 9 bekannt, während der *R*-Typus durch die Grundzahlen 8, 7, 6 und 5 charakterisiert ist. Innerhalb einer Gattung kommt immer nur ein Chromosomentypus und meistens nur eine Grundzahl vor. Nur *Anemone* und *Ranunculus* bilden Ausnahmen, da in beiden Gattungen mindestens zwei polyploide Reihen mit den Grundzahlen 7 und 8 bestehen.

Für *Ran. auricomus* (und *cassubicus*) gibt Langlet einzig 32 als somatische Chromosomenzahl an. Die gleiche Zahl fanden auch Larter (1932), Bruun (1932), Böcher (1938) und Levitsky (1940). Außerdem wies Böcher im arktischen *Ran. auricomus* L. var. *glabratus* Lynge[1] nur 16 und Bruun in einer anderen Form, die er nicht näher bezeichnet, dagegen 48 somatische Chromosomen nach.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf 17 Arten (Tab. 2, Fig 5). Weitaus die meisten haben 32 Chromosomen, *Ran. cassubicifolius* als erste und bisher einzige mitteleuropäische Art nur 16 und *Ran. Allemannii* 48. Diese Art besitzt ein sehr abgetrenntes Verbreitungsgebiet, und es ist nicht anzunehmen, daß sie mit der von Bruun untersuchten Art identisch ist. Von besonderem Interesse ist die Chromosomenzahl 40 bei *Ran. stricticaulis*. Diese Zahl steht in der *Auricomus*-Gruppe und sogar in der ganzen Gattung *Ranunculus* sehr isoliert da. Langlet fand sie innerhalb der Ranunculaceen nur bei *Ran. falcatus*, einem Vertreter der Untergattung *Ceratocephalus*, welche wohl besser von *Ranunculus* generisch abgetrennt wird.

Eine genaue Untersuchung der Chromosomenmorphologie und eine Analyse der einzelnen Genome ist innerhalb der *Auricomus*-Gruppe nicht möglich. Die Chromosomen, die nach dem *R*-Typus gebaut sind, liegen nämlich in der Metaphase nie alle rechtwinklig zur Spindelrich-

---

[1] Vergl. über diese durch ihre unbehaarten Früchte ausgezeichnete Sippe: Th. Sörensen; The vascular plants of East Greenland from 71°00' to 73°30' N. Lat. Medd. om Grönland 101, Nr. 3 (1933), S. 53—54.

Tabelle 2.

Die somatischen Chromosomenzahlen der *Auricomus-Gruppe.*

Ran. cassubicifolius	16	*Ran. Kunzii*	32
» *alnetorum*	32	» *latisectus*	32
» *argoviensis*	32	» *megacarpus*	32
» *auricomus*	32	» » var. *grandiflorus*	32
» *biformis*	32	» *polonicus*	32
» *cassubicus*	32	» *pseudocassubicus*	32
» *gracillimus*	32	» *puberulus*	32
» *indecorus*	32	» *stricticaulis*	40
		» *Allemannii*	48

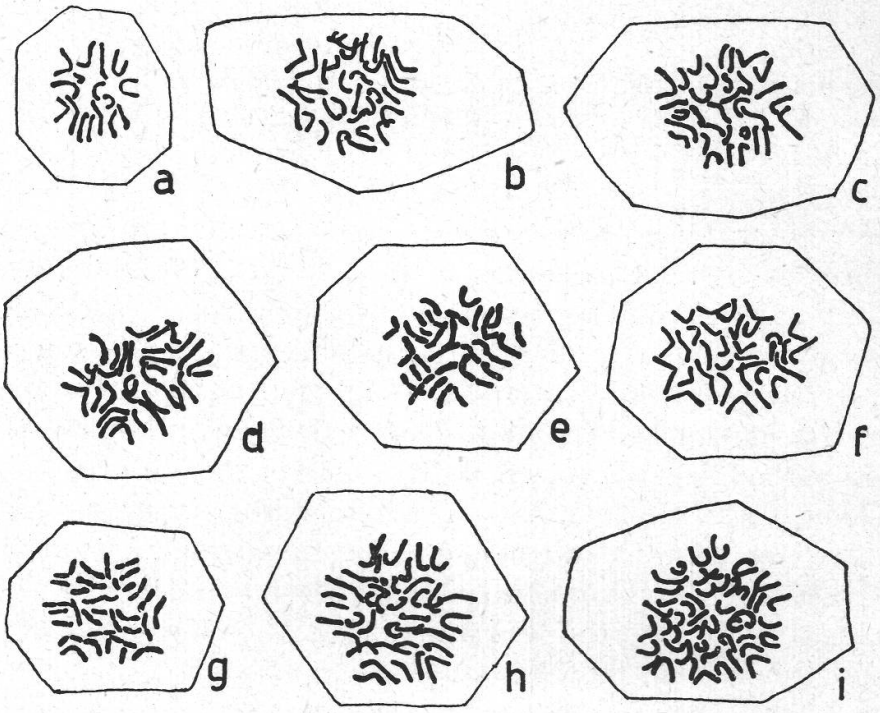
tung; ein Teil ist immer schief oder beinahe parallel zu ihr gestellt, und infolge ihrer großen Länge überschneiden sie sich oft. Bei *Ran. cassubicifolius* mit nur 16 somatischen Chromosomen lassen sie sich einigermaßen analysieren. Die zwei größten haben eine Länge von zirka 5 μ und sind in der Form sehr variabel. Sie können ziemlich gerade, U- oder V-förmig sein, mit gleichen oder stark verschieden langen Schenkeln. Die Chromosomen der mittleren Größe sind in ihrer Form konstanter: meistens sind vier U-förmig, vier V-förmig und vier mehr oder weniger gerade oder nur terminal abgebogen. Die kleinsten Chromosomen sind zweimal vertreten und können halbkreisförmig oder noch stärker gebogen sein. Gut ausgezeichnete Formen, wie z. B. Kugeln, Kurzstäbchen oder Langchromosomen mit Trabanten fehlen.

Unter den Arten mit 32 somatischen Chromosomen haben besonders *Ran. auricomus, argoviensis, gracillimus, Kunzii, indecorus* und *pseudocassubicus* ähnliche Formen. Bei anderen Arten zeigen sie in der Metaphase eine stärkere Kontraktion: *Ran. Allemannii* und besonders *Ran. puberulus.* Bei dieser Art finden sich an den Umbiegungsstellen ausgesprochene Einschnürungen vor, wie sie bei anderen Arten fehlen.

Die Chromosomengröße schwankt nur innerhalb kleiner Grenzen. Im allgemeinen kann festgestellt werden, daß Arten mit kräftigem Wuchs auch etwas größere Chromosomen besitzen. Diesbezügliche Unterschiede lassen sich aber nur zwischen extremen Typen, wie *Ran. auricomus* und *argoviensis* einerseits und *Ran. megacarpus* und *cassubicus* anderseits feststellen.

Die morphologischen und vor allem die numerischen Verhältnisse der Chromosomen geben Anlaß zu einer Diskussion über die Grundzahlen bei *Ranunculus.* Langlet nimmt für diese Gattung die Zahlen 7 und 4 an, zieht aber an Stelle der letzteren ebenfalls 8 in Erwägung. Er definiert das niedrigste Glied einer euploiden Reihe haploider (reduzierter) Chromosomenzahlen als monoploid. Diese Definition hat aber den Nachteil, daß sie sich nur da anwenden läßt, wo noch Chromosomenreduktion vorkommt oder wo eine berechnete Haploidzahl einen

Sinn hat. Im Falle von Apogamie sind aber sehr wohl Chromosomenzahlen möglich, die ungerade Vielfache der Grundzahl sind, somatisch triploide, pentaploide usw. In solchen Fällen hat natürlich eine berechnete «Haploidzahl» keinen Sinn. *Ran. stricticaulis* hat 40 Chromosomen und ist apogam. Er kann sich daher trotz Pentaploidie erhalten und fortpflanzen.



Figur 5.

Die somatischen Chromosomen. *a) Ran. cassubicifolius, b) Ran. pseudocassubicus, c) Ran. cassubicus, d) Ran. megacarpus, e) Ran. megacarpus* var. *grandiflorus, f) Ran. auricomus, g) Ran. puberulus, h) Ran. stricticaulis, i) Ran. Allemannii.* Vergr. 920.

Langlet findet nun neben 44 Arten der Gattung *Ranunculus*, die alle gerade Vielfache von 8 als somatische Chromosomenzahl besitzen bei *Ran. nivalis* 56, bei *Ran. (= Ceratocephalus) falcatus* 40 und bei *Ran. anemonifolius, serbicus* und *Sommieri* 24 somatische Chromosomen. Er berechnet daraus die reduzierte Chromosomenzahl auf 28, 20 und 12 und kommt dadurch zur Auffassung, daß vielleicht doch eine Vierer-Reihe vorliege, trotzdem ihm aus anderen Gründen die Grundzahl 4 fraglich erscheint (1932, S. 393/394). Wenn Langlet aus den somatischen Chromosomenzahlen, die er in Wurzelspitzen findet, eine Haploidzahl berechnet, so setzt er voraus, daß diese Arten sich normalsexuell fortpflanzen. Nach meinen Erfahrungen über sexuelle Störungen in der *Auricomus*-Gruppe und auf Grund der Tatsache, daß viele andere *Ranunculi* auch polymorph sind, halte ich diese Voraussetzung zum min-

desten für gewagt, und es bleibt daher zu prüfen, ob diese Arten wirklich normalsexuell sind. In diesem Falle wäre immer noch die Zugehörigkeit zu einer anderen Reihe in Erwägung zu ziehen. *Ran. nivalis* L. läßt sich aus systematischen Gründen ebensogut in der Siebener-Reihe unterbringen. Schließlich gibt Langlet (1927, S. 8) eine Abbildung einer somatischen Metaphase von *Ran. aconitifolius* L. mit 16 Chromosomen. Davon sind aber nur zwei mit Satelliten versehen.

Alle diese Tatsachen sprechen dafür, daß die karyologische Einheit aus 8 Chromosomen besteht. Dabei bleibt natürlich immer noch die Möglichkeit, daß diese aus zwei verschiedenen, aber einzeln nicht lebensfähigen, 4zähligen Genomen zusammengesetzt ist und daß erst durch das Zusammentreten von zwei solchen, nicht homologen Genomen und durch eine nachträgliche Verdoppelung eine lebensfähige Konstellation entsteht. Diese Überlegungen scheinen mir allerdings etwas spekulativ, und ich halte es zurzeit als zweckmäßig, für *Ranunculus* die Grundzahl 8 anzunehmen und allgemein bei der Aufstellung polyploider Reihen von der somatischen Chromosomenzahl auszugehen.

Daher bezeichne ich alle Arten mit 16 somatischen Chromosomen als diploid, diejenigen mit 32 als tetraploid usw. Die *Auricomus*-Gruppe bildet also eine polyploide Reihe mit diploiden bis hexaploiden Vertretern. Ihr Schwerpunkt liegt bei den tetraploiden Sippen. Es ist zu erwarten, daß sich bei weiteren Untersuchungen diese Reihe noch ergänzen und vielleicht noch erweitern läßt. Vor allem würde das Auftreten eines triploiden Vertreters nicht überraschen, sondern die einzige Lücke der Reihe ausfüllen.

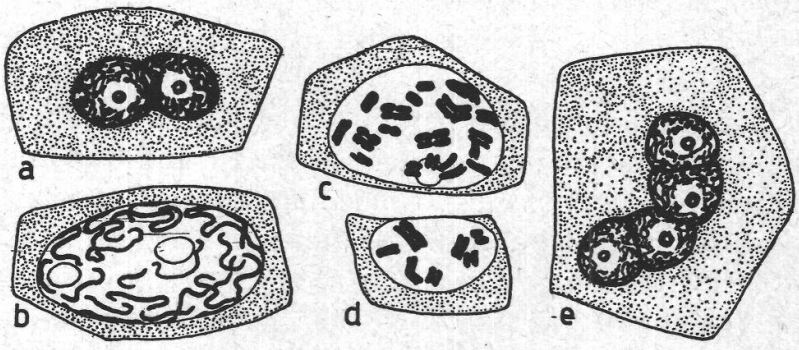
2. Die Entwicklung des männlichen Gametophyten.

a) Tapetenzellen.

Die Tapetenzellen, die die Innenwand der Antheren auskleiden, zeichnen sich gegenüber den andern somatischen Zellen oft dadurch aus, daß sie mehrkernig sind. Bonnet (1912) ist der Überzeugung, daß jede Zelle durch zwei aufeinanderfolgende Kernteilungen vierkernig wird. Sie würde einer Tetrade entsprechen, die aus einer Pollenmutterzelle entsteht. Schürhoff (1926) faßt sie daher als steril gewordene Archesporzellen auf. Nachträglich können die einzelnen Kerne wieder verschmelzen und bivalente bzw. tetravalente Kerne bilden. Nach Schürhoff findet aber regulative Chromosomenreduktion in plurivalent gewordenen Kernen nicht statt.

Ran. cassubicifolius und *megacarpus* zeigen ebenfalls große Tendenz zur Bildung vielkerniger Tapetenzellen. Es kommen aber nie Kurzchromosomen vor, und es findet auch keine Reduktion statt. Demgegenüber sind bei *Ran. auricomus* (Figur 6), *argoviensis* und *puberulus* in uni- und plurivalenten Kernen unverkennbare Diakinesestadien zu fin-

den. Während der Prophase bilden sich Chromatinfäden. Dann schnüren sich Einzelchromosomen ab; diese werden dicker und verteilen sich gleichmäßig auf der Kernwand. Es sind typische Diakinesechromosomen: sehr kurz und bereits mit dem Äquationsspalt für die nächste Teilung versehen. Ihre Zahl schwankt bei den univalenten Kernen zwischen 24 und 30 Elementen. Die Diakinese muß also mit einer teilweisen Chromo-



Figur 6.
Tapetenzellen von *Ran. auricomus.* *a)* 2kernige Zelle, Prophase eines Doppelkernes; *c)* und *d)* Diakinese in 2 Schnitten; *e)* 4kernige Zelle. Vergr. 640.

somenreduktion verbunden sein. Bei *Ran. auricomus* sind meistens 26 Elemente zu zählen, d. h. es liegen 32 minus 26, also 6 Chromosomenpaare als Gemini vor. Diese lassen sich auch deutlich nachweisen und von den Univalenten unterscheiden. Die Partnerchromosomen berühren sich nur terminal und zeigen ebenfalls den Äquationsspalt. Auf diese Art und Weise entstehen die typischen Chromosomentetraden. *Ran. puberulus* bildet 4—8 Gemini, *Ran. argoviensis* nur 2—6. Die Chromosomen liegen aber immer auf der Kernwand verteilt und sind sehr kurz und dick. Die bivalenten Kerne führen in der Diakinese 48—60 Elemente.

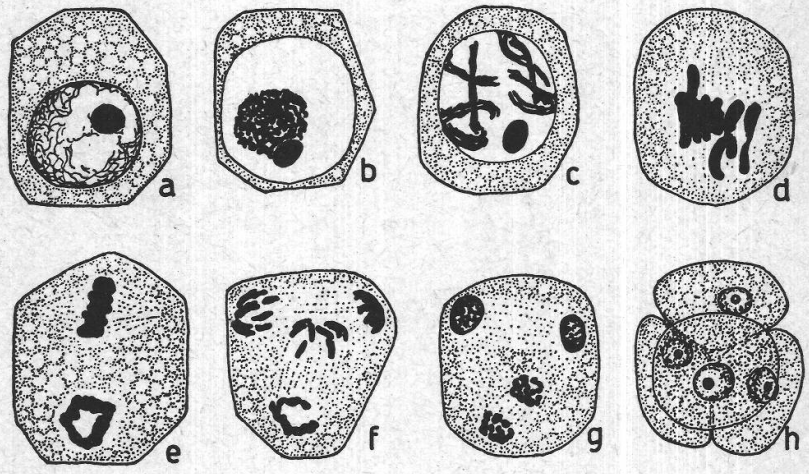
Wenn nach Schürhoff schon die Bildung vierkerniger Zellen für eine archesporiale Herkunft der Tapetenzellen spricht, so muß die teilweise Chromosomenreduktion, wie sie hier vorliegt, um so mehr als Reminiszenz eines generativen Charakters gedeutet werden.

b) Sporogenese.

Während die Embryosackmutterzellen bereits nach den ersten meiotischen Stadien vollständig degenerieren, entwickeln sich die Pollenmutterzellen wenigstens teilweise zu keimfähigen Pollen. Im Laufe der männlichen Sporogenese treten zwar auch Entwicklungsstörungen auf, wirken sich aber nicht gleich letal aus wie bei der weiblichen Komponente. Die männliche Sporogenese bietet daher Gelegenheit, die Entwicklungsstörungen zu studieren.

Alle diesbezüglich untersuchten Arten zeigen eine normale meiotische Prophase und in der anschließenden, langandauernden Synapsis

eine starke Chromatinzusammenballung. Diese lockert sich schließlich auf zum sogenannten Dickfadenstadium. Hier zeigt es sich bereits, daß während der Synapsis die Chromosomenkoppelung, die Syndese, nicht vollständig war. Neben zahlreichen Gemini kommen immer vereinzelte univalente Chromosomen vor. Die Fäden verkürzen und verdicken sich noch etwas, allerdings nicht so stark, daß man von typischen Diakinese-



Figur 7.

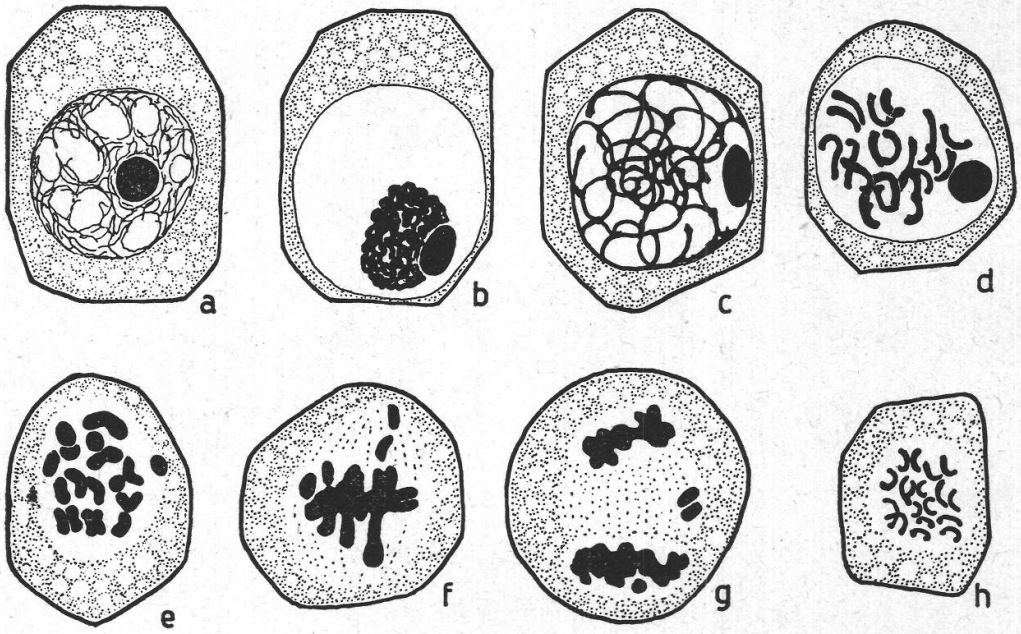
Pollenbildung von *Ran. cassubicifolius*. *a)* Pollenmutterzelle in Prophase; *b)* Synapsis; *c)* Diakinese; *d)* Metaphase der ersten Reduktionsteilung; *e)* Metaphase der zweiten Reduktionsteilung; *f)* Anaphase; *g)* Telophase; *h)* Tetrade. Vergr. 640.

chromosomen sprechen könnte. Sie verteilen sich auch nicht peripher auf der Kernwand, sondern gruppieren sich direkt in der Äquatorialplatte zur Metaphase der ersten Reduktionsteilung. Ihre Zahl entspricht ungefähr der des Haplonten. Sie ist um so größer, je stärker die Asyndese ist, da durch jedes ungekoppelte Chromosomenpaar die Zahl der Elemente um eins vergrößert wird. Diese schwankt bei den tetraploiden Arten zwischen 16 und 20. Am häufigsten findet man 18 Elemente, was einer Konstellation von $14_{II} + 4_{I}$ entspricht. Als Folge dieser Asyndese treten im weiteren Verlauf der Meiose verschiedene zytologische Störungen auf, besonders Chromatineliminationen und unregelmäßige Tetraden(Polyaden)bildung. Solche Störungen kommen im ganzen Formenkreis von *Ran. auricomus* vor; dennoch bestehen zwischen den einzelnen Arten beträchtliche Unterschiede quantitativer Natur.

Die Tetradenteilung verläuft nach dem Dikotylentypus: Der Phragmoplast der ersten Reduktionsteilung degeneriert. Der Kernteilung folgt keine Zellteilung, und die beiden Interkinesekerne sind daher in der gleichen Zellwand eingeschlossen. Nach der zweiten Reduktionsteilung werden zwischen den einzelnen Kernen neue Phragmoplasten angelegt, welche gleichzeitig die Bildung der Zellwände zwischen den

Kernen veranlassen. Im Normalfall entstehen auf diese Art und Weise spontan vier einkernige Pollenkörner.

Ran. cassubicifolius, die einzige, als diploid bekannte Art, hat den kleinsten Asyndesegrad (Figur 7). Die Chromosomen gehen meistens als Gemini aus der Synapsis hervor, zeigen aber die Tendenz, untereinander verbunden zu bleiben. Besonders in der Anaphase der zweiten



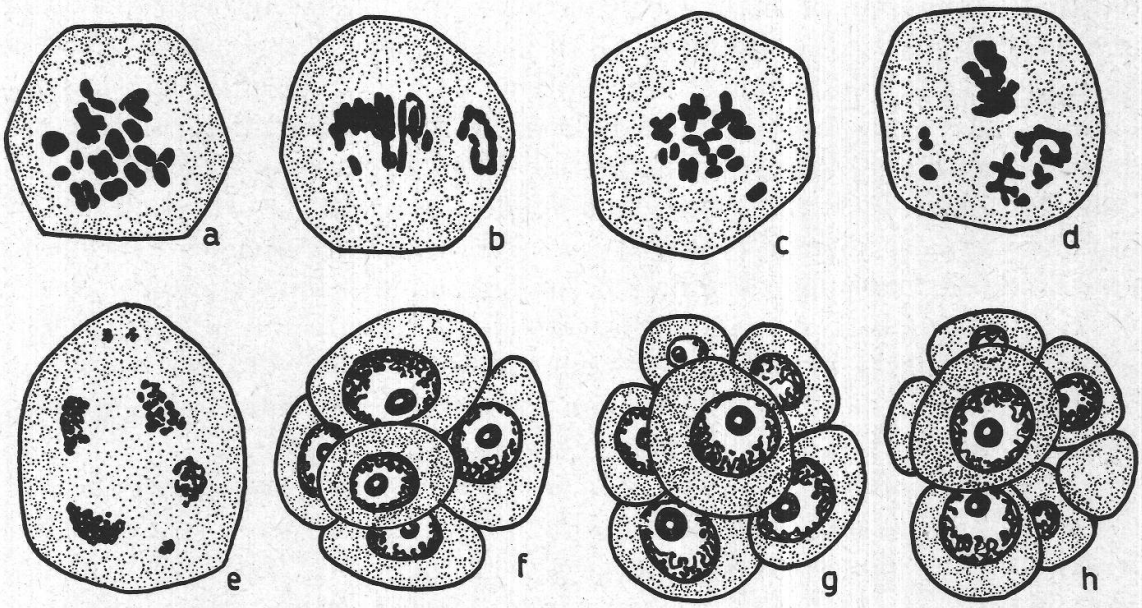
Figur 8.

Pollenbildung von *Ran. puberulus*. *a)* Pollenmutterzelle in Prophase; *b)* Synapsis; *c)* Auflockerung der Synapsis; *d)* Diakinese; *e)* erste Reduktionsteilung; *f)* frühe Anaphase mit vorauseilenden Univalenten; *g)* späte Anaphase mit zurückbleibenden Chromosomen; *h)* Platte der zweiten Reduktionsteilung. Vergr. 640.

Reifeteilung sind häufig sämtliche Chromosomen in einem einzigen Ring vereinigt. Der Teilungsmechanismus ist dennoch auffallend regelmäßig; es resultieren fast nur Tetraden.

Ran. puberulus (Figur 8) hat eine starke Asyndese. In der Metaphase der ersten Reduktionsteilung sind in der Polansicht meist 17—18 Elemente zu zählen, was einer Konstellation von $14_{II} + 4_{I}$, bzw. $15_{II} + 2_{I}$ entspricht. Während sich die Gemini in der Äquatorialplatte noch teilen, wandern die Univalenten in der späten Metaphase ungeteilt zu den Spindelpolen (Fig. 8 *f*). Nicht selten sieht man alle Univalenten dem gleichen Pol zustreben. Diese Art von unregelmäßiger Chromosomenverteilung ist bei *Ran. puberulus* besonders häufig. Daneben kommen aber noch andere zytologische Anomalien vor. Es können einzelne Chromosomenpaare in der Äquatorialplatte zurückbleiben (Figur 8 *g*). Diese werden nicht mehr in die Interkinesekerne aufgenommen und machen als ausgestoßene Karyomeren eine separate zweite Reduktionsteilung

durch, werden aber noch vor der Zellwandbildung wieder in eine große Kernmasse aufgenommen, so daß schließlich trotz der stark gestörten Meiose fast nur Tetraden und äußerst selten Polyaden entstehen. Daher ist der Pollen zunächst noch sehr homogen, und die mannigfaltigen Störungen kommen erst in einer späteren Entwicklungsphase zur Auswirkung.



Figur 9.

Pollenbildung von *Ran. megacarpus*. *a—c)* Metaphase der ersten Reduktionsteilung; *b)* eliminierte Chromosomenkette; *c)* eliminiertes Einzelchromosom; *d)* Interkinese mit geteilten und ungeteilten Chromosomen; *e)* Anaphase der zweiten Reduktionsteilung; *f—h)* Polyaden. Vergr. 640.

Ran. megacarpus (Figur 9), ebenfalls eine Art mit starker Asyndese, zeigt ein vollständig anderes Verhalten als *Ran. puberulus*. Kennzeichnend sind hier die häufigen Chromatineliminationen. Schon während der Metaphase der ersten Reduktionsteilung werden oft einzelne Chromosomen oder ganze Ketten und Ringe ins Plasma ausgestoßen (Figur 9 *b, c*). Sie können die beiden Reduktionsteilungen mitmachen wie die Chromosomen der Äquatorialplatte oder ungeteilt die Pollenbildung abwarten. Aus einem Chromosom oder aus einer Chromosomengruppe, die schon vor der ersten Reduktionsteilung eliminiert wird, können also maximal vier Karyomeren entstehen. Diese werden nun im Gegensatz zu *Ran. puberulus* nicht mehr in die Tetradenkerne aufgenommen, sondern bleiben im Plasma isoliert und umgeben sich mit einer eigenen Kernwand. Vor der Pollenbildung verbinden sie sich wie normale Tetradenkerne durch Phragmoplasten. Es entstehen daher nicht nur vier, sondern meistens 5—7 Körner, indem auch die Karyomeren mit einer ihrer Chromatinmasse entsprechenden Plasmamenge von eigenen Zellwänden umgeben werden. Bei *Ran. megacarpus* sind Polyaden außerordentlich

häufig, häufiger als normale Tetraden. Daher hat hier schon der junge Pollen einen sehr heterogenen Charakter.

Bei ***Ran. argoviensis*** ist die Sporogenese ebenfalls stark gestört. Das Chromatinkoagulat der Synapsis löst sich nicht in einzelne Chromosomen bzw. Gemini auf, sondern lockert sich zu immer noch mehr oder weniger zusammenhängenden Chromatinfetzen. Während der ersten Reduktionsteilung sieht man oft Ringbildungen, aber nie einzelne Elemente. Chromatineliminationen sind häufig. Die Karyomeren können auch die zweite Reduktionsteilung mitmachen und führen bei der Pollenbildung meistens zu Polyaden. Bezüglich ihrer Häufigkeit und damit der Frequenz der Zwergpollen, nimmt *Ran. argoviensis* eine Mittelstellung zwischen *Ran. puberulus* und *megacarpus* ein. — Da sich weder in der Synapsis, noch in einem späteren Stadium der Meiose die Gemini und Einzelchromosomen isoliert vorfinden, sondern immer untereinander verkettet sind, läßt sich der Grad der Reduktion während der Meiose selbst nicht direkt ermitteln. In einer späteren Phase der Entwicklung. bei der Teilung des Pollenkernes im Pollenschlauch, zeigt es sich aber, daß eine Reduktion der Chromosomenzahl stattgefunden hat.

Ran. auricomus und ***cassubicus*** haben beide auch eine gewisse Tendenz zur Verkettung und Ringbildung der Chromosomen während der Diakinese und der späteren Entwicklung. Immerhin lassen sich in der Metaphase der ersten Reduktionsteilung 14—18 Univalente unterscheiden. Infolge dieser Asyndese sind Chromatineliminationen und zurückbleibende Gemini häufig. Die Karyomeren werden aber wie bei *Ran. puberulus* wieder in Tetradenkernen aufgenommen, so daß Polyaden trotz der stark gestörten Meiose sehr selten sind.

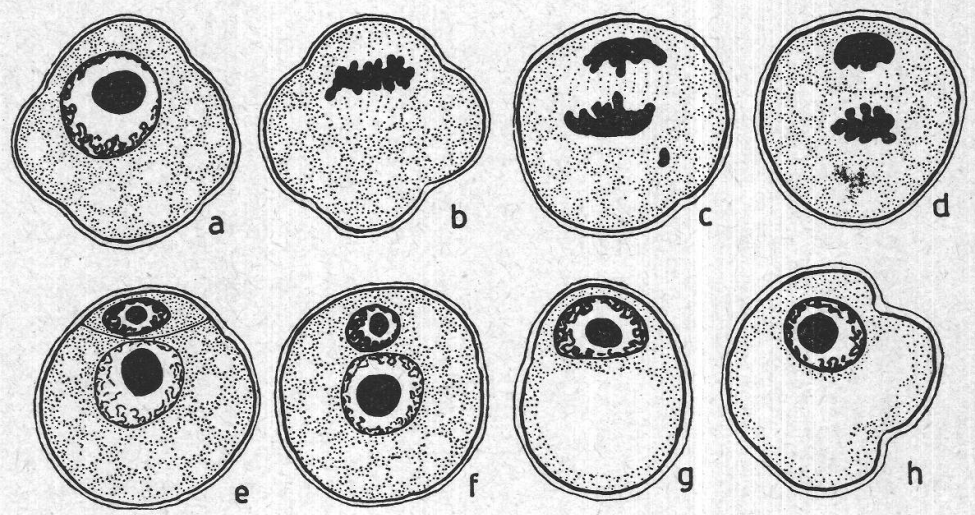
Zusammenfassend läßt sich in der ganzen *Auricomus*-Gruppe ein gewisser Asyndesegrad feststellen, der während der Meiose verschiedene zytologische Störungen zur Folge hat, besonders Karyomerenbildung und unregelmäßige Verteilung der Chromosomen. Diese Störungen können sich schon während der Pollenbildung auswirken und führen dann zu Polyaden. In anderen Fällen werden scheinbar regelmäßige Tetraden und homogener Pollen gebildet. Hier müssen sich die Störungen in einer späteren Phase der Entwicklung geltend machen.

c) Das Verhalten des generativen Kernes.

Der Pollen, der sich aus dem Tetraden- bzw. Polyadenverbande löst, hat einen Durchmesser von 10—15 μ und ist einkernig. Seine weitere Entwicklung ist gekennzeichnet durch ein starkes Wachstum innerhalb der Antheren. Wenn diese platzen, mißt er 25—30 μ. Der Pollenkern verhält sich während und auch nach dieser Wachstumsperiode von Art zu Art verschieden.

Bei ***Ran. puberulus*** bleibt der Pollen bis zu einer Größe von 22 μ homogen und einkernig. Nun begibt sich sein Kern an die Zellwand

(Figur 10 *a*) und geht in eine mitotische Prophase. Während der anschließenden Metaphase stellt sich der Phragmoplast rechtwinklig zur Oberfläche und berührt sie. In der Meta- und Anaphase können noch gelegentlich Chromatineliminationen vorkommen (Figur 10 *c*). Die beiden Tochterkerne unterscheiden sich deutlich in Form, Größe und Chromatininhalt: peripher entsteht der kleine, abgeplattete und chromatin-



Figur 10.

Pollenbildung von *Ran. puberulus*. *a—f)* Teilung des Pollenkernes; *e)* Bildung einer generativen und vegetativen Zelle; *f)* keine Zellwand, die beiden Kerne liegen im gleichen Plasma; *g)* und *h)* schlechte, plasmaarme Pollenkörner bleiben einkernig. Vergr. 500.

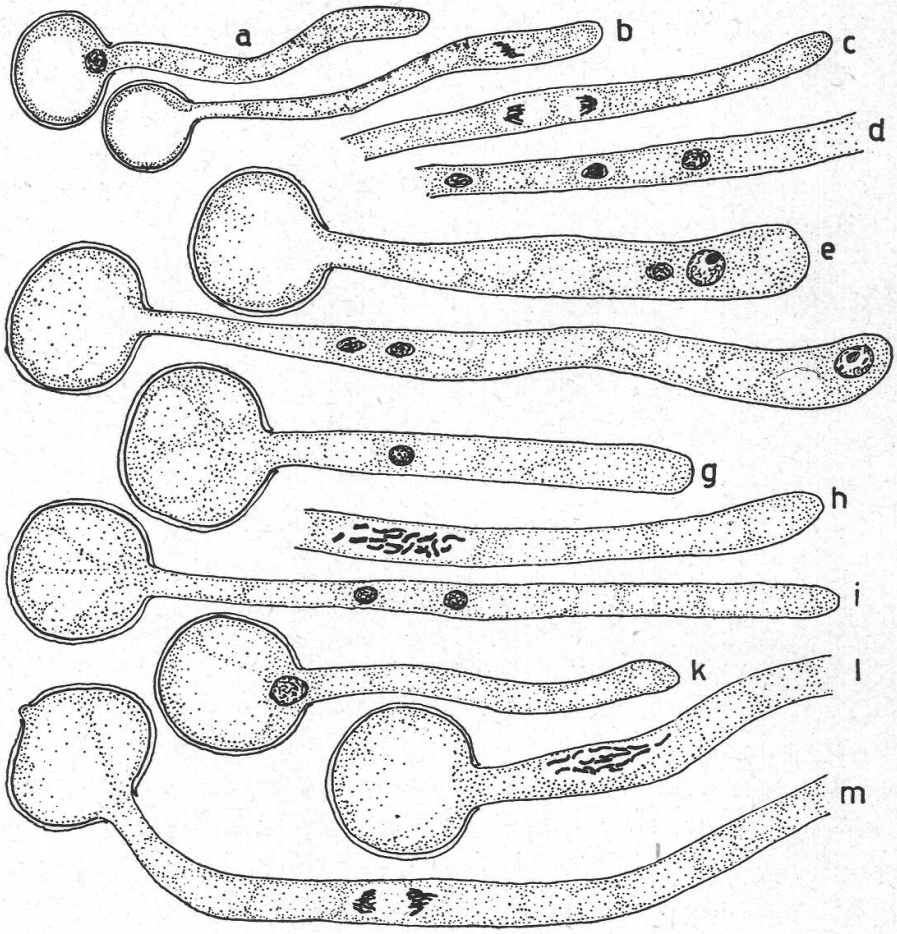
reiche generative, und zentral der große, runde und chromatinarme vegetative Kern. Diese Kernteilung ist selten mit einer Zellteilung verbunden. Meistens läßt sich zwischen den beiden Kernen keine Zellwand nachweisen, und die Tatsache, daß an der Stelle, wo eine solche gesucht werden müßte, Zellsaftvakuolen vorkommen (Figur 10 *f*), beweist, daß in diesen Fällen keine Zellwand angelegt worden ist. Die beiden Kerne liegen dann nebeneinander im gleichen Plasma. Sie unterscheiden sich nicht immer so stark, wie oben beschrieben wurde und können in Grenzfällen sogar ziemlich ähnlich aussehen. Diese Kernteilung verläuft sehr rasch, wird aber nur bei einem Teil des Pollens durchgeführt. Alle Körner, die eine große Zellsaftvakuole bilden, bleiben einkernig und stellen auch ihr Wachstum ein. Der andere, volle und nunmehr zweikernige Pollen wächst weiter und hat, wenn die Antheren platzen, eine Größe von 28 μ.

Bei der Pollenkeimung wandert zuerst der vegetative, dann der generative Kern in den Pollenschlauch. Der vegetative Kern, der infolge seiner Chromatinarmut oft schwer nachzuweisen ist, befindet sich immer an der Spitze des Schlauches; der generative folgt in einem größeren oder kleineren Abstand, kann sich selber wieder teilen und

zwei Spermakerne bilden, so daß der Pollenschlauch schließlich dreikernig wird (Figur 11 *e, f*).

Bei allen andern Arten ist die Teilung des Pollenkernes verzögert, und meistens kommt es nicht mehr zur Bildung von Spermakernen.

Der reife Pollen von ***Ran. cassubicifolius*** (Figur 11 *a—d*) ist immer noch einkernig. Erst nach der Keimung begibt sich der Kern in Pro-



Figur 11.

Pollenkeimung. *a—d) Ran. cassubicifolius; e—f) Ran. puberulus; g—i) Ran. megacarpus; k—m) Ran. argoviensis.* Vergr. 640.

phase und teilt sich während der Wanderung im Schlauche. Die beiden Tochterkerne unterscheiden sich nur wenig voneinander. Der kleinere, etwas längliche generative Kern teilt sich später nochmals und liefert zwei Spermakerne.

Ran. megacarpus (Fig. 11 *g—i*) hat selten zweikernigen Pollen. Der generative Kern, der sich in einem eigenen, abgegrenzten Plasma befindet, kann sich sogar noch vor der Pollenkeimung teilen, so daß ein dreikerniges Pollenkorn mit zwei Spermakernen entsteht. Dieser Fall ist aber äußerst selten; meistens bleibt der Pollen einkernig, und die erste Teilung findet erst im Keimschlauch statt. In der Metaphase lassen sich

immer 16—18 Chromosomen feststellen. Daraus geht hervor, daß überzählige Chromosomen die Pollenkeimung und Kernteilung nicht verunmöglichen, daß aber ein ganzer haploider Chromosomensatz dazu notwendig ist. Es konnten nämlich nie weniger als 16 Chromosomen gezählt werden.

Ran. argoviensis (Figur 11 *k—m*) hat immer einkernigen Pollen. Nach der Keimung desselben bereitet sich der Kern zur Teilung vor. Es kann im Pollenkorn noch bis zur Metaphase kommen; die Teilung selber findet aber immer im Pollenschlauch statt. Hier, wie bei *Ran. pseudocassubicus,* unterscheiden sich die beiden Tochterkerne nicht, und der Keimschlauch bleibt zweikernig.

Die Tatsache, daß nur ein sehr kleiner Teil der äußerlich gut aussehenden Pollen keimt, spricht für den hohen Grad der meiotischen Störungen, um so mehr als sich diese auch bei den wenigen gekeimten Pollen noch bemerkbar machen; denn Pollenschläuche mit einem vegetativen und einem davon verschiedenen, teilungsfähigen generativen Kern, wie sie als normal angesehen werden müssen, sind sehr selten.

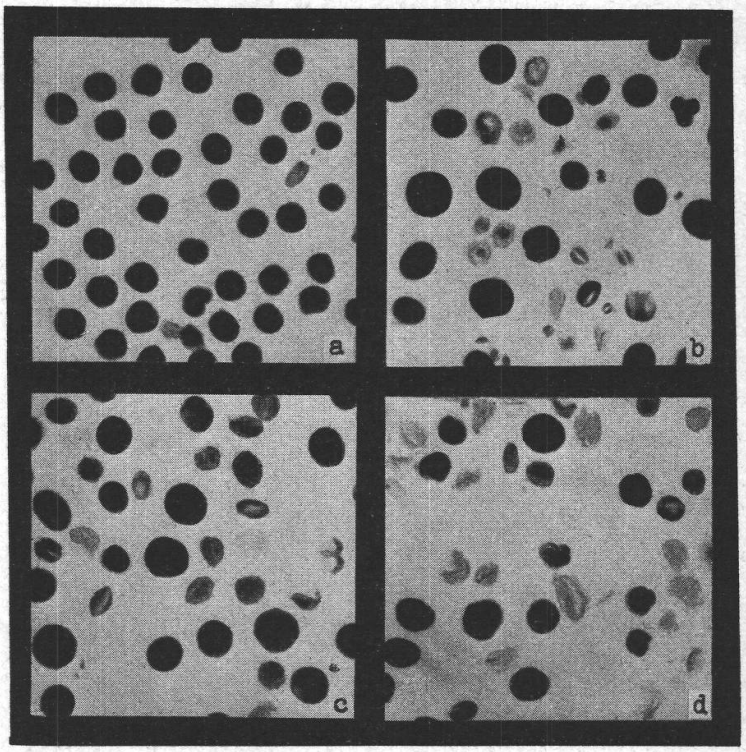
3. Der Pollen.

a) Das Pollenbild.

Die rein morphologischen Eigenschaften des Pollens, die das Pollenbild ausmachen (Figur 12), sind ein beliebtes Hilfsmittel des Systematikers zur Analyse kritischer Arten, besonders aber zum Nachweis von Bastarden. Aus diesem Grunde liegen in der Literatur über den Pollen von « *Ran. auricomus* » verschiedene Angaben vor, die sich aus begreiflichen Gründen aber oft widersprechen. Sie haben nur sehr beschränkten Wert, da in den meisten Fällen die Identifizierung der betreffenden Spezies nicht mehr möglich ist. Jungner (1894) gibt als einziger 80—90 % guten Pollen für «*Ran. auricomus*» an. Alle anderen Autoren fanden bedeutend schlechteren Pollen, so daß Murbeck (1901) die Angaben Jungners direkt bezweifelt. Böcher (1938) hat Material von fünf verschiedenen Provenienzen aus Dänemark und Grönland untersucht und dabei 32—66 % Zwergpollen und 8—19 % leeren, deformierten oder zusammengeschrumpften Pollen gefunden. Er schreibt dazu : « Es ist sicher eine Ausnahme, wenn Jungner angibt, er habe in der Umgebung von Øresund in Schweden 80—90 % guten Pollen gefunden. » Diese scheinbaren Gegensätze rühren davon her, daß die Verhältnisse von einzelnen, zufällig herausgegriffenen Typen auf den ganzen Formenkreis übertragen wurden, und das Problem löst sich, sobald man Untersuchungen auf breiterer Basis anlegt.

Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf 16 Arten von 30 Provenienzen. Von diesen wurden je 1000 Pollen gemessen und ihre prozentuale Frequenz als Funktion des Durchmessers in *Verteilungs-*

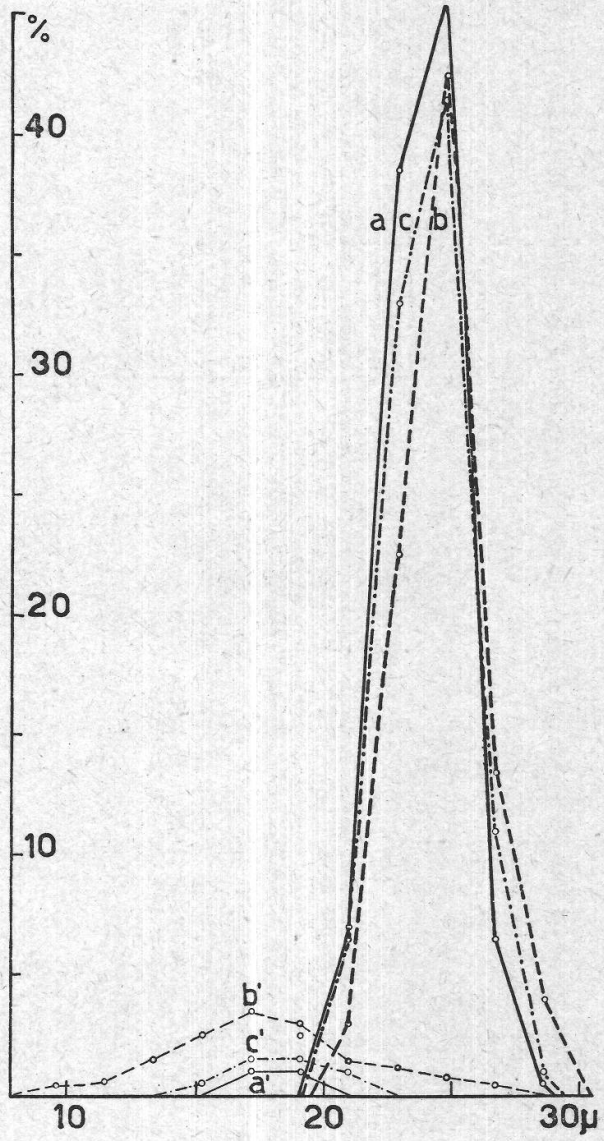
kurven aufgetragen (Figuren 13—23). Dabei wurde zwischen morphologisch gut ausgebildetem und offensichtlich schlechtem Pollen unterschieden. Der erstere besteht aus einheitlich runden und vollen Körnern, während der letztere sich aus großen, aber leeren, deformierten, geschrumpften und kleinen, zum Teil kernlosen Körnern zusammensetzt.



Figur 12.
Pollenbilder von *a) Ran. cassubicifolius, b) Ran. argoviensis, c) Ran. puberulus, d) Ran. Allemannii.* Färbung mit Hämatoxylin n. Heidenhain. Vergr. 140.

Abgesehen von *Ran. cassubicifolius,* der auch hier wieder eine gewisse Sonderstellung einnimmt, hat das Pollenbild bei allen Arten der *Auricomus*-Gruppe generell den gleichen Charakter: Der gute Pollen bildet eine eingipflige Verteilungskurve mit einem Mittelwert zwischen 25,5 und 31 μ. Die daraus gelesene Abszisse des Maximums fällt mit dem auf ganze μ gerundeten Mittelwert zusammen, da die Verteilung ziemlich symmetrisch ist. Diese Kurven sind dick gezeichnet. Der schlechte Pollen hat, wie die dünnen Kurven zeigen, zwei Maxima: ein unteres zwischen 10 und 15 μ und ein oberes zwischen 19 und 26 μ. Dazwischen liegt bei 13—19 μ ein ausgesprochenes Minimum. Es handelt sich offensichtlich um zwei Maximumkurven, die sich gegenseitig ein wenig überschneiden. Sie sind ebenfalls ziemlich symmetrisch und können daher durch die Abszissen der Maxima charakterisiert werden.

Neben diesem allgemein gleichen Charakter bestehen nun zwischen den einzelnen Arten beträchtliche Unterschiede quantitativer Natur: Die Lage der drei Maxima beim guten und schlechten Pollen, bzw. des Mittelwertes beim guten Pollen bietet eine erste Gruppe von Unterscheidungsmerkmalen. Die spezifischen Schwankungen sind hier allerdings noch relativ klein. Dagegen ist der Grad der Mischkörnigkeit ein

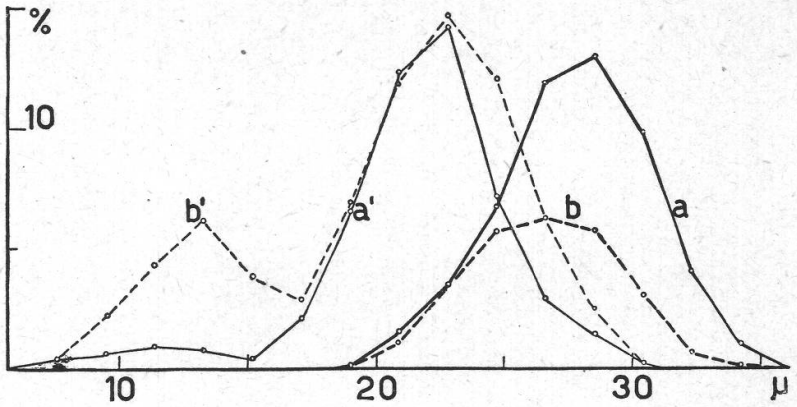


Figur 13.
Verteilungskurven:
Ran. cassubicifolius

	Guter Pollen	Schlechter Pollen
Wiladingen	a	a′
Lindenberg	b	b′
Horbachwald	c	c′

besser faßbares Unterscheidungsmerkmal. Der Anteil des guten Pollens variiert zwischen 26 % (*Ran. stricticaulis*) und 84 % (*Ran. alnetorum*). Auch der Zwergpollen zeigt große Frequenzunterschiede: er macht bei *Ran. puberulus* nur 3 %, bei *Ran. megacarpus* var. *grandiflorus* dagegen 49 % der Gesamtpollenzahl aus. Der Anteil des größeren schlechten Pollens endlich liegt zwischen 9 % (*Ran. alnetorum*) und 64 % (*Ran. auricomus*). — Die detaillierten Verhältnisse sind in Tabelle 3 zusammengestellt.

Bei der Beschreibung der einzelnen Pollenbilder will ich das von ***Ran. cassubicifolius*** (Figur 13) vorwegnehmen. Dieses unterscheidet sich in jeder Hinsicht von dem der andern Arten. Vor allem fällt auf, daß der Pollen relativ gut, gleichmäßig, aber klein ist. Mit 86—98 % gutem Pollen steht er an erster Stelle in der ganzen Gruppe. Der Mittelwert von 24,1 μ unterbietet alle anderen, ebenso die 50prozentige Streuung



Figur 14.
Verteilungskurven :

	Guter Pollen	Schlechter Pollen
Ran. puberulus	a	a′
» *stricticaulis*	b	b′

von nur 2,1 μ. Der schlechte Pollen, der im Durchschnitt nur 7 und höchstens 14 % ausmacht, bildet eine eingipflige Verteilungskurve mit einem Maximum bei 17—18 μ. Der Grad der Mischkörnigkeit ist also minimal, und der Pollen macht einen überaus guten Eindruck.

Demgegenüber bildet ***Ran. stricticaulis*** (Figur 14 *b*) mit nur 26 % gutem Pollen das andere Extrem in der *Auricomus*-Gruppe. Auch ihr Mittelwert des Durchmessers von 25,5 μ ist deutlich kleiner als bei allen folgenden Arten.

Ran. indecorus und ***Ran. auricomus*** (Figur 15 *a, c*) haben beide etwa einen Drittel guten Pollen; sie unterscheiden sich aber deutlich in deren Mittelwert, der bei *indecorus* 27,0 und bei *auricomus* 29,2 μ beträgt. Ein weiterer Unterschied liegt in der Frequenz der Zwergpollen. Solche sind bei *auricomus* selten und machen nur 5 %, bei *indecorus* dagegen 19 % aus.

Eine weitere Gruppe umfaßt ***Ran. cassubicus*** (Figur 16 *b*), ***Ran. argoviensis*** (Figuren 18, 19) und ***Ran. megacarpus*** (Figur 17). Alle haben 40—50 % guten Pollen, lassen sich aber an anderen Merkmalen deutlich auseinanderhalten : *Ran. cassubicus* besitzt die kleinsten Körner im guten und besonders im schlechten Pollen. Das obere Maximum der schlechten Pollen liegt bei einem Durchmesser von nur 19 μ, das untere bei 10 μ und bildet einen Grenzwert für die ganze Gruppe. *Ran. cassubicus* hat also die kleinsten Zwergpollen, während *Ran. megacarpus*

Tabelle 3.

Zusammenstellung der charakteristischen Werte der Pollenbilder.

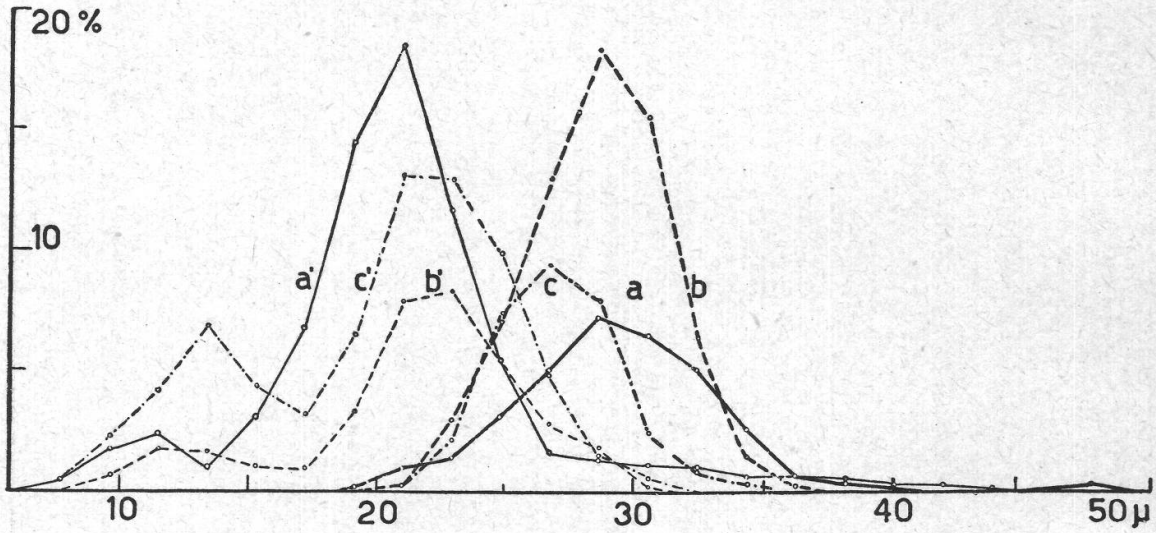
Art Provenienz	Schlechter Pollen				Guter Pollen			
	%	$\varnothing_{max_1}$	%	$\varnothing_{max_2}$	%	$\varnothing_{max}$	m	σ
		μ		μ		μ	μ	μ
Ran. Allemannii, Isola	6	13	22	25	72	29	28,8	3,4
» *alnetorum,* Lange Erlen	7	13	9	26	84	30	30,0	3,3
» *alsaticus,* Allschwil	8	13	13	26	75	29	29,0	3,6
» *argoviensis,* Sulz	15	13	40	25	45	29	29,5	4,5
» » Oedenholz	11	13	52	24	47	28	28,3	5,2
» » Bözberg	13	13	49	22	38	31	30,6	4,5
» » Kl.-Laufenburg . .	7	13	48	23	45	30	29,6	8,0
» » Möhlin	7	14	56	23	37	29	28,6	3,3
» » Basel	7	13	43	23	50	28	28,2	3,5
» *auricomus,* Rümlang	5	12	64	21	31	29	29,2	3,6
» *biformis,* Sissach	5	13	30	22	65	29	28,5	2,7
» *cassubicus,* Kaunas	6	10	53	19	41	28	27,6	3,1
» *cassubicifolius,* Wiladingen . .	—	—	2	18	98	24	23,8	1,8
» » Lindenberg . .	—	—	14	17	86	25	24,7	2,5
» » Horbachwald .	—	—	5	18	95	24	23,8	2,0
» *distentus,* Kl.-Laufenburg . . .	15	13	25	23	60	28	28,0	4,2
» *indecorus,* Egelsee	19	14	50	22	31	27	27,0	3,6
» *megacarpus,* Rümlang	27	11	31	21	42	30	30,1	2,7
» » var. *grandiflorus* .	49	13	19	23	32	31	30,8	3,1
» *pseudocassubicus,* Brüglingen .	7	12	29	22	59	28	28,0	3,4
» » Münchwilen 1	8	13	42	22	50	28	27,5	3,8
» » Münchwilen 2	5	13	35	23	60	28	27,5	5,5
» » Münchwilen 3	11	13	51	22	38	28	28,0	11,0
» » Grenchen . .	8	13	42	23	50	29	29,4	5,7
» » Soyhières . .	7	13	44	23	49	27	26,8	4,0
» *puberulus,* Schaffhausen . . .	3	12	47	22	50	28	27,8	2,7
» *stricticaulis,* Höngg	18	13	56	23	26	26	25,5	3,7
» *spec. ined.* Walo Koch, Colmar .	7	15	14	26	79	28	28,3	3,3

durch den größten Prozentsatz an Zwergpollen gekennzeichnet ist. Dieser kann bei der var. *grandiflorus* die Hälfte der Gesamtpollenzahl ausmachen.

Bei den folgenden Arten überwiegt der gute Pollen. ***Ran. puberulus*** (Figur 14 *a*) hat 50 %, ***Ran. pseudocassubicus*** im Mittel 55 %, ***Ran. distentus*** 60 % und ***Ran. biformis*** (Figur 15 *b*) 65 % guten Pollen. Diese vier Arten lassen sich auch an Hand des schlechten Pollens auseinanderhalten. Bei *Ran. puberulus* und *Ran. biformis* sind Zwergpollen sehr selten, 3 bzw. 5 %. Der Anteil des größeren schlechten Pollens beträgt

aber beim ersteren 47, beim letzteren nur 30 %. *Ran. distentus* endlich hat 15 % Zwergpollen.

Je mehr der gute Pollen überwiegt, desto schwieriger gestaltet sich die Unterscheidung der einzelnen Arten, weil der schlechte Pollen entsprechend seltener und das Pollenbild gleichmäßiger wird. ***Ran. Allemannii*** (Figur 16 *b*), ***alsaticus, alnetorum*** und eine noch nicht beschrie-



Figur 15.

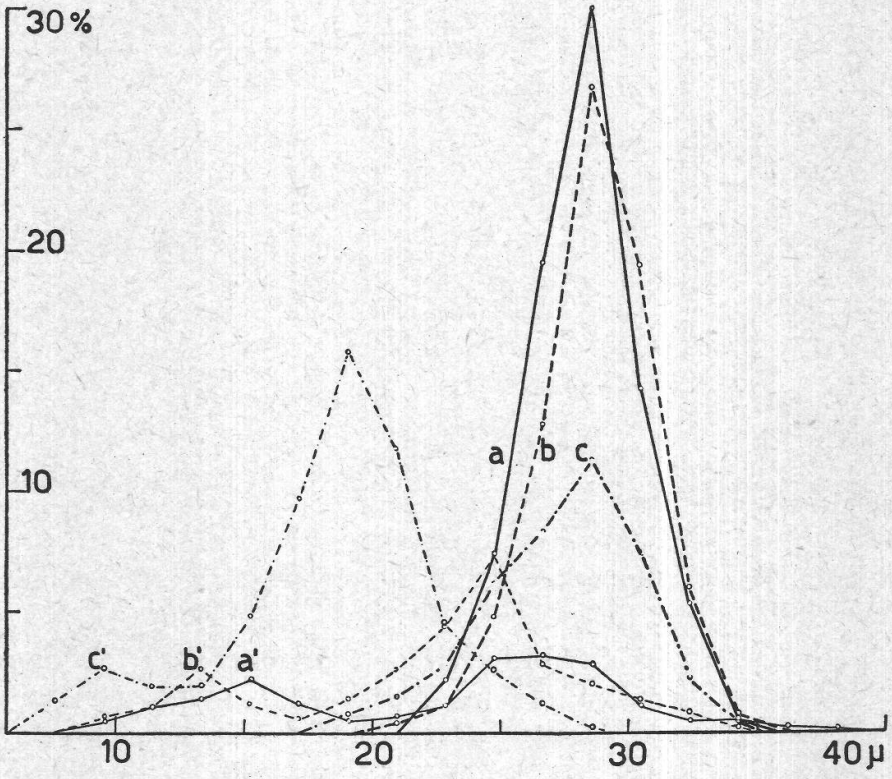
Verteilungskurven:	Guter Pollen	Schlechter Pollen
Ran. auricomus	a	a′
» *biformis*	b	b′
» *indecorus*	c	c′

bene Art von Colmar, haben alle 70—84 % guten Pollen, der sich auch in der Größe nur schwach unterscheidet. Noch kleiner sind die Unterschiede im Zwergpollen; ihr Anteil liegt zwischen 6 und 8 %. Diese letzte Gruppe besteht aus vier Arten, die sich im Gegensatz zu allen übrigen untersuchten Vertretern mit Hilfe des Pollenbildes nicht unterscheiden lassen.

In kritischen Formenkreisen, die von Art zu Art nur wenige gut faßbare Unterschiede zeigen, ist der Systematiker gerne bereit, mikroskopische Merkmale zur Diagnostik heranzuziehen. Es stellt sich uns daher die Frage, wieweit das Pollenbild in der *Auricomus*-Gruppe zu systematischen Zwecken verwendet werden darf.

Zuerst galt es, die Konstanz des Pollenbildes zu prüfen. Am Beispiel von *Ran. argoviensis,* Sulz, habe ich die Verteilungskurve des Pollens *a* von vier verschiedenen Antheren derselben Blüte und *b* von vier Blüten derselben Pflanze ermittelt und verglichen (Figuren 20, 21, Tabelle 4). — Es zeigt sich, daß im Falle *a* (Figur 20) noch beträchtliche Unterschiede bestehen, daß diese aber bei *b* zu einem großen Teil aufgehoben werden (Figur 21). Besonders der Grad der Mischkörnigkeit kann von Anthere zu Anthere stark variieren. Die Störungen wirken

sich in den einzelnen Antheren nicht gleich stark aus; ihre Summe pro Blüte ist aber innerhalb ein und derselben Pflanze ziemlich konstant. Der Mittelwert der guten Pollen zum Beispiel schwankt bei den einzelnen Antheren zwischen 29,0 und 30,3 μ, also in einem Bereiche von 1,3 μ, bei den einzelnen Blüten dagegen 28,9 und 29,6, also in einem Bereiche von nur 0,7 μ.



Figur 16.

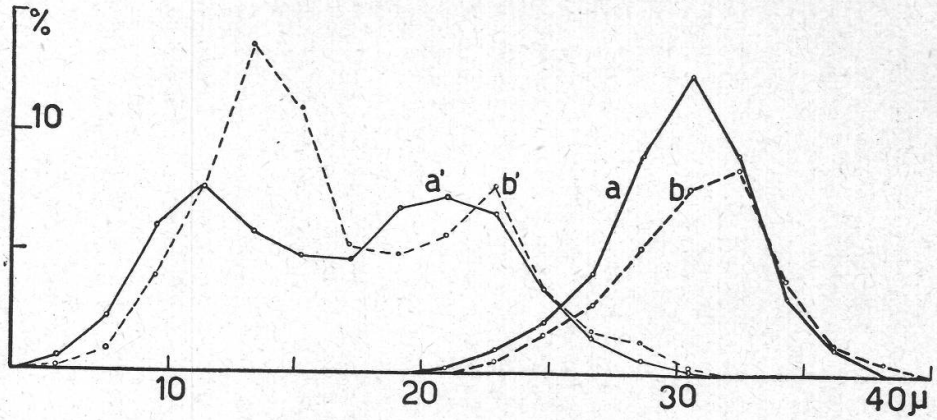
Verteilungskurven :	Guter Pollen	Schlechter Pollen
Ran. spec. inedit., Colmar	a	a′
» *Allemannii*	b	b′
» *cassubicus*	c	c′

Tabelle 4.

Pollencharakteristik einzelner Antheren und Blüten von *Ran. argoviensis*, Sulz.

Ran. argoviensis, Sulz	Schlechter Pollen				Guter Pollen			
	%	$\varnothing_{max_1}$	%	$\varnothing_{max_2}$	%	$\varnothing_{max}$	m	σ
		μ		μ		μ	μ	μ
Pflanze *a)*: 4 verschiedene Antheren der gleichen Blüte	14	13	45	25	41	30	30,2	4,4
	11	13	55	24	34	30	30,0	4,6
	9	13	59	25	32	30	30,2	4,3
	13	13	50	25	37	29	29,0	5,0
Pflanze *b)*: 4 verschiedene Blüten der gleichen Pflanze	18	13	35	25	47	29	28,9	3,8
	14	13	39	25	47	29	29,2	4,3
	16	13	37	25	47	29	29,1	3,3
	17	13	35	24	48	29	29,6	6,8

Um ein Bild vom Pollen einer einzelnen Pflanze zu erhalten, untersucht man daher ein Gemisch einer ganzen Blüte und nicht den Inhalt von einzelnen herausgegriffenen Antheren. Wie Tabelle 4 zeigt, können von Pflanze zu Pflanze wieder Unterschiede auftreten, wie sie zwischen Vertretern verschiedener Provenienzen vorkommen. Aus diesem Grunde

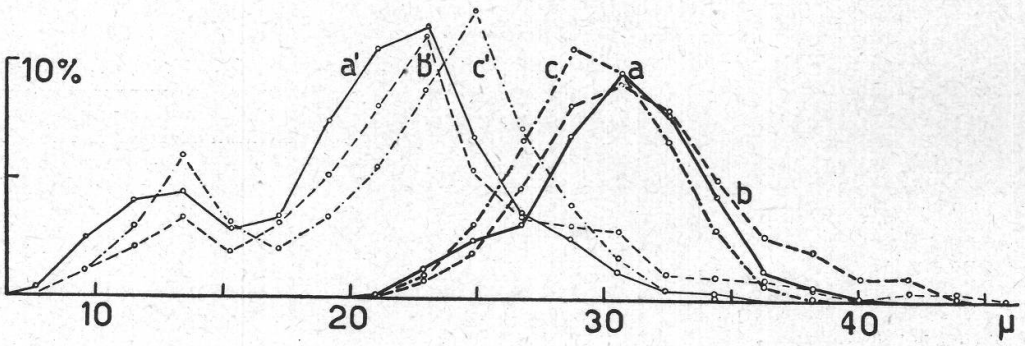


Figur 17.

Verteilungskurven:	Guter Pollen	Schlechter Pollen
Ran. megacarpus	a	a′
Ran. megacarpus var. *grandiflorus*	b	b′

ist es nötig, bei Pollenuntersuchungen immer ein Gemisch aus Blüten verschiedener Pflanzen zu verwenden.

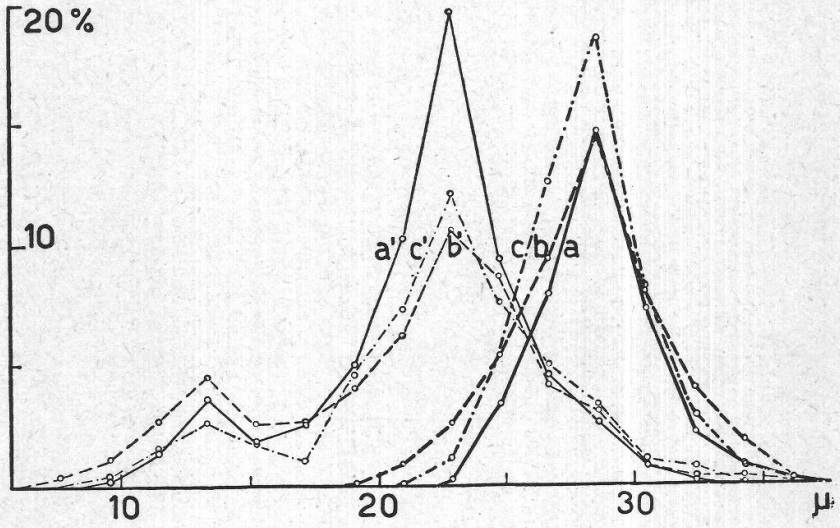
Nach dieser Methode wurden nun Vertreter verschiedener Provenienzen derselben Art untersucht. Dabei hat es sich gezeigt, daß es einerseits Arten gibt mit einem gut umschriebenen, von der Provenienz unabhängigen Pollenbild, wie zum Beispiel *Ran. cassubicifolius* (Tabelle 3). Diese Art ist auch morphologisch sehr einheitlich und gut zu fassen. Anderseits gibt es Arten, die leicht mutieren und infolgedessen schon äußerlich einen weniger einheitlichen Eindruck machen, zum Bei-



Figur 18.

Verteilungskurven:	Guter Pollen	Schlechter Pollen
Ran. argoviensis, Bözberg	a	a′
» » Klein-Laufenburg	b	b′
» » Sulz	c	c′

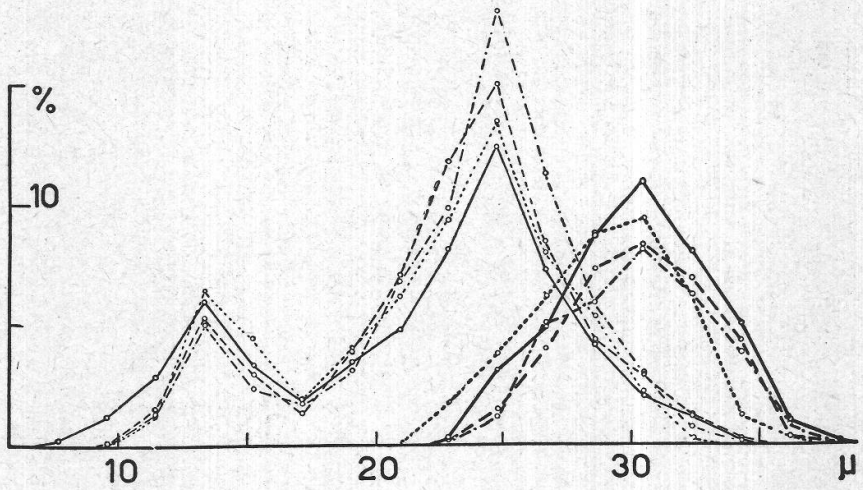
spiel *Ran. pseudocassubicus*. Von dieser Art wurden 6 verschiedene Typen untersucht: der Normaltypus von Brüglingen und einige von ihm abweichende, zum Teil sehr seltene Mutanten. Das Pollenbild hat wie der äußere Habitus heterogenen Charakter. Es zeigt sich auch hier die Neigung zu mutativen Veränderungen. Zwei Formen schließen sich noch



Figur 19.

Verteilungskurven :	Guter Pollen	Schlechter Pollen
Ran. argoviensis, Möhlin	a	a′
» » Oedenholz	b	b′
» » Basel	c	c′

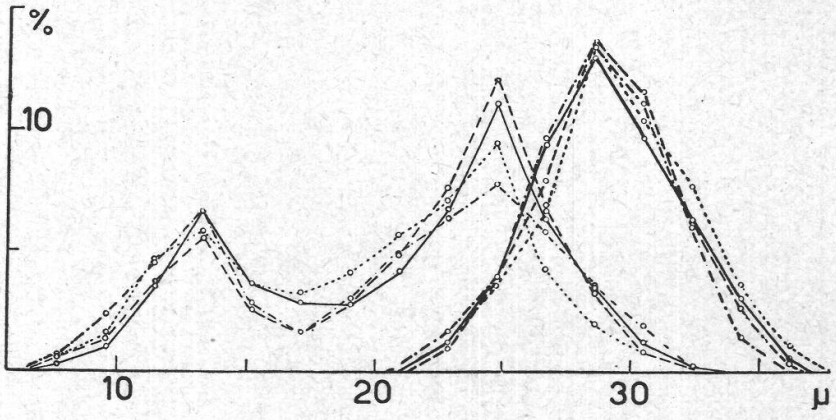
sehr eng an den Normaltypus an (Figur 22 *a*), andere dagegen weichen beträchtlich von ihm ab, zum Beispiel *Ran. pseudocassubicus* von Grenchen, der sich äußerlich in nichts vom Normaltypus unterscheidet



Figur 20.

Pollenverteilungskurven von Ran. *argoviensis,* Sulz. Dicke Kurven : guter Pollen, dünne Kurven : schlechter Pollen von vier verschiedenen Antheren derselben Blüte.

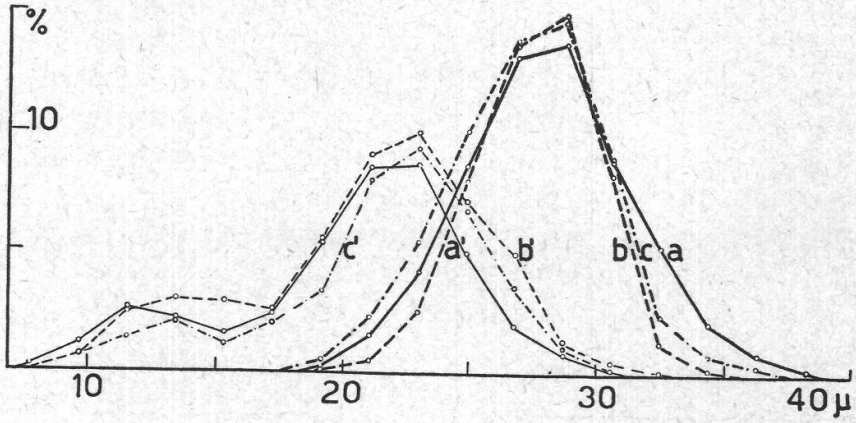
(Figur 23 *c*). Innerhalb solcher Arten, die leicht mutieren, können natürlich auch reine Pollenbildmutanten auftreten, Formen, die sich nur im Pollenbild unterscheiden. Diese beeinträchtigen den systematischen Wert des Pollenbildes. Ein Bestimmungsschlüssel für alle Arten des ganzen Formenkreises läßt sich daher an Hand des Pollenbildes nicht



Figur 21.

Pollenverteilungskurven von *Ran. argoviensis,* Sulz. Dicke Kurven : guter Pollen, dünne Kurven : schlechter Pollen von vier verschiedenen Blüten.

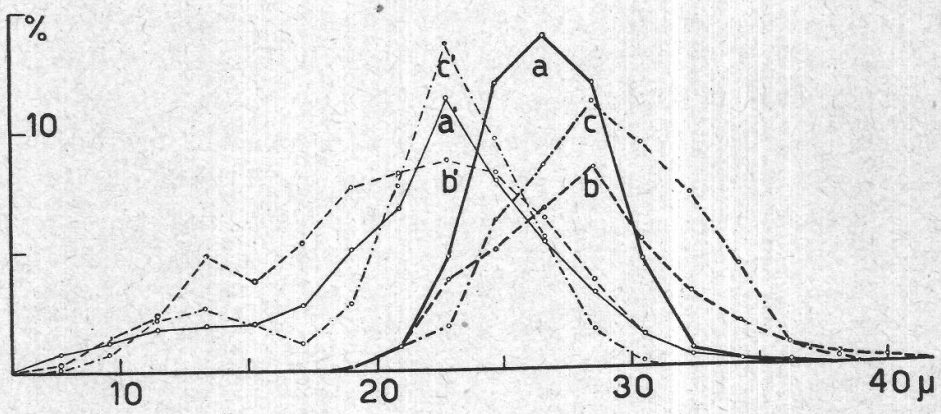
aufstellen. Das verlangen die Systematiker auch gar nicht; aber als Hilfsmittel zur Abklärung kritischer Fragen leistet das Pollenbild in Einzelfällen gute Dienste. *Ran. cassubicifolius* zum Beispiel läßt sich auf den ersten Blick am Pollen erkennen. Nahverwandte Arten wie *Ran. Allemannii* und *Ran. megacarpus* kann man mit Hilfe des Pollenbildes allein, ohne zu messen, leicht unterscheiden. Man braucht lediglich den prozentualen Anteil der guten und schlechten, bzw. der Zwergpollen



Figur 22.

Verteilungskurven :		Guter Pollen	Schlecht. Pol.
Ran. pseudocassubicus,	Brüglingen	a	a′
» »	Münchwilen 1	b	b′
» »	Münchwilen 2	c	c′

festzustellen. *Ran. Allemannii* hat zirka doppelt soviel guten und fünf- bis achtmal weniger Zwergpollen als *Ran. megacarpus.* — Diese Methode läßt sich auch bei Herbarmaterial anwenden; sie ist bequem, unabhängig vom Einschlußmittel und frei von Meßfehlern. Sie scheint mir daher als systematisches Hilfsmittel besonders geeignet.



Figur 23.

Verteilungskurven :		Guter Pollen	Schlechter Pollen
Ran. pseudocassubicus,	Soyhières	a	a′
» »	Münchwilen 1	b	b′
» »	Grenchen	c	c′

b) Beziehungen zwischen Pollenbild und Meiose.

Das Phänomen der Mischkörnigkeit ist ein Merkmal der ganzen *Auricomus*-Gruppe und kommt, wenn auch in sehr verschiedenem Maße, jeder einzelnen Art zu. Es ist die Folge von Störungen, die während der Entwicklung des Pollens auftreten. Wie im Kapitel « Sporogenese » gezeigt wurde, kommen solche zum Beispiel während der Meiose vor. Der Vergleich dieser meiotischen Störungen mit dem Pollenbild ist nun sehr aufschlußreich. Es besteht nämlich eine klare positive Korrelation zwischen dem Grad der meiotischen Störungen und der Frequenz der Zwergpollen. Diese sind bei *Ran. megacarpus* am häufigsten. Sie können 30—50 % der Gesamtpollenzahl ausmachen. Hier zeigt aber auch die Meiose am meisten Störungen. Polyaden sind häufiger als normale Tetraden. Demgegenüber sind bei *Ran. puberulus* mit nur 3 % Zwergpollen die Polyaden sehr selten. Die wenigen Karyomeren werden größtenteils in Tetradenkernen eingeschlossen; sie umgeben sich meistens nicht mit einer eigenen Zellwand. *Ran. cassubicifolius* endlich hat überhaupt keinen Zwergpollen. Die Kurve der schlechten Pollen ist eingipflig. Dementsprechend ist auch die Meiose hier am regelmäßigsten; Polyaden kommen nicht vor. Alle anderen untersuchten Typen haben eine mehr oder weniger gestörte Meiose und einen dementsprechenden Prozentsatz Zwergpollen. Dieser ist also ein direktes Maß für die Entwicklungsstörungen, die sich schon während der Meiose auswirken.

Die Kurve des schlechten Pollens weist aber noch ein zweites Maximum beim Pollen mit größerem Durchmesser auf. Es muß sich hier um Störungen handeln, die sich erst nach der Meiose, während der Wachstumsperiode des Pollens bemerkbar machen. Diese Verhältnisse wurden besonders bei *Ran. puberulus* untersucht. Die jungen, frisch aus dem Tetradenverband gelösten Pollenkörner sind einheitlich und erwecken einen guten Eindruck. Sie wachsen zunächst gleichmäßig bis zu einer Größe von 22 μ. Erst jetzt zeigen sich die Unterschiede bei den einzelnen Körnern. Bei den einen differenziert sich im Innern des Pollens eine Vakuole auf Kosten des Plasmas, welches zu einem dünnen Wandbelag reduziert werden kann. Die anderen, ungefähr 50 %, bleiben mit Plasma gefüllt. Nur diese entwickeln sich weiter und werden zu morphologisch guten Pollenkörnern. Alle anderen stellen sehr bald ihr Wachstum ein, nämlich beim oberen Maximum der Verteilungskurve des schlechten Pollens.

Zwischen Pollenbild und Pollenentwicklung bestehen enge Beziehungen. Die Frequenz des schlechten Pollens ist ein Maß für die Summe der Entwicklungsstörungen. Diese kommen in zwei besonders kritischen Phasen zum Durchbruch : zuerst während der Meiose; es entsteht der Zwergpollen, welcher das untere Maximum bildet. Während der Wachstumsperiode machen sich weitere Störungen bemerkbar, die zu größerem, aber leerem, deformiertem und zusammengeschrumpftem Pollen führen, welcher das obere Maximum des schlechten Pollens zur Folge hat.

c) Beziehungen zwischen Pollen- und Chromosomenbild.

Einerseits wurde in der *Auricomus-Gruppe* Polyploidie nachgewiesen, anderseits hat es sich gezeigt, daß zwischen Arten der gleichen Polyploidzahl Größenunterschiede der Chromosomen vorkommen. Damit sind die Voraussetzungen für Unterschiede in der Kerngröße geschaffen, und es ist zu erwarten, daß sich diese infolge der Kern/Plasma-Relation auf die Zellen- und damit auch auf die Pollengröße auswirken. *Ran. cassubicifolius,* die einzige diploide Art, hat, wie gezeigt wurde, weitaus den kleinsten Pollen. Bei den polyploiden Arten ist wichtig zu wissen, ob die beteiligten Genome gleicher oder verschiedener Natur sind, ob es sich um Auto- oder Allopolyploidie handelt. Diese Frage läßt sich an Hand des Chromosomenbildes nicht entscheiden. F. von Wettstein hat aber im Zusammenhang mit seinen « Untersuchungen zum Artbildungsproblem » (1940, S. 374—388) gezeigt, daß die Zellengröße eine Funktion der Polyploidzahl und des Polyploidcharakters ist. Bei Autopolyploiden ist die Zellengröße direkt proportional der Chromosomenzahl und damit auch der Zahl der Genome. Bei Allopolyploiden sind aber bei gleicher Chromosomenzahl die Zellen um so kleiner, je mehr verschiedene Genome beteiligt sind. Ein hexaploider Weizen mit drei

verschiedenen Genomen (fertil) hat kleinere Zellen als ein autotetraploider (steriler) Weizen. Ganz analoge Verhältnisse liegen bei *Ran. Allemannii* vor. Dieser hat kleinere Zellen (Tabelle 5) und besseren Pollen als die meisten tetraploiden Arten. Dieser Vergleich spricht sehr für Allopolyploidie von *Ran. Allemannii.*

Bei *Ran. stricticaulis* liegen die Verhältnisse etwas anders. Hier ist die Pollengröße nicht mehr proportional der Zellengröße, da bei der Meiose die fünf Gnome nicht gleichmäßig verteilt werden können. Der Pollen besitzt daher weniger als die Hälfte der somatischen Chromosomen und ist daher auch kleiner als man erwarten würde. Der Mittelwert der guten Pollen beträgt nur 25,5 μ, also weniger als bei allen tetraploiden Arten, trotzdem die somatischen Zellen etwas größer sind als der Durchschnitt der Tetraploiden. Aus der Pollengröße lassen sich auf einen bestimmten Polyploidcharakter nur dann Schlüsse ziehen, wenn ein hoher Prozentsatz an guten Pollen vorliegt und dadurch eine relativ schwach gestörte Meiose zum Ausdruck kommt.

Tabelle 5.

Durchschnittliche Zellengröße in μ aus Wurzelspitzen.

Art	2n = 16	2n = 32	2n = 40	2n = 48
Ran. cassubicifolius	14			
» *alnetorum*		19		
» *argoviensis*		21		
» *auricomus*		21		
» *biformis*		18		
» *cassubicus*		17		
» *indecorus*		16		
» *megacarpus*		21		
» » var. *grandiflorus*		22		
» *pseudocassubicus*		18		
» *puberulus*		18		
» *stricticaulis*			20	
» *Allemannii*				16

d) Pollenkeimung.

Es gibt Angiospermengattungen, deren Pollen sehr leicht keimt. Bei anderen gelingt die künstliche Keimung nur sehr schwer. Zu den letzteren gehört auch der Formenkreis von *Ran. auricomus.* Um die für die Keimung günstigen Bedingungen zu finden, wurden in Vorversuchen verschiedene Nährböden und Lösungen auf ihre Eignung geprüft: zuerst Rohrzuckerlösungen mit Konzentrationen von 5—25 %. Ein Zusatz von 1,5 % Agar oder Gelatine hat diese Nährlösungen zu Nährböden verfestigt. Schließlich wurde der Einfluß von zugesetzten keimungsfördern-

den Stoffen, wie Heteroauxin und Narbenextrakt, geprüft. Die Reizschwelle des Heteroauxins liegt bei einer Konzentration von 10^{-8}. Eine solche von 10^{-6} wirkt bereits toxisch. Im Bereich dazwischen stimuliert Heteroauxin die Pollenkeimung schwach. Noch günstiger wirkt ein Zusatz von Narbenextrakt. — Diese Vorversuche führten zur Wahl eines Rohrzuckergelatine-Nährbodens mit Narbenzusatz.

Herstellung und Verwendung der Nährböden :

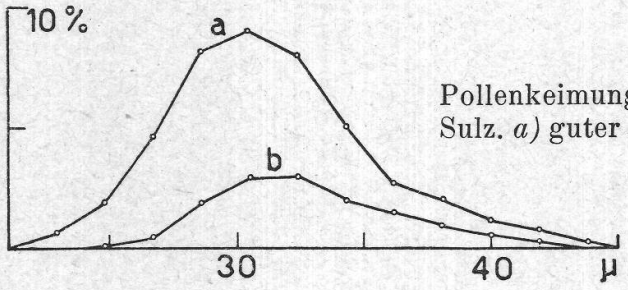
In den 5-, 10-, 15-, 20- und 25prozentigen Rohrzuckerlösungen werden je 1,5 % Gelatine aufgeschmolzen. Nach einem Zusatz von zerquetschten Narben wird heiß filtriert. Nun taucht man je zwei durch einen Wassertropfen zusammengehaltene, fettfreie Objektträger in die noch heiße Schmelze, läßt abtropfen und erkalten. Dann sind die Objektträger einseitig mit einem dünnen Film von Zuckergelatine überzogen. Auf diesen werden nun die frischen Pollen von Blüten verschiedener Pflanzen ausgesät. Sie müssen auf der Oberfläche liegenbleiben und dürfen nicht einsinken. Die besäten Objektträger bringt man in eine Feuchtkammer und kontrolliert nach 20—24 Stunden unter dem Mikroskop das Wachstum der Pollenschläuche und fixiert im günstigen Moment. Dazu wurde das sogenannte mittlere Gemisch von Nawaschin verwendet : 100 cc 1 %ige Chromsäure, 10 cc Eisessig, 20 cc Formol, 175 cc Wasser. Diesen Fixator läßt man zuerst zwei Minuten mit einem Zusatz von 5 % Rohrzucker einwirken, um das Platzen der Pollenschläuche zu verhindern. Dann wird im Gemisch ohne Zucker noch zwei Stunden fixiert. Die Objekte werden nun im fließenden Wasser eine Stunde ausgewaschen und wie Mikrotomschnitte zu Dauerpräparaten verarbeitet : mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Als Feuchtkammer, Fixier- und Färbschalen und Auswaschtrog wurden Siebert-Färbschalen verwendet.

Keimung der Pollen.

Während der kurzen Blütezeit konnten mehr als 100 Dauerpräparate hergestellt werden. Diese dienten später zur Untersuchung sowohl des Pollenbildes als auch der Pollenkeimung. Wie oben bereits beschrieben, wurden je 1000 Pollenkörner gemessen und ihre Verteilungskurven ermittelt. Der schlecht aussehende Pollen keimt natürlich nicht, aber auch der morphologisch gute nur zu einem kleinen Teil. Der letztere besteht also aus gut aussehenden, sowohl gekeimten als auch ungekeimten Körnern.

Wie schon der morphologisch gute Pollen bildet auch der gekeimte eine eingipflige Verteilungskurve. Das Maximum liegt aber hier bei etwas größerem Durchmesser als dort; es ist auf der Abszisse nach rechts verschoben (Figur 24, Tabelle 6). Daraus geht hervor, daß der Pollen mit der maximalen Keimfähigkeit nicht zugleich der häufigste

ist. Das zeigt weiter, daß nicht aller äußerlich homogener Pollen physiologisch auch gleichwertig ist, sonst müßten die beiden Kurvenmaxima die gleiche Abszisse haben. Ihre gegenseitige Verschiebung beträgt aber bei den tetraploiden Arten im Durchschnitt 1 μ, beim diploiden *Ran. cassubicifolius* nur 0,4 μ. Es machen sich also beim guten Pollen noch schwache physiologische Störungen bemerkbar, die



Figur 24.
Pollenkeimung von *Ran. argoviensis*, Sulz. *a)* guter Pollen, *b)* davon gekeimter Pollen.

einerseits das Wachstum ein wenig beeinträchtigen und anderseits die Keimung erschweren.

Die Totalzahl der gekeimten Pollen ist kein absolutes Maß für die Keimfähigkeit; sie liefert nur Vergleichswerte, da die optimalen Keimungsbedingungen künstlich sehr schwer zu finden sind. Immerhin läßt die Tatsache, daß der morphologisch gute Pollen physiologisch gestört sein kann, erkennen, daß dieser auch im Idealfall nicht vollständig keimen würde.

Tabelle 6.

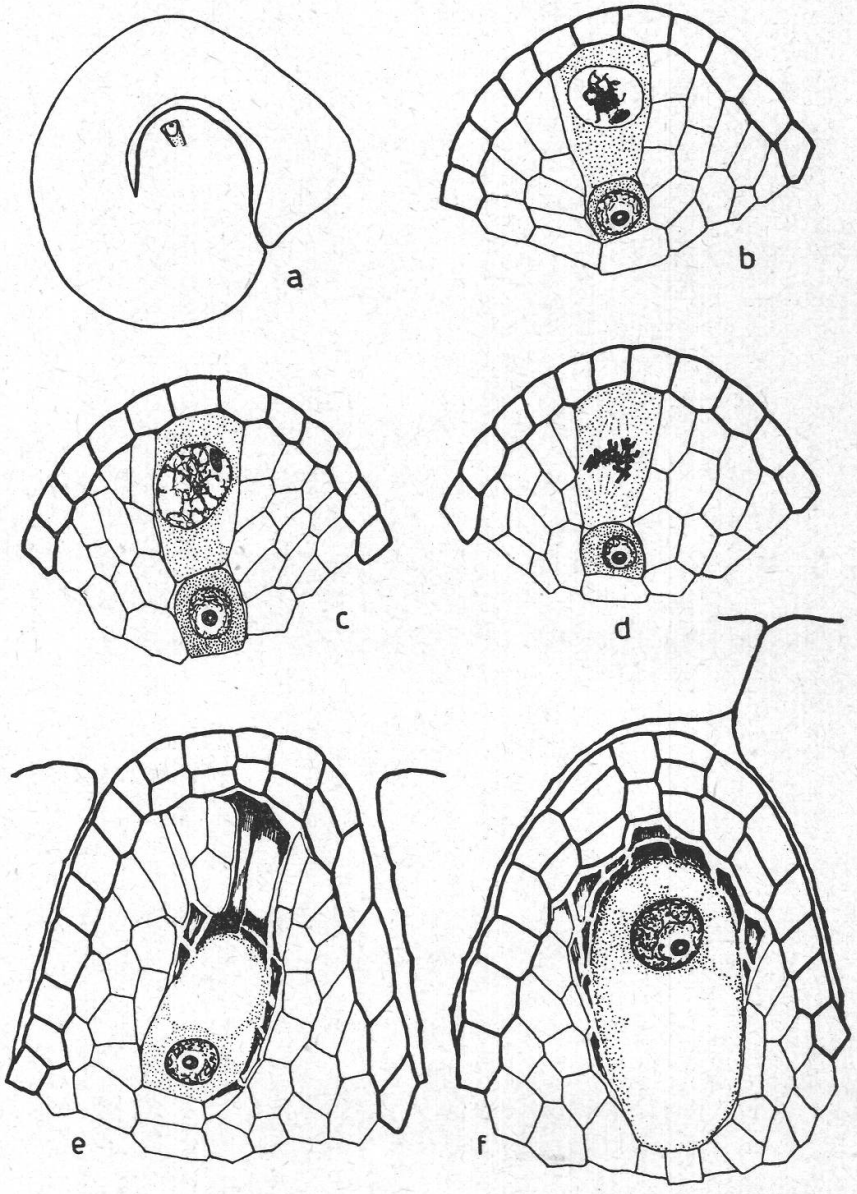
Die Keimung des morphologisch guten Pollens.

Art	Guter Pollen			Gekeimter Pollen		
	%	m	σ	%	m	σ
		μ	μ		μ	μ
Ran. argoviensis, Bözberg	39	30,6	4,5	11	31,4	2,1
» *auricomus*, Rümlang	31	29,2	3,6	2	30,1	2,4
» *biformis*, Sissach	65	28,5	2,7	3	30,2	1,7
» *cassubicus*, Kaunas	41	27,6	3,1	2	29,2	1,8
» *cassubicifolius*, Horbachwald	95	23,8	2,1	38	24,2	2,1
» *megacarpus*, Rümlang	42	30,1	2,7	4	30,1	2,4
» » var. *grandiflorus*	32	30,8	3,1	4	31,6	2,0
» *pseudocassubicus*, Brüglingen	59	28,0	3,4	5	29,0	2,1
» *puberulus*, Schaffhausen	50	27,8	2,7	6	29,3	1,9

4. Die Entwicklung des weiblichen Gametophyten.

Über die Herleitung und Entwicklung des Embryosackes der *Auricomi* finden sich in der Literatur noch keine Angaben. Die Erfahrungen auf dem Gebiet der entwicklungsgeschichtlichen Forschung bei anderen

apogamen Angiospermen haben aber gezeigt, daß sich solche Untersuchungen auf ein sehr reichhaltiges Material stützen müssen. Aus technischen Gründen ist es unmöglich, die ganze Entwicklung an einem einzigen Objekt zu studieren; sie muß aus einer lückenlosen Serie von fixierten Momentanstadien rekonstruiert werden. Zu diesem Zwecke wurden von 9 Arten der *Auricomus*-Gruppe eine große Zahl von Blüten-

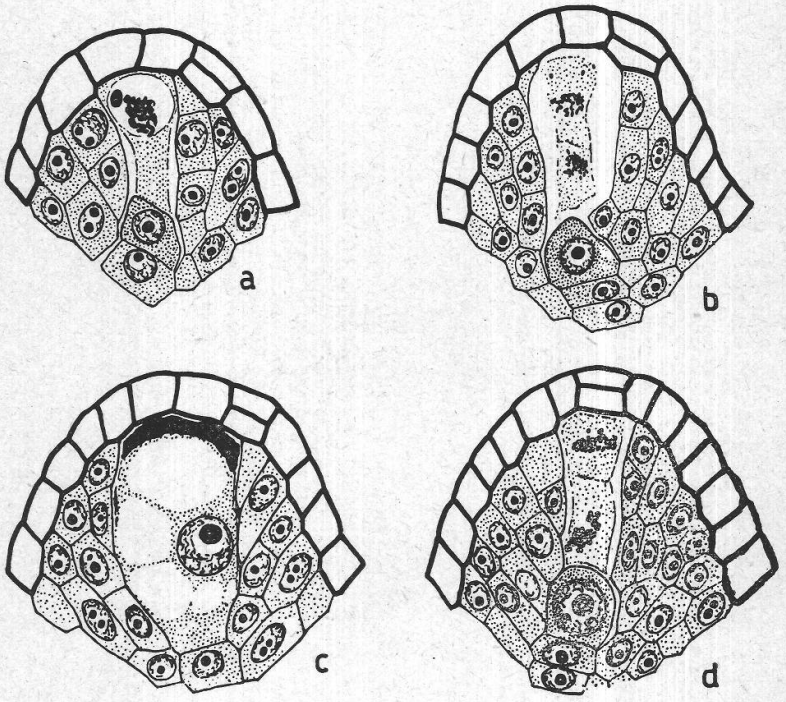


Figur 25.

Embroysackentwicklung von *Ran. puberulus*. *a)* Fruchtblatt vor der Verwachsung; *b)* Nuzellus mit Embryosackmutterzelle in Synapsis, apospore Embryosackinitiale; *c)* Auflockerung der Synapsis; *d)* Metaphase der ersten Reduktionsteilung; *e)* und *f)* einkerniger aposporer Embryosack. Integument geschlossen. Vergr. *a)* 100, *b—f)* 450.

knospen in verschiedenen Entwicklungsstadien fixiert und nach der Mikrotomtechnik zu Dauerpräparaten verarbeitet. Die Untersuchungen erstrecken sich auf über 1000 Fruchtknoten.

Die Embryosackentwicklung ist bei allen diesbezüglich untersuchten Arten (Tabelle 1) in allen wesentlichen Punkten gleich. Bevor sich das Fruchtblatt zum Fruchtknoten geschlossen hat, läßt sich an seinem

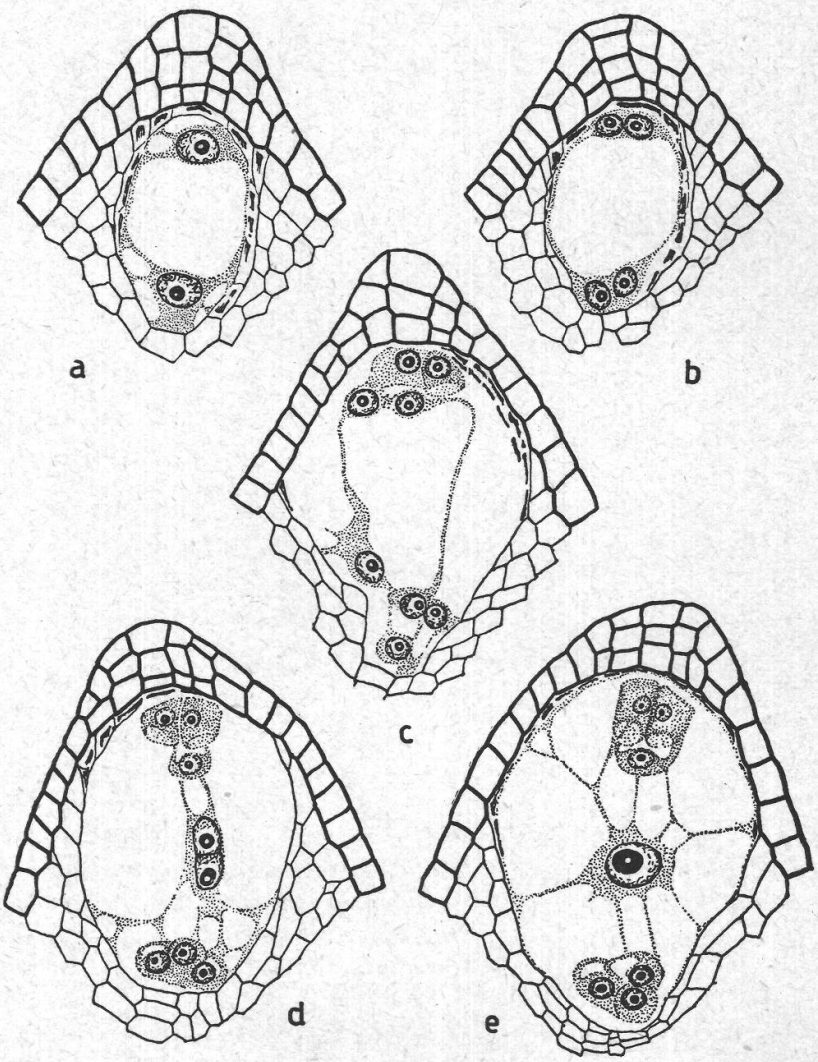


Figur 26.

Embryosackentwicklung. *a—c) Ran. auricomus; d) Ran. argoviensis; a)* Embryosackmutterzelle in Synapsis; *b)* und *d)* Embryosackmutterzelle am Ende der ersten Reduktionsteilung in degeneriertem Zustand. Eine basale somatische Zelle im Nuzellus wächst heran. *c)* Die apospore Embryosackinitiale hat den Platz der Embryosackmutterzelle eingenommen. Vergr. 450.

Grunde der Nuzellushöcker schon deutlich erkennen. Er ist mehrzellig und von einer einschichtigen Epidermis überzogen. In der subepidermalen Schicht beginnt nun die Differenzierung des sporogenen Gewebes. Eine zentral gelegene Zelle entwickelt sich direkt, ohne Abgabe einer Tapetenzelle, zur Embryosackmutterzelle, welche sich schon im Prophase-Stadium, besonders deutlich aber während der Synapsis ihres Kernes als solche zu erkennen gibt (Figuren 25 *b*, 26 *a*). Damit ist eine Meiose eingeleitet, die aber immer stark gestört ist und nie zu Ende geführt wird. Nach der lang andauernden Synapsis lockert sich die Chromatinmasse auf (Figur 25 *c*). Es kommt aber nie zur Verteilung von typischen Diakinesechromosomen auf der Kernwand. Mehr oder weniger kontrahierte und unter sich meistens zusammenhängende Ele-

mente ordnen sich direkt in einer Äquatorialplatte zur Metaphase der ersten Reduktionsteilung. Bei den meisten Arten wirken sich bereits in diesem Stadium die Entwicklungsstörungen letal aus; die Chromatinmasse löst sich auf; der Plasmakörper schrumpft zusammen; die Embryosackmutterzelle degeneriert. Bei *Ran. argoviensis* und *auricomus* (Figur 26) bleibt sie am längsten erhalten. Ihr Kern kann die erste Reduk-



Figur 27.
Die Entwicklung des Embryosackes von *Ran. pseudocassubicus*. *a)* 2 kerniger Embryosack, umgeben von degenerierten Zellen; *b)* 4kerniger Embryosack; *c)* 8kerniger Embryosack mit beginnender Gruppierung der Kerne; *d)* fertiger 8kerniger Embryosack mit unverschmolzenen Polkernen; *e)* Polkerne verschmolzen. Vergr. 250.

tionsteilung, wenn auch stark gestört und unvollständig, doch noch mitmachen. Es werden Kurzchromosomen, meist Univalente, gebildet. Ihre Zahl läßt sich nicht genau feststellen. Es sind meistens 20—30 Elemente vorhanden. Diese verteilen sich ziemlich gleichmäßig auf die beiden

Tochterkerne, und es kommt dabei nicht selten zu Chromatineliminationen. Während der Anaphase setzen auch bei diesen Arten die Degenerationserscheinungen entscheidend ein. Es werden keine Interkinesekerne gebildet; das Chromatin bleibt aufgelockert und stellt seine Entwicklung ein.

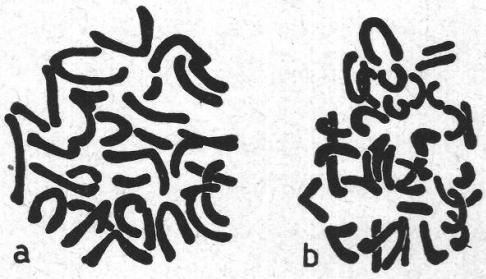
Gleichzeitig mit der Degeneration der Embroysackmutterzelle beginnen sich die axialen Epidermiszellen periklin zu teilen und eine mehrschichtige Kalotte zu bilden. Nun wird auch das Integument angelegt, das rasch längs des Nuzellus emporwächst und sich in der Mikropylengegend über der Epidermiskalotte schließt.

Unterdessen ist eine somatische Zelle des Nuzellus zu beträchtlicher Größe herangewachsen. Ihr Kern ist ebenfalls auffallend groß, und ihr Zytoplasma beginnt sich zu vakuolisieren. Beim weiteren Wachstum entsteht eine große zentrale Vakuole. Die Riesenzelle, eine typische Embryosackinitialzelle, wächst von unten in den Hohlraum hinein, der durch das Degenerieren der Embryosackmutterzelle entstanden ist, und füllt ihn bald vollständig aus. Dabei werden die Reste der Embryosackmutterzelle gegen die Epidermis gepreßt; sie sind dort noch lange zu verfolgen. Die somatische Zelle wächst auf Kosten ihrer Umgebung weiter und wird durch drei aufeinanderfolgende mitotische Kernteilungen 8kernig (Figur 27). Diese Kerne, die zuerst im plasmatischen Wandbelag des Embryosackes verteilt liegen, gruppieren sich zu einem Eiappart, zu zwei Polkernen und zu drei Antipoden (Figur 27 *d*).

An Stelle der archesporialen Embryosackmutterzelle, die aus dem sporogenen Gewebe entsteht, aber im Laufe der Entwicklung degeneriert, wächst also eine rein somatische Zelle aus der Chalazaregion zu einem normal aussehenden 8kernigen Embryosack heran. Eine solche Ersatzfunktion bezeichnet man nach Winkler, Rosenberg u. a. als Aposporie.

Die apospore Embryosackinitiale läßt sich schon sehr früh erkennen. Zur Zeit der Synapsis der Embryosackmutterzelle oder schon vorher zeichnet sie sich durch eine stärkere Färbbarkeit des Plasmas, einen großen Kern und einen besonders großen Nukleolus aus. Sie ist meistens das oberste Glied einer axialen Zellreihe im Nuzellus und steht mit der darunterliegenden Zelle in direkter Verbindung. Ihre Abstammung vom somatischen Gewebe ist schon dadurch erwiesen. Ihr Kern besitzt auch die somatische Chromosomenzahl. Es ist also keine Reduktionsteilung vorausgegangen, und eine solche findet auch im Embryosack nicht mehr statt. Bei *Ran. polonicus* konnten die 32 somatischen Chromosomen nach dem zweiten Teilungsschritt in einer Chromosomenplatte des Embryosackes nachgewiesen werden (Figur 28). In allen Teilungen werden die für die Mitose typischen Langchromosomen gebildet. Trotz seiner aposporen Herkunft unterscheidet sich der fertige Gametophyt äußerlich nicht von einem normalsexuell entstandenen

8kernigen Embryosack. Der Eiapparat ist 3kernig. Er besteht aus zwei typischen Synergiden und einer Eizelle mit einer großen Vakuole. Alle drei Kerne des Eiapparates sind relativ klein und lassen sich mit Hämatoxylin und Gentianaviolett sehr schwer färben. Am auffälligsten ist die Antipodengruppe. Ihre Kerne sind groß und färben sich sehr leicht. Sie zeigen immer eine charakteristische grobe Granularstruktur des Chro-



Figur 28.
Ran. polonicus. a) Somatische Platte aus dem Nuzellus mit 2n = 32. *b)* Somatische Platte aus dem Embryosack mit ebenfalls 32 Chromosomen. Vergr. 2500.

matins. — Mitten im großen Zellsaftraum des Embryosackes hängen an Plasmafäden die beiden Polkerne. Sie legen sich aneinander und verschmelzen noch bevor oder während sich die Blüte öffnet. Der reife Embryosack ist daher nicht mehr 8-, sondern 7kernig.

Für die Entwicklung der Embryosäcke der *Auricomi* sind also zwei Phasen kennzeichnend : 1. eine frühe und vollständige Degeneration der archesporialen Embryosackmutterzellen und 2. das Auftreten eines aposporen Ersatzembryosackes. Während sich die erste Phase regelmäßig abspielt, kann die zweite früher oder später aufhören. Die Initiale des Ersatzembryosackes ist zwar noch zu erkennen; sie bleibt aber klein und einkernig. In diesen Fällen wird kein fertiger Embryosack angelegt, und die Samenanlagen degenerieren. Dies kommt besonders bei *Ran. biformis* häufig vor. — Ferner wird bei allen Arten gelegentlich beobachtet, daß sich statt der obersten, an das Archespor grenzenden, eine tiefere, im Nuzellus gelegene Zelle zu einem aposporen Embryosack entwickelt. Es ist aber immer eine Zelle der Chalazaregion.

In diesem Zusammenhang müssen als weitere Anomalien auch die unregelmäßigen Embryosäcke erwähnt werden. Hier handelt es sich in erster Linie um falsch gepolte Embryosäcke, bei denen sich die Antipoden in der Mikropylen- und der Eiapparat in der Chalazaregion befindet. Die beiden Gruppen lassen sich an Größe, Form und Färbbarkeit der Kerne deutlich erkennen. Schließlich können einzelne Kerne fehlen, was gewöhnlich ein- bis zweikernige Eiapparate zur Folge hat. All diese Ausnahmen sind relativ selten, können aber bei allen untersuchten Arten vorkommen.

5. Endosperm- und Embryoentwicklung.

Die Kreuzungsversuche (Koch 1933, Rozanova 1932) haben gezeigt :

1. Bestäubung ist notwendig für die Samenbildung.

2. Die F_1-Nachkommen sämtlicher, auch der reziproken Kreuzungen, sind absolut metromorph und spalten in der F_2-Generation nicht auf. Sie sind also genotypisch und nicht nur phänotypisch muttergleich. Eine Beteiligung des männlichen Genoms ist daher ausgeschlossen. Diese Tatsachen sprechen entgegen der Ansicht Böchers (1938) für induzierte Apomixis. Die Embryoentwicklung wird durch die Bestäubung, d. h. durch den Pollenschlauch oder durch seinen Inhalt ausgelöst. Dieser Spezialfall induzierter Apomixis wird seit Focke (1881) als *Pseudogamie* bezeichnet, wenn sich eine Eizelle (ohne Befruchtung) zu einem Embryo entwickelt. Gentscheff und Gustafsson (1940) haben aber gezeigt, daß bei pseudogamen Potentillen die Endospermbefruchtung obligat sein kann. Die apomiktische Entwicklung der Eizelle wird entweder direkt durch den Pollenschlauch oder durch das gebildete Endosperm ausgelöst. Sie kann auch autonom erfolgen, ist aber für die Weiterentwicklung immer vom Nährgewebe Endosperm abhängig (Rutishauser, 1942).

Unter dem Begriff Pseudogamie werden heute eine ganze Anzahl Entwicklungsmodi zusammengefaßt, die gekennzeichnet sind durch eine Embryoentwicklung aus einer Eizelle, ohne deren Befruchtung durch einen männlichen Kern, aber durch irgendeine direkte oder indirekte Abhängigkeit der Samenbildung von der Pollination. — Durch die oben erwähnten Kreuzungsversuche von Koch und Rozanova ist für die *Ranunculi* ein pseudogamer Entwicklungsmodus wahrscheinlich gemacht worden; er ist aber noch nicht bewiesen, da immer noch induzierte Nuzellarembryonie möglich wäre. Pseudogamie kann nur auf zytologisch-embryologischem Wege nachgewiesen werden. Für eine genaue Untersuchung muß neben bestäubtem Material auch unbestäubtes, d. h. männlich kastriertes Material herangezogen werden.

a) Kastrations- und Bestäubungsversuche.

Im Frühjahr 1941 wurden von 8 Arten der *Auricomus*-Gruppe (Tabelle 1) je 50 Blüten kurz vor dem Aufblühen männlich kastriert. Dabei habe ich mich zuerst überzeugt, daß noch keine Anthere geplatzt war; dann wurden mittels einer sterilen Pinzette die Antheren entfernt, auf eine schwarze Unterlage gebracht und nochmals unter der Lupe kontrolliert, ob während dieser Operation keine Theka gesprungen sei. Über jede kastrierte Blüte wurde nun eine Zellophanröhre gestülpt und diese oben und unten mit einem Wattebausch gegen Pollenzutritt verschlossen. Auf diese Weise war jede ungewollte Bestäubung ausgeschlossen; die Blüten hatten Luft und Licht und haben sich daher auch normal entwickelt. Nach 3—4 Tagen waren sie bestäubungsreif. In diesem Moment wurden 30 Blüten bestäubt und wieder isoliert, während die

anderen 20 Stück isoliert gelassen wurden. Von den bestäubten wie von den unbestäubten Blüten wurden nun in regelmäßigen Zeitabständen Proben fixiert, und zwar von den unbestäubten Blüten täglich vom ersten bis zum zehnten Tage. Vom bestäubten Material wurden anfangs in 6-, später in 12stündigen Intervallen und vom vierten bis zehnten Tage an täglich einzelne Blüten fixiert.

Daneben habe ich von jeder Sorte, von den bestäubten und unbestäubten Blüten eine Anzahl als Kontrolle stehen gelassen. Die kastrierten und nicht bestäubten Blüten degenerierten ausnahmslos, während die bestäubten Blüten in wechselnder Menge keimfähige Samen bildeten.

b) Der Embryosack in bestäubten und unbestäubten Blüten.

In beiden Fällen verhalten sich alle 8 Arten (Tabelle 1) unter sich gleich. Für *Ran. megacarpus* sind die Verhältnisse in Tabelle 7 zusammengestellt. Zur Zeit der Bestäubung ist der Embryosack 7kernig. Zwei Synergiden und eine Eizelle mit einer großen Vakuole bilden den Eiapparat. Ihm gegenüber sitzen die drei großen Antipoden. In der Mitte des Embryosackes hängt an Plasmafäden der sekundäre Embryosackkern. Seine beiden Nukleolen sind eben in Verschmelzung begriffen.

Sechs Stunden nach der Bestäubung hat sich an diesen Verhältnissen noch nicht viel geändert. Die unverschmolzenen Nukleolen im sekundären Embryosackkern werden etwas seltener. Der Eiapparat ist scheinbar noch intakt, doch deutet eine stärkere Färbbarkeit des Synergidenplasmas eine Änderung an, deren Charakter zu dieser Zeit noch nicht erkannt werden kann. Auch die Synergidenkerne haben ihre Form etwas geändert; sie sind nicht mehr rund, sondern länglich.

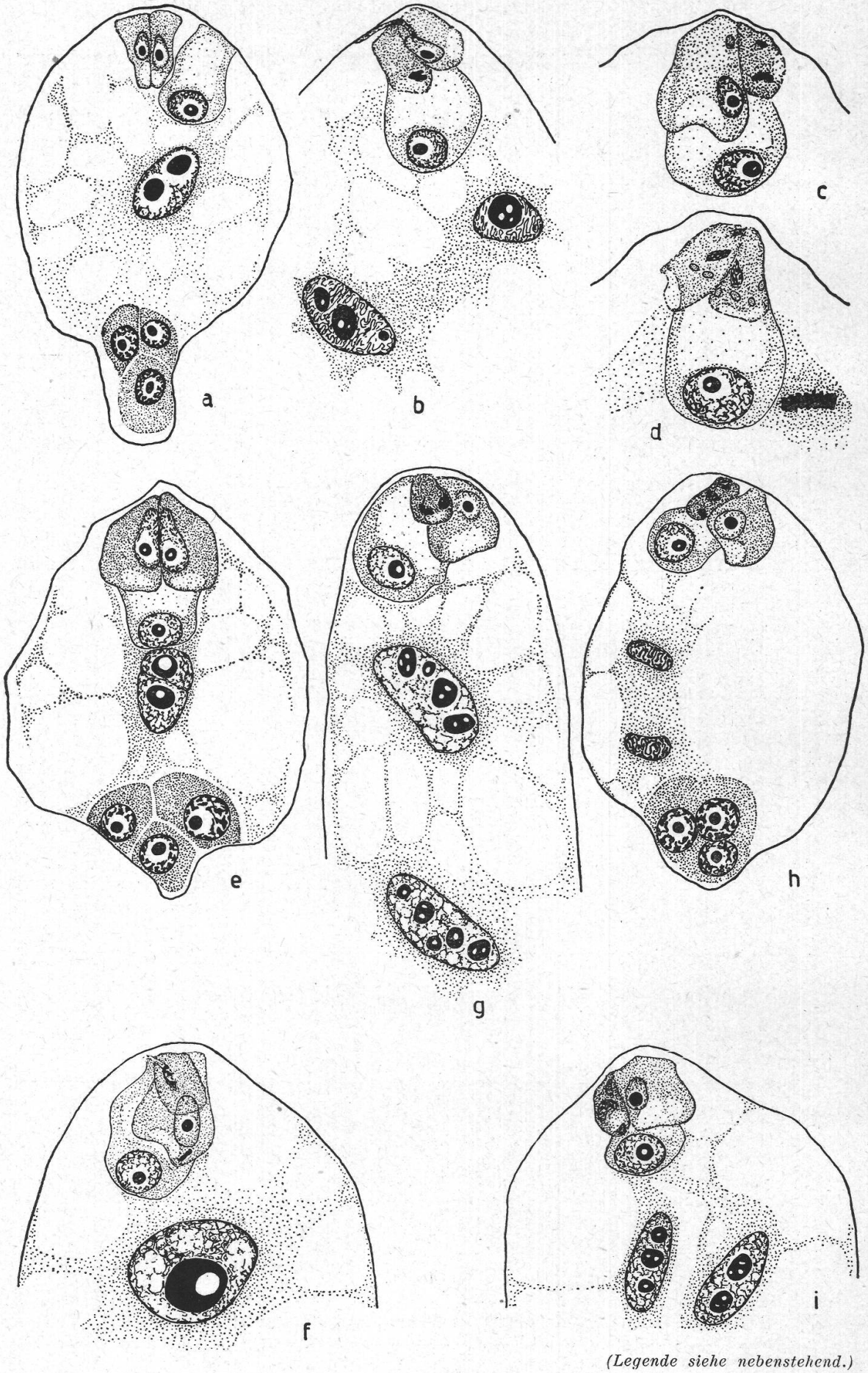
Nach 12 Stunden ist der Einfluß der Bestäubung bereits deutlicher; die Synergidenkerne sind ausgesprochen langgestreckt. Nach 24 Stunden ist meistens schon eine Synergide degeneriert; ihr Plasma ist zusammengeschrumpft und färbt sich tief schwarz. Ihr Kern ist deformiert oder bereits aufgelöst. Bis zu diesem Zeitpunkt konnten noch keine Pollenschläuche oder männlichen Kerne im Embryosack festgestellt werden. Erst nach 36 Stunden findet man ganz vereinzelt in den Synergiden stark färbbare Gebilde, die als Pollenschläuche oder männliche Kerne angesehen werden müssen (Figur 29 *b*, *f*). Figur 29 *d* zeigt einen Eiapparat mit sechs männlichen Kernen neben den zwei degenerierten Synergidenkernen. Es müssen hier mindestens drei Pollenschläuche eingedrungen sein.

Außer in den Synergiden konnten im Embryosack nie Pollenschläuche oder männliche Kerne beobachtet werden. Auch hier sind sie selten, und trotzdem degeneriert regelmäßig innerhalb 24—36 Stunden nach der Bestäubung eine der beiden Synergiden. Die andere folgt ihr

Tabelle 7.

Synergiden und Endosperm von *Ran. megacarpus* in bestäubten und unbestäubten Blüten.

Zahl der Endospermkerne			1			2			4			8			16			32			64			128			Total		
Degenerierte Synergiden			0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2	0	1	2
Zeit nach der Bestäubungsreife in Tagen	mit Bestäubung	1/4	16	3																							16	3	
		1/2	10	8																							10	8	
		3/4	7	8	2																						7	8	2
		1	2	10	2																						2	10	2
		1 1/4	2	6			15	3																			2	21	3
		1 1/2	2	1	1		2			2	1																2	5	2
		1 3/4	2	1	1		2				1																2	3	2
		2		1	1		3	1		1	2																	5	4
		3								1	1		9	7														10	8
		4								1						3			5	4								9	4
		5											1			1	1		17	4								20	5
		6																		1		1	1			6		1	8
		7																					2			6			8
	ohne Bestäubung	1	10																								10		
		3	15	1																							15	1	
		6	20	1																							20	1	



(Legende siehe nebenstehend.)

nach 3—6 Tagen. Die rasche Degeneration der ersten Synergide kann nur als Folge der Bestäubung angesehen werden; denn zwischen diesen beiden Erscheinungen besteht eine eindeutige, positive Korrelation (Tabelle 7), und im Falle der Nichtbestäubung bleiben regelmäßig beide Synergiden erhalten.

c) Die Bildung des Endosperms.

Gleichzeitig mit der Degeneration der ersten Synergide bereitet sich in den bestäubten Blüten der sekundäre Embryosackkern zur ersten Endospermteilung vor, indem er zu einer auffallenden Größe heranwächst. Figur 29 *f* zeigt einen solchen mit einem Durchmesser von 40 μ. Nach 1—2 Tagen findet man die ersten Chromosomenplatten oder bereits ein 2kerniges Endosperm. Nun folgen rasch weitere simultane Teilungsschritte (Figur 30). Nach drei Tagen ist das Endosperm bereits 8kernig. Die Zahl der Kerne wird nun täglich durch einen weiteren Teilungsschritt verdoppelt, so daß das Endosperm nach 10 Tagen 1024 Kerne aufweist.

Das Endosperm wird nuklear angelegt. Nach der ersten Teilung sind die Kerne zunächst rundlich und besitzen oft nur einen einzigen Nukleolus (Figur 29 *b*). Sie liegen in Plasmasträngen im Innern des Embryosackes und sind mit Plasmafäden an seiner Wand verankert. Durch das Wachstum des Embryosackes werden die Plasmastränge gestreckt und damit auch die Endospermkerne; diese werden länglich; ihre Nukleolen teilen sich in 2—5 Stücke (Figuren 29 *g*, *i* und 31 *a*). Es entstehen schließlich Kernfiguren, die an Amitosen erinnern. Daß es sich jedoch um echte Mitosekerne handelt, geht aus den folgenden Über-

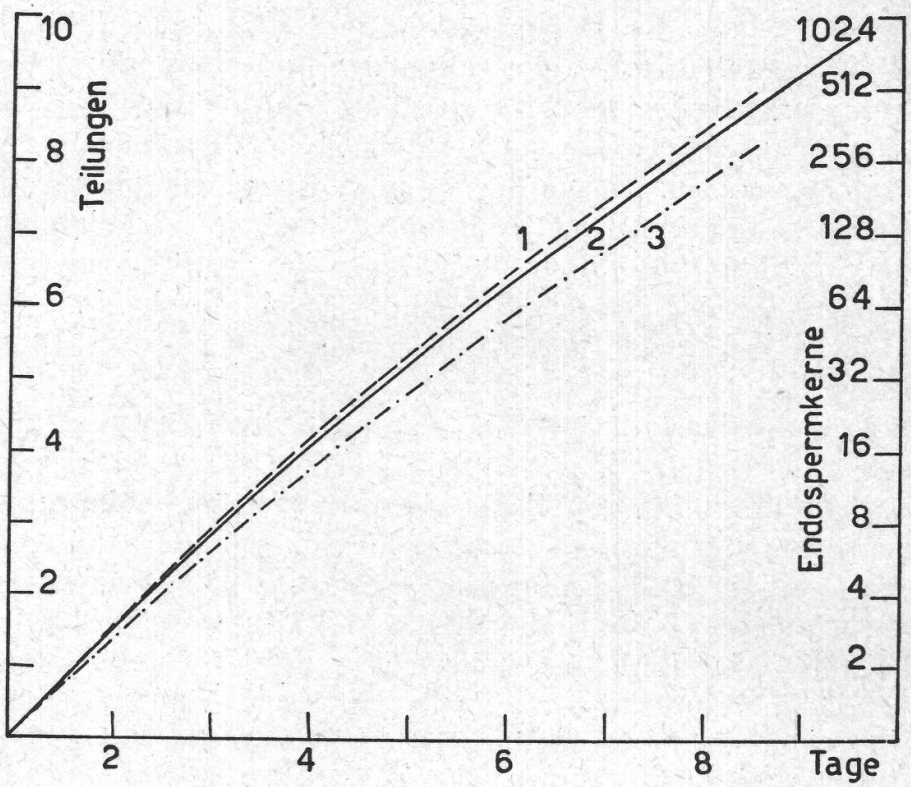
---

Figur 29.
Der Embroysack nach der Bestäubung.

a—d) Ran. megacarpus;
e—i) Ran. puberulus.

a) 6 Std. nach der Bestäubung : Synergidenkerne länglich, Polkerne verschmolzen, ihre Nukleolen noch getrennt;
b) nach 30 Std. : Pollenschlauch im Eiapparat, ein Synergidenkern degeneriert, 2kerniges Endosperm;
c) überzählige Kerne im Eiapparat, eine Synergide degeneriert;
d) 6 Spermakerne in den Synergiden, beide Synergidenkerne degenerieren, Endosperm in Teilung;
e) 24 Std. nach der Bestäubung : die Synergidenkerne stark ausgezogen, Polkerne in Verschmelzung, ihre Nukleolen noch getrennt;
f) nach 36 Std. : Pollenschlauch und überzählige Kerne im Eiapparat, eine Synergide degeneriert, der sek. Embryosackkern stark gewachsen;
g) eine Synergide mit 2 Kernfragmenten degeneriert, Endosperm 2kernig;
i) nach 72 Std. : eine Synergide degeneriert, neben dem degenerierenden Synergidenkern 2 männliche Kerne, die andere Synergide noch gesund.
Endosperm 8kernig.
Vergr. *a)* und *b)* 400, *c—i)* 450.

legungen hervor : 1. werden in späteren Stadien immer wieder simultane mitotische Teilungen sämtlicher Endospermkerne gefunden. Es kann also in diesen Fällen keine Amitose vorausgegangen sein; denn nach einer solchen gibt es keine mitotische Teilung mehr. Es ist auch nicht anzunehmen, daß im gleichen Endosperm die Teilung nach zwei derart verschiedenen Typen abläuft. Zweitens sind Übergänge zwischen den



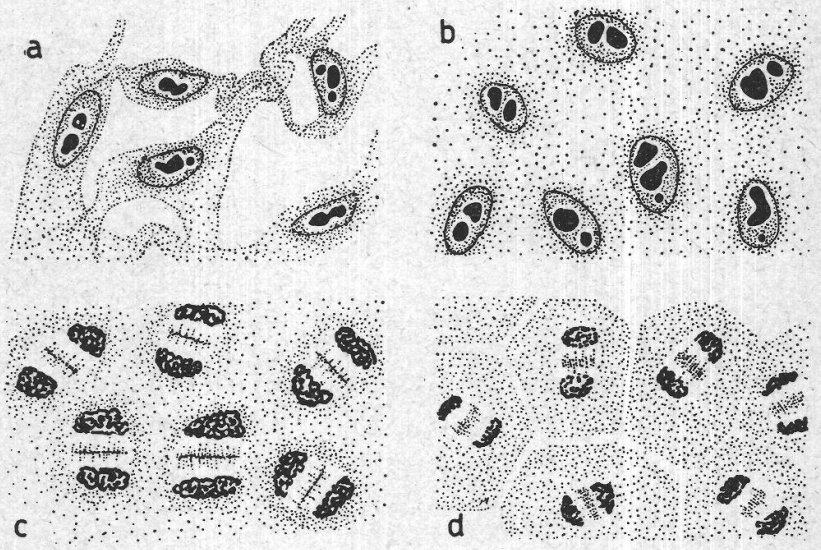
Figur 30.

Die Bildung des Endosperms. 1. *Ran. megacarpus,* 2. *Ran. puberulus,* 3. *Ran. auricomus.*

normalen runden und den gestreckten Kernen mit mehreren Nukleolen vorhanden (Figur 31 *a*). Hier finden sich oft ausgezogene, deformierte und eingeschnürte, in Teilung sich befindende Nukleolen vor. Die Endospermkerne tendieren nun alle nach dem plasmatischen Wandbelag des Embryosackes. Nach dem 7. Teilungsschritte sind sie alle hier eingeordnet. Sie runden sich wieder etwas ab, und die Zahl ihrer Nukleolen verringert sich (Figur 31 *b*).

Zwischen dem 9. und dem 10. Teilungsschnitte, das heißt am 9. bis 10. Tage nach der Bestäubung, vollzieht sich der Übergang vom nuklearen zum zellulären Endosperm. Die 512—1024 Kerne sind gleichmäßig im dünnen Plasmabelag verteilt. Jedem Kern wird nun eine bestimmte Plasmamenge zugeteilt. Durch Zellwände, die sich aus dem Plasma differenzieren, werden 6eckige Stücke des Wandbelages gegen-

einander abgegrenzt. In den folgenden Teilungen treten nun deutlich Phragmoplasten auf. Nach der Anaphase verdicken sich die Spindelfasern in der Mitte und bilden die Anlagen der neuen Zellwände (Figur 31 *c, d*). Auf diese Art und Weise entsteht in der Folge ein zelluläres Endosperm, das zunächst in einer ein-, später in einer mehrschichtigen Lage den Embryosack auskleidet.

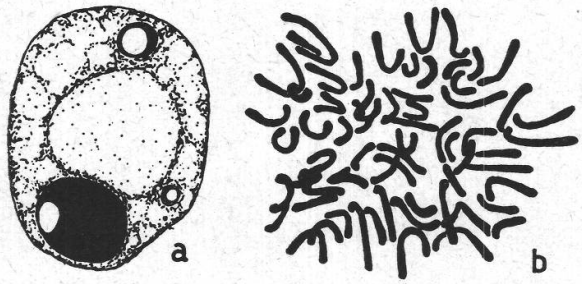


Figur 31.
Die Entwicklung des Endosperms. *a) Ran. biformis* im 32-Kern-Stadium; *b) Ran. argoviensis* im 256-Kern-Stadium, Ausschnitt aus dem Wandbelag des Embryosackes; *c)* und *d) Ran. puberulus,* Übergang vom nuklearen zum zellulären Endosperm, 512—1024 Kerne. Vergr. 400.

Im nuklearen Endosperm teilen sich alle Kerne gleichzeitig. Eine kleine zeitliche Verschiebung besteht allerdings in der Richtung von der Chalaza zur Mikropyle. Während sich dort die Kerne schon in Telophase befinden, sind sie hier noch in früher Metaphase. Der Übergang ist kontinuierlich, so daß man in einem einzigen Embryosack sämtliche mitotischen Teilungsstadien nebeneinander finden kann. Im zellulären Endosperm hat jede einzelne Zelle einen individuellen Teilungsrhythmus.

Eine genaue Zählung der Chromosomen im Endosperm ist im allgemeinen nicht möglich. Bei *Ran. auricomus* ($2n = 32$) ist es aber gelungen, in einer Platte 64 Chromosomen zu zählen (Figur 32). Diese Zahl entsteht durch die Verschmelzung der beiden Polkerne mit je 32 somatischen Chromosomen. Daraus geht hervor, daß keine Endospermbefruchtung stattgefunden hat. Übereinstimmend damit wurden auch nie männliche Kerne in der Nähe des sekundären Embryosackkernes beobachtet. Wie bereits erwähnt, finden sich solche nur gelegentlich in den Synergiden. Die Bestäubung ist aber trotzdem notwendig; denn in den kastrierten und unbestäubten Blüten hat sich der sekundäre Embryo-

sackkern nie geteilt. Er ist wohl stark gewachsen, zeigt aber am 10. Tage bereits degenerative Veränderungen. Figur 32 zeigt einen solchen mit einer riesigen Vakuole. Die männliche Komponente muß also die Möglichkeit besitzen, ihren Einfluß auf eine gewisse Distanz geltend zu machen. Es müssen ihr wohl Stoffe hormonalen Charakters zur Verfügung stehen.



Figur 32.
a) Sekundärer Embryosackkern einer unbestäubten Blüte von *Ran. biformis* 10 Tage nach der Bestäubungsreife; im Zentrum eine große Vakuole; *b)* Endospermplatte von *Ran. auricomus* mit 64 Chromosomen.
Vergr. *a)* 720, *b)* 1800.

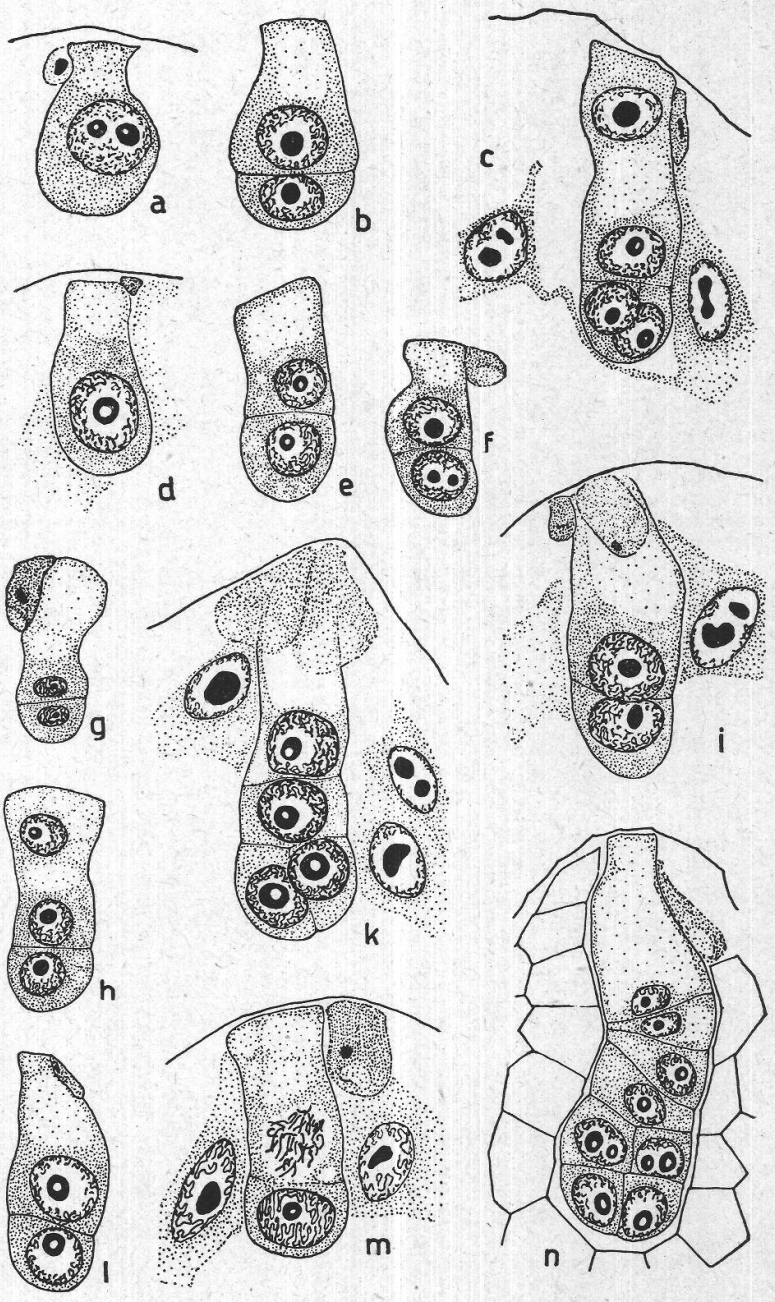
Zusammenfassend kann festgestellt werden:

1. Die Bestäubung ist notwendig für die Bildung des Endosperms.
2. Endospermbefruchtung findet nicht statt; die männliche Komponente induziert nur die Teilung des sekundären Embryosackkernes.
3. Für diese Induktion müssen Stoffe hormonalen Charakters angenommen werden.
4. Das Endosperm wird nuklear angelegt; nach dem 10. Tage wird es zellulär.

d) Die Entwicklung des Embryos.

Als unmittelbare Folge der Bestäubung degeneriert im Eiapparat innerhalb 24—36 Stunden eine Synergide. Im Anschluß daran entwickelt sich das nukleare Endosperm. Darauf unterliegt nach 3—6 Tagen die zweite Synergide ebenfalls einer, wenn auch langsameren Degeneration. Erst jetzt beginnt die Eizelle und ihr Kern zu wachsen und die erste Teilung vorzubereiten (Figur 33 *a, d*). Diese findet meistens am 7. oder 8. Tage nach der Bestäubung statt. Es entstehen dadurch zwei ungleiche Zellen; die untere ist kleiner und plasmareicher; die obere hat eine große Vakuole (Figur 33 *b, e, f, g, i, l*). Der Kern dieser größeren Zelle teilt sich sehr bald (Figur 33 *m*). Wenn die Vakuole zwischen die beiden Tochterkerne zu liegen kommt, unterbleibt die Bildung einer Zellwand (Figur 33 *c, h*). Im anderen Falle bleiben beide Kerne unterhalb der Vakuole, und zwischen ihnen wird eine Zellwand angelegt. In diesem 3kernigen Embryo folgt nun zuerst eine Längsteilung der untersten und darauf der mittleren Zelle (Figur 33 *c, k*). Aus dieser Vierergruppe entsteht später der eigentliche Embryo, während die oberste, vakuolisierte Zelle den Suspensor liefert. Solche Embryonen finden sich in 10- bis 11tägigen Embryosäcken, also zur Zeit, da das nukleare Endosperm in das zelluläre übergeht und bereits über 1000 Kerne hat.

In den gleichalten Embryosäcken der unbestäubten Blüten ist die Eizelle immer noch unverändert; sie hat nicht einmal zu wachsen begonnen. Auch in älteren Embryosäcken, in denen kein Endosperm gebildet wurde, teilt sich die Eizelle nie. Die Bildung des Embryos ist also direkt oder indirekt abhängig von der Bestäubung. Indirekt abhängig ist sie, wenn die Teilung der Eizelle durch die Entwicklung des



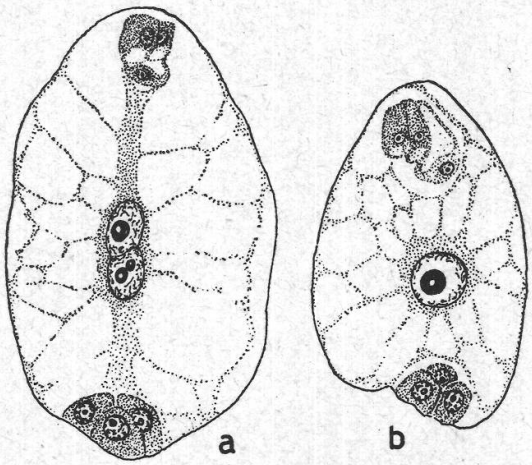
Figur 33.
Die Entwicklung der Embryonen in bestäubten Blüten.

a—c) Ran. auricomus;
d—e) Ran. cassubicus;
f) Ran. pseudocassubicus;
g—h) Ran. cassubicifolius;
i) Ran. argoviensis;
k) Ran. biformis;
l—n) Ran. megacarpus.
Das Endosperm ist zuerst nuklear, bei *n)* zellulär.
Vergr. 600.

Endosperms ausgelöst wird. Dies ist hier sehr wahrscheinlich der Fall, da nie Embryonen in endospermlosen Embryosäcken gefunden wurden.

Es steht also fest, daß nicht nur die Entwicklung des Endosperms, sondern auch die Bildung des Embryos induziert werden muß. Wie der

sekundäre Embryosackkern wird auch der Eikern nicht befruchtet. Das geht schon aus den Kreuzungsversuchen von Koch und Rozanova hervor und ist durch meine zytologischen Untersuchungen bestätigt worden; denn erstens werden in der Eizelle nie männliche Kerne gefunden (S. 356), und zweitens besitzen sowohl die Kerne des Embryosackes als auch des Embryos die gleiche, somatische Chromosomenzahl.



Figur 34.
Embryosäcke kastrierter Blüten 10 Tage nach der Bestäubungsreife.
a) Ran. pseudocassubicus,
b) Ran. cassubicus.
Vergr. 150.

Im Anschluß an die Bestäubung spielen sich also im Embryosack nacheinander verschiedene Phasen der Entwicklung ab : Zuerst degeneriert innerhalb 24—36 Stunden eine Synergide. Fast unmittelbar darauf — aber nie früher — setzt mit der Teilung des sekundären Embryosackkernes die Bildung des Endosperms ein. Mit der fortschreitenden Vermehrung der Endospermkerne degeneriert nun zwischen dem 3. und 6. Tage auch die zweite Synergide. Nun beginnt die Eizelle zu wachsen. Sie teilt sich erst, wenn sie vom Endosperm umgeben ist, was nach 7 bis 8 Tagen der Fall sein kann. In 10tägigen Embryosäcken findet man 4kernige Embryonen, die umgeben sind von einem Endosperm, das vom nuklearen in den zellulären Zustand übergeht. Sowohl bei der Endosperm- wie auch bei der Embryobildung findet keine Befruchtung statt, und trotzdem ist die Bestäubung notwendig. Wenn sie unterbleibt, spielt sich keine einzige der beschriebenen Entwicklungsphasen ab. Der Eiapparat bleibt 10 Tage intakt. Einzig die Polkerne können verschmelzen (Figur 34 *b*). Der sekundäre Embryosackkern verkümmert aber nun sehr bald, und später degeneriert die ganze Samenanlage.

Es liegt also ein Fall von Pseudogamie vor, bei dem sowohl Endosperm- wie auch Embryobildung induziert werden müssen.

e) Wuchsstoffversuche.

Über die Art und Weise, wie diese Induktion im Anschluß an die Bestäubung erfolgt, lassen sich wie bei allen anderen pseudogamen Formen heute erst Vermutungen anstellen. Doch liegt die Annahme

nahe, daß hier Stoffe hormonalen Charakters, die vom Pollenschlauch gebildet werden und im Embryosack sich auswirken, eine wichtige Rolle spielen.

Es stellt sich nun die Frage, ob durch fremde Stoffe hormonalen Charakters oder durch Extrakte von Pollen oder Pollenschläuchen Samenbildung induziert werden könne. Ich habe daher ca. 200 Blüten von *Ran. puberulus* und *megacarpus* männlich kastriert und mit folgenden Substanzen behandelt:

a) Heteroauxin in abgestuften Konzentrationen von 6.10^{-2} bis 10^{-6},
b) Pollenextrakt und
c) Pollenschlauchextrakt.

Diese drei Stoffe kamen sowohl als Lanolin-Paste wie auch als wässerige Lösung zur Anwendung. Die Paste wurde auf die Narbe kastrierter Blüten aufgestrichen und nachher mit einem Wattebausch gegen Pollenzutritt isoliert. Die Lösungen wurden aufgespritzt oder mit einem Wattebausch um die Narben gelegt. Schließlich habe ich noch eine Anzahl Injektionen ausgeführt, wobei die zur Verwendung kommenden Lösungen mittels feiner Glaspipetten in die Fruchtknotenhöhle gespritzt wurden, um sie möglichst nahe an den Embryosack heranzubringen.

Der erwünschte Erfolg blieb wie bei allen analogen Beispielen, die aus der Literatur bekannt sind, auch hier noch aus. Es wurden zwar nach Behandlung mit Heteroauxin von den Konzentrationen 10^{-2} bis 10^{-4} Früchte gebildet; diese waren jedoch alle parthenokarp. Weder der sekundäre Embryosackkern noch die Eizelle haben sich geteilt. Negative Versuchsergebnisse können immer durch ungünstige Versuchsbedingungen verursacht sein. Daher bleibt auch in diesem Fall die Wahrscheinlichkeit, daß hormonale Stoffe beteiligt sind, bestehen. Möglicherweise entstehen sie im Pollenschlauch nur unter dem Einfluß des Griffelgewebes und nicht auf künstlichen Nährböden. Rutishauser (1942) hat gezeigt, daß bei pseudogamen Potentillen die Fertilität eine Funktion des zur Verwendung kommenden Pollens ist. Es scheint also, daß hier äußerst spezifische Stoffe wirksam sind.

C. Besprechung der Ergebnisse.

1. Pseudogamie bei Angiospermen.

Focke bezeichnete 1881 die Samenbildung unter dem Einfluß des Pollens, jedoch ohne Befruchtung, als *Pseudogamie*. Bei dieser Erscheinung handelt es sich nach unserem heutigen Wissen um induzierte Apomixis, bei welcher der Entwicklungsreiz vom Pollen oder vom Inhalt des Pollenschlauches ausgeht. Dabei kann eine reduzierte oder eine unreduzierte Eizelle zur Entwicklung gelangen. Im ersten Falle, bei generativer Pseudogamie, hat der Embryo gegenüber der Mutterpflanze die

reduzierte (haploide) Chromosomenzahl. Wir kennen heute eine Reihe solcher Beispiele als Ausnahmeerscheinungen bei sonst normalsexuellen Pflanzen (vgl. Zusammenstellung von F. v. Wettstein in Correns). Es handelt sich aber begreiflicherweise nie um einen Reproduktionszyklus wie bei der somatischen Pseudogamie, von der hier ausschließlich die Rede sein soll.

Pseudogamie mit somatischer Nachkommenschaft ist bis heute nur bei *Hypericum perforatum* (Noack 1939), *Rubus* (Thomas 1940), *Poa* (Åkerberg 1942, Müntzing 1941), *Potentilla* (Gentcheff und Gustafsson 1940, Rutishauser 1943) und *Ran. auricomus* (coll.) einwandfrei nachgewiesen. Wahrscheinlich gehört auch *Atamasco texana* (Fam. *Amaryllidaceae*) hierher; doch sind für diese Pflanze die notwendigen Kastrations- und Bestäubungsversuche noch nicht ausgeführt worden. Für *Zygopetalum Mackayi* (Fam. *Orchidaceae*) ist noch nicht entschieden, ob auch Pseudogamie oder nur induzierte Nuzellarembryonie vorliegt (Suessenguth 1923).

Alle bisher untersuchten pseudogamen Arten — einschließlich *Atamasco texana* — verlangen Befruchtung des sekundären Embryosackkernes. Das führte zur Annahme, Pseudogamie sei in allen Fällen mit Endospermbefruchtung verbunden. Man ist noch weiter gegangen; Rutishauser (1943) hat nachgewiesen, daß sich außerdem in allen diesbezüglich genau untersuchten Arten die Eizelle autonom zu teilen vermag; denn die Angabe, wonach bei *Potentilla* und bei *Hypericum* (Gentcheff und Gustafsson 1940, Noack 1939) die Entwicklung der Eizelle durch die Befruchtung des sekundären Embryosackkernes oder durch das gebildete Endosperm induziert werde, sind nicht belegt durch Kastrationsversuche. Es bleibt also immer noch die Möglichkeit, daß sich auch in diesen Fällen die Eizelle autonom teilen kann, daß sich aber trotzdem keine Samen bilden, weil die jungen Embryonen absterben, wenn die Endospermbildung unterbleibt. Aus der Tatsache, daß die Entwicklung des Samens bei allen embryologisch untersuchten Arten mit pseudogamer Fortpflanzung ähnlich ist — Endospermbefruchtung und autonome Apomixis der Eizelle — glaubt Rutishauser (1943, S. 72) schließen zu dürfen, « daß die hier nachgewiesenen Beziehungen zwischen Endosperm- und Embryoentwicklung pseudogamer Pflanzen nicht vereinzelte Erscheinungen darstellen, sondern Gesetzmäßigkeiten, die bei allen pseudogamen Arten zu finden sind ». Eine solche Schlußfolgerung läßt sich nach meinen Untersuchungen nicht aufrechterhalten; denn bei *Ran. auricomus* s. l. findet erstens keine Endospermbefruchtung statt, und zweitens erfolgt die Teilung der Eizelle nicht autonom. Endosperm- und Embryobildung werden induziert. Diese Resultate dürfen, trotzdem sie hier zum erstenmal gefunden wurden, nicht überraschen, wenn man bedenkt, wie wenige genaue Untersuchungen über dieses Problem vorliegen. Zu diesen wenigen ge-

hört vor allen andern die Arbeit Rutishausers über *Potentilla*. Hier wurde allerdings autonom-apomiktische Entwicklung der Eizelle nachgewiesen; aber es ist dies auch die einzige Gattung, in welcher das diesbezügliche Verhalten der Eizelle untersucht wurde, und es war sicher verfrüht, aus diesem einen Beispiel Gesetzmäßigkeiten für alle pseudogamen Arten ableiten zu wollen. Die vorliegende Arbeit ist das zweite Beispiel einer embryologischen Untersuchung pseudogamer Arten, bei der auch kastriertes Material verwendet wurde. Dabei hat sich ein Typus von Pseudogamie gezeigt, wie er bisher noch nie — weder bei *Potentilla* noch anderswo — gefunden wurde. Ich glaube daher nicht an ein einheitliches Verhalten sämtlicher pseudogamer Arten im Sinne Rutishausers. Es ist wahrscheinlicher, daß in den bis heute bekannten Beispielen einige wenige von den vielen, der Natur zur Verfügung stehenden Rückbildungsmöglichkeiten der normalen Sexualität verwirklicht sind.

In der Phylogenie der Angiospermen macht sich durchwegs eine solche Rückbildung der Sexualität geltend. Sie beginnt mit der Rückbildung der numerischen Fruchtbarkeit und endet mit dem vollständigen Verlust der Sexualität. Diese kann ganz oder teilweise ersetzt werden durch einen asexuellen, apogamen Fortpflanzungsmodus.

Es scheint mir nun, daß der Verlust der Sexualität und ihr Ersatz durch Apomixis nicht in einem einzigen Schritte, sondern stufenweise erfolgte. Die Bildung des Sporophyten bei normalsexuellen Angiospermen ist charakterisiert durch die Doppelbefruchtung; sowohl der sekundäre Embryosackkern wie auch der Eikern müssen befruchtet werden. Demgegenüber ist sie bei autonomer Apomixis nicht nur von der Befruchtung, sondern auch von der Bestäubung unabhängig. Es gibt nun eine Reihe von Entwicklungsmodi, die bezüglich ihres sexuellen Verhaltens irgendwo zwischen diesen beiden Extremen liegen. Dazu gehören vor allem die verschiedenen Arten von Pseudogamie. Als nichtpseudogame Zwischenformen zwischen Doppelbefruchtung und autonomer Apomixis sei die Samenbildung von *Ran. Ficaria* genannt (Coulter 1898). Hier wird nur die Eizelle befruchtet. Ihre anschließende Entwicklung zum Embryo induziert die Bildung des Endosperms. Die pseudogamen Angiospermen schließen sich zum Teil sehr eng an die normalsexuellen Verwandten an; andere unterscheiden sich nur wenig von autonomen Apomikten. Daneben gibt es Typen, die bezüglich ihrer Fortpflanzung eine Mittelstellung zwischen diesen beiden Extremen einnehmen, wie das in Schema I dargestellt ist.

Der Übergang von normalsexuellen zu pseudogamen Vertretern wird gebildet durch sexuelle Formen mit offensichtlicher Tendenz zur Apomixis, wie z. B. *Leontodon hispidus* (Bergman 1932), welcher neben den normalsexuellen gelegentlich auch somatisch-apospore Embryosäcke ausbildet. Diese sind aber nicht zur Embryoentwicklung

befähigt; der Embryo entsteht immer als Folge der Befruchtung aus reduzierten Eizellen von normalsexuellen Embryosäcken. Das Auftreten von unverkennbaren Embryosäcken mit somatischer Chromosomenzahl und aposporer Herkunft, denen nur die Möglichkeit zur Entwicklung fehlt, zeigt aber doch eine Tendenz zur Apomixis.

Unter den pseudogamen Formen sind solche mit Endospermbefruchtung sehr verbreitet. Ein Teil von ihnen zeigt außerdem noch eine starke sexuelle Reminiszenz der Eizelle. Diese ist zwar nicht mehr befruchtungsbedürftig, aber trotz der unreduzierten Chromosomenzahl befruchtungsfähig. Auf diese Tatsache ist Noack (1939) bei seinen *Hypericum*-Kreuzungen gestoßen: *Hypericum perforatum* hat 32 Chromosomen und ist tetraploid. Nach Bestäubung mit Pollen eines diploiden Verwandten liefert es eine Nachkommenschaft, die von der Mutterpflanze äußerlich nicht zu unterscheiden ist. Noack hat daher auf Pseudogamie geschlossen. Die Chromosmenuntersuchungen haben aber gezeigt, daß in vielen Fällen eine Befruchtung stattgefunden haben muß. Es wurden nämlich in den F_1-Pflanzen nicht immer nur die erwarteten 32, sondern sehr oft 40 Chromosomen gefunden. In diesen Fällen muß eine Befruchtung der reduzierten Eizelle mit 32 Chromosomen durch den reduzierten Pollen mit 8 Chromosomen stattgefunden haben. Damit erklärt sich auch die große Mutterähnlichkeit der F_1-Pflanzen. Diese besitzen nämlich das mütterliche Genom vierfach, während das väterliche nur einfach vertreten ist. — Ganz ähnliche Verhältnisse, das heißt die Existenz von befruchtungsfähigen, aber nicht befruchtungsbedürftigen Eizellen finden sich nach Rutishauser (1943) wahrscheinlich auch bei *Potentilla verna*. Wenn die Befruchtung ausbleibt, entwickelt sich hier die Eizelle autonom zum Embryo. Ob sich *Hypericum perforatum* gleich verhält, oder ob in diesem Falle das sich bildende Endosperm die Teilung der Eizelle auslösen muß, ist noch nicht abgeklärt.

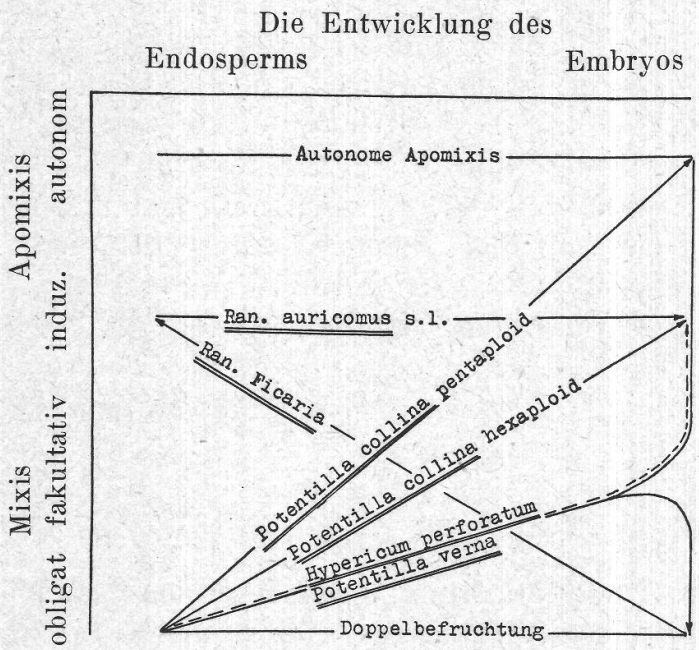
Eine Pflanze vom Typus der pentaploiden *Potentilla collina* steht bezüglich ihrer Fortpflanzung genau in der Mitte zwischen Doppelbefruchtung und autonomer Apomixis; das Endosperm entwickelt sich nur nach der Befruchtung, und die Eizelle teilt sich selbständig, ohne Entwicklungsreiz von seiten des Pollens.

Die *Ranunculus*-Arten der *Auricomus*-Gruppe vermehren sich nach einem Pseudogamietypus, der sich schon stark der autonomen Apomixis nähert; die Endospermbefruchtung findet nicht mehr statt; der sekundäre Embryosackkern teilt sich aber nur nach der Bestäubung. Ganz analog braucht die Eizelle auch einen Entwicklungsreiz; sie teilt sich nur nach Bestäubung, und zwar frühestens am 7. Tage nach derselben, so daß nicht mehr festgestellt werden kann, ob dieser Reiz direkt vom Pollen oder vom jungen Endosperm ausgegangen ist. Sehr wahrscheinlich trifft das letztere zu; denn das erste Anzeichen der Embryobildung, das Wachstum der Eizelle, beginnt erst vom 5. Tage an bemerkbar zu

werden, also zu einer Zeit, da der Pollenschlauch mit seinen Kernen gewöhnlich schon lange abgestorben ist. Rutishauser (1943) hat nachgewiesen, daß auch bei *Potentillen,* deren Eizelle sich zwar autonom teilt, vom Endosperm immer noch ein wichtiger formbildender Einfluß ausgeht, ohne welchen es nicht zur Ausbildung normaler Embryonen kommt. Es zeigt sich also damit, daß sich die Aufgabe des Endosperms nicht darin erschöpft, dem jungen Embryo als Nährgewebe zur Verfügung zu stehen; es muß auch weitgehend dessen Entwicklung leiten.

Schema I.

Übergangsformen zwischen Doppelbefruchtung und autonomer Apomixis.



Wie aus dem Schema I zu ersehen ist, sind theoretisch auch weitere Typen von Entwicklungsmodi denkbar, für deren Vorkommen wir heute noch keine Belege besitzen. Ich erwähne nur zwei Arten von Pseudogamie, bei denen keine Befruchtung mehr stattfindet und nur noch Endosperm- oder Embryobildung induziert werden muß, während die andere autonom vor sich geht. Nach den gemachten Erfahrungen müssen wir heute damit rechnen, daß solche Typen vorkommen, wenn auch heute noch keine Beweise dafür vorliegen. Solche Arten leiten dann direkt zu den autonomen Apomikten über.

Es ist zu hoffen, daß in Zukunft bei embryologischen Untersuchungen pseudogamer Arten diesen Punkten besondere Beachtung geschenkt wird. Nur auf diese Art und Weise wird es klar werden, was der Zytologe unter Pseudogamie zu verstehen hat.

Im Gegensatz zu den zytologischen Verhältnissen weiß man über die entwicklungsphysiologischen Vorgänge noch sehr wenig. Man stellt

sich gewöhnlich den Entwicklungsreiz als eine Auswirkung hormonaler Substanzen vor. Es ist jedenfalls naheliegender, diesem Reiz eine chemische Natur zuzuschreiben, als eine Induktion durch mechanische Vorgänge erklären zu wollen. Sämtliche Versuche, Samenbildung auf experimentellem Wege zu induzieren, blieben aber noch erfolglos. Der Grund liegt wahrscheinlich darin, daß hier sehr spezifische Stoffe wirksam sind, die auf experimentellem Wege bisher noch nicht zur Wirkung gebracht werden konnten. Ich halte es aber nicht für ausgeschlossen, daß bei geeigneten Objekten und günstigen Versuchsbedingungen künstliche Induktion der Samenbildung möglich ist. Als günstige Objekte kommen solche in Frage, die keine Endospermbefruchtung mehr brauchen und zudem gute Pollenfertilität zeigen. Statt mit Wuchsstoffen und mit Substanzen von allgemein hormonalem Charakter zu operieren, muß versucht werden, spezifisch wirkende Stoffe zu isolieren und zu verwenden. Ich sehe zum Beispiel folgende Möglichkeiten: gut fertilen Pollen bringt man in einer künstlichen Nährlösung mit Preßsaft von Griffelgewebe zur Keimung und stellt von den gewaschenen Schläuchen ein Extrakt her. Dieses bringt man auf die Narben kastrierter Blüten.

Ranunculus auricomus s. l. ist insofern ein günstiges Objekt, als die Endospermbefruchtung nicht mehr vorkommt. Anderseits wäre eine größere Fertilität des Pollens sehr erwünscht. Falls solche Formen einmal gefunden werden, wird man versuchen müssen, damit dem Pseudogamieproblem etwas näherzukommen.

2. Die Artbildung bei *Ranunculus auricomus*.

Die Möglichkeiten der direkten naturwissenschaftlichen Beweisführung sind verschiedentlich begrenzt, u. a. auch durch den Faktor Zeit. Während in der Ontogenie viele Vorgänge der direkten Beobachtung zugänglich sind, lassen sich auf diese Art die Probleme der Phylogenie nicht lösen; man muß mittelst Analogieschlüssen auf die Ontogenie zurückgreifen oder sonstwie mit spekulativen Überlegungen arbeiten, wie sie besonders durch die vergleichende Morphologie geliefert werden. Zu diesen Problemen gehört auch das der Artbildung. Die Entwicklungsvorgänge, die zur Herausbildung der gegenwärtigen Arten führten, lassen sich in der kurzen, uns zur Verfügung stehenden Zeit meistens nicht verfolgen. Es bestehen aber gute Gründe zur Annahme, daß sie in vielen Fällen heute noch nicht abgeschlossen sind. Es ist daher besonders wichtig, bei labil erscheinenden Formenkreisen die ontogenetischen und zytologischen Verhältnisse genau kennenzulernen.

Eine Art ist charakterisiert durch die weitgehende genotypische Einheitlichkeit ihrer Individuen. Wenn neue Arten entstehen sollen, muß erblich, genotypisch, Neues entstehen. Erfolgt dies spontan, so spricht man von Mutation. Eine viel bedeutendere Rolle in der Art-

bildungsfrage spielt die Kombination verschiedener Genome durch Kreuzung. Die auf diese Weise neu entstandenen Formen besitzen aber öfters eine geringere Vitalität als ihre Eltern (reduzierte Fertilität oder völlige Sterilität). Sie gehen daher ein oder werden durch Rückkreuzung mit ihren Ausgangsformen eliminiert. Die Sexualität schafft also einerseits durch Bastardierung neue Formen; diese können sich aber nicht halten, da sie durch die gleiche Sexualität wieder zum Verschwinden gebracht werden. Ganz anders liegen die Verhältnisse nach dem Verlust der Sexualität. Die Apogamen verändern ihren Genotypus viel seltener, da sie die Möglichkeit der Bastardierung nicht mehr haben. Wenn aber zufällig einmal eine genotypisch abgeänderte Form zustande kommt (Mutation), so bleibt diese, wenn sie nur lebensfähig ist, konstant erhalten und wird zu einer neuen Art.

In diesem Zusammenhang sind besonders die Grenzfälle zwischen Sexualität und Apogamie, z. B. Pseudogamie, interessant, vor allem, wenn sie noch sexuelle Reminiszenzen besitzen. Zum Artbildungsvorgang von *Ran. auricomus* äußert sich Böcher (1938, S. 28—31) zuerst. Er glaubt allerdings, *Ran. auricomus* sei noch sexuell funktionsfähig und bezweifelt das Vorkommen von autonomer oder induzierter Apomixis (S. 23). Böcher kennt aber bereits die meiotischen Unregelmäßigkeiten der männlichen Komponente und kommt zur Auffassung, daß in Arten, in denen solche Unregelmäßigkeiten häufig auftreten, gewissermaßen als Eigentümlichkeit der Art, es nicht ausgeschlossen sei, daß unter Millionen ein keimfähiges Pollenkorn mit abweichenden genotypischen Eigenschaften auftritt und zu einer besonderen Varietät führt (S. 29).

Da nun für alle untersuchten Arten der *Auricomus*-Gruppe Pseudogamie nachgewiesen ist, ändert sich die Problemstellung vollständig. Durch die apogame Fortpflanzung wird vor allem die Konstanz der Arten hinreichend erklärt. Besondere Beachtung verdient das Problem der Entstehung neuer Genotypen. Es liegt nahe, hier zuerst an Mutationen zu denken. Tatsächlich hat es sich gezeigt, daß solche viel häufiger auftreten, als gewöhnlich angenommen wird, da sie bei bisexuellen Pflanzen als rezessive Varianten bei Kreuzungen mit der dominanten Normalform — denn es ist nicht anzunehmen, daß eine Mutante mit ihresgleichen zur Kreuzung kommt — meistens untergehen. Im Falle von Apogamie bleibt jede entstandene und lebensfähige Mutante erhalten. Bei *Ran. auricomus* s. l. sind auch Erscheinungen bekannt, die den Eindruck mutativer Veränderungen erwecken, z. B. die var. *grandiflorus* des *Ran. megacarpus* oder gewisse abweichende Pollenbilder bei sonst einheitlichen Verwandten.

Gewisse Autoren, besonders F. v. Wettstein (1932) sehen im Polyploidcharakter einen artbildenden Faktor. Polyploidie ist auch für die *Ran. auricomus*-Gruppe nachgewiesen; doch reicht sie bei weitem

nicht aus, um den großen Formenreichtum zu erklären, da die meisten Arten tetraploid sind und daher die gleiche Chromosomenzahl besitzen.

Die Verteilung der morphologischen Merkmale in der ganzen Gruppe läßt den Systematiker vermuten, daß hier eine hybridogene Reihe vorliegt (Koch 1933). Wenn auch der zytologische Bastardcharakter nicht mehr unbedingt auf Bastardnatur schließen läßt, seit auch genbedingte Asyndese nachgewiesen ist (Beadle 1930, Christoff 1940), so liegen doch gute Gründe vor, die für Heterozygotie sprechen. Ein Vergleich mit den pseudogamen Formenkreisen der Gattung *Potentilla* scheint mir besonders aufschlußreich zu sein. Diese gehören wie z. B. *Alchemilla* und wie die *Ran. auricomus*-Gruppe zu den polymorphen Sippen. Ihr Polymorphismus hat aber nicht überall den gleichen Charakter; dem Systematiker sind neben gut umschriebenen Kleinarten auch äußerst kritische Formenkreise bekannt. Zu den letzteren gehören vor allen andern die pseudogamen *Potentillen.* Hier sind aber sexuelle Reminiszenzen nachgewiesen in der Form von befruchtungsfähigen, aber nicht befruchtungsbedürftigen Eizellen aposporer Herkunft (Noack 1939, Rutishauser 1943). Damit ist die Möglichkeit zur Genkombination durch Kreuzung vorhanden und infolge Apogamie der Nachkommen zugleich das Weiterbestehen dieser Neuformen gewährleistet. Auf diese Art und Weise läßt sich die maximale Aufspaltung in Kleinarten gut erklären. Ihre Erfassung ist darum so schwierig, weil dieser Prozeß noch nicht abgeschlossen ist, sondern immer noch weiterläuft.

Der Formenkreis des *Ran. auricomus* ist ebenfalls pseudogam. Morphologisch lassen sich aber die meisten Arten relativ leicht fassen; sie machen einen stabileren Eindruck als z. B. die *Potentillen* und sind eher mit den apogamen *Alchemillen* zu vergleichen. Dementsprechend konnten befruchtungsfähige Eizellen tatsächlich bis heute noch nicht nachgewiesen werden. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß solche überhaupt nicht vorkommen, im Gegenteil, die Verteilung der morphologischen Eigenschaften spricht sehr für eine hybridogene Entstehung. Wir kennen auch bereits sehr kritische Arten innerhalb der *Auricomi,* wie z. B. *Ran. puberulus,* die der morphologischen Erfassung große Schwierigkeiten machen. Es ist nun denkbar, daß bei diesen der hohe Grad der Polymorphie durch sexuelle Reminiszenzen verursacht wird, d. h., daß hier die Apogamie relativ labil ist. Ich möchte daher gewissermaßen als Arbeitshypothese die Ansicht vertreten, daß eine Kombination zwischen einer solchen labilen Form als Mutterpflanze mit einem möglichst fertilen Pollenlieferanten am meisten Aussichten auf eine erfolgreiche Bastardierung pseudogamer Arten hat. In unserem Falle wäre eine Bestäubung von *Ran. puberulus* — vorausgesetzt, daß er wirklich labil ist — mit Pollen von *Ran. cassubicifolius* dazu besonders geeignet, weil sich die beiden Eltern morphologisch stark unterscheiden

und eventuelle Bastarde sofort zu erkennen wären. Wenn sich Eltern mit verschiedener Chromosomenzahl kreuzen ließen, wie z. B. *Ran. puberulus* (2n = 32) und *Ran. Allemannii* (2n = 48) könnte die Bastardnatur zytologisch nachgewiesen werden.

Mit diesen etwas spekulativen Betrachtungen soll nur gezeigt werden, in welcher Richtung ich mir eine Weiterarbeit an diesen Problemen vorstelle.

D. Nomenklatur.

Der geschlechtliche Fortpflanzungsmodus ist notwendigerweise mit einem Kernphasenwechsel verbunden; d. h. ein Teil der ontogenetischen Entwicklung vollzieht sich mit der einfachen oder reduzierten, der andere mit der doppelten oder unreduzierten Chromosomenzahl. Wenn diese beiden karyologischen Phasen zugleich selbständige und voneinander unabhängige Phasen sind, spricht man von einem Generationswechsel (Hofmeister 1851). Bei den Angiospermen wechseln aber nicht mehr physiologisch selbständige Phasen miteinander ab; der Gametophyt hat seine Selbständigkeit verloren. Er macht seine ganze Entwicklung auf dem Sporophyten durch und wird von diesem ernährt. Es besteht also hier kein Generationswechsel mehr im Sinne Hofmeisters; nur seine morphologische Erscheinungsform ist erhaltengeblieben: der Wechsel zwischen Gametophyt und Sporophyt.

Die ontogenetische Entwicklung der sexuellen Angiospermen zerfällt also in zwei morphologisch und karyologisch verschiedene Phasen. Bei der Reduktionsteilung vollzieht sich der Übergang von der unreduzierten (diploiden) Sporophase zur reduzierten (haploiden) Gamophase. Bei der Befruchtung entsteht umgekehrt aus den reduzierten Keimzellen des Gametophyten wieder ein Sporophyt.

Die asexuellen Fortpflanzungsmodi der Angiospermen unter Beibehaltung der Samenbildung (*Agamospermie* n. Täckholm 1923) haben sich aus den sexuellen abgeleitet. Allen ist gemeinsam, daß Befruchtung und damit der Kernphasenwechsel nicht mehr stattfinden. Im Falle von *Nuzellarembryonie* hat sogar der Wechsel zwischen Gametophyt und Sporophyt aufgehört. Bleibt dieser Wechsel dagegen aufrechterhalten, so sind die Verhältnisse etwas komplizierter. Sie haben Anlaß gegeben zu einer unerfreulichen Begriffsverwirrung, die immer noch nicht vollständig gelöst ist, trotzdem man heute die einzelnen Vorgänge bedeutend besser überblicken kann als zu jener Zeit, als die ersten Termini geschaffen wurden. Damals verfügte man über ein sehr beschränktes Tatsachenmaterial, und es ist daher begreiflich, daß diese Termini den späteren Anforderungen nicht mehr genügten. Unglücklicherweise haben nun spätere Autoren die gleichen Ausdrücke unter neuen und unter sich verschiedenen Definitionen verwendet, so daß heute ein Begriff wie Apogamie nichts Eindeutiges zu umschreiben ver-

mag, wenn man nicht den Autor bzw. die von ihm zugrunde gelegte Definition kennt.

Die Tatsache, « daß einer Spezies (oder Varietät) die sexuelle Zeugung verlorengeht und durch einen anderen Reproduktionsprozeß ersetzt wird », wurde zuerst von De Bary (1878) beobachtet und mit dem Ausdruck ***Apogamie*** belegt. Über die embryologisch-zytologischen Verhältnisse war noch nichts bekannt. Erst spätere Untersuchungen haben gezeigt, daß in den meisten Fällen trotz Ausbleiben des Kernphasenwechsels noch ein Wechsel zwischen Gametophyt und Sporophyt vorkommt. Diese Fälle lassen sich mit dem sexuellen Fortpflanzungsmodus vergleichen; denn hier wie dort werden Gametophyten angelegt, die sich äußerlich nicht voneinander unterscheiden lassen. Auch die Ausbildung der Sporophyten verläuft in beiden Fällen gleich. Die großen Unterschiede liegen also nicht in der Gestaltung der beiden Phasen, sondern in den Übergängen von der einen Phase zur andern. Für die sexuelle Fortpflanzung sind Reduktionsteilung (Meiose) und Befruchtung (Mixis) ebenso typisch wie das Fehlen einer Reduktionsteilung bzw. Befruchtung im asexuellen Fall. Hier müssen genau wie dort zwei verschiedene Phasen auseinandergehalten werden : 1. die Anlage und Ausbildung des Gametophyten und 2. die Anlage und Ausbildung des Sporophyten.

Dem letzteren Falle wurde die Aufmerksamkeit zuerst geschenkt. Von den verschiedenen, fast gleichzeitig vorgeschlagenen Terminologien (Strasburger, Winkler, Hartmann, Ernst u. a.) hat sich im Prinzip diejenige von Winkler am besten gehalten. Er unterscheidet (1908) in erster Linie, ob der Embryo aus der Eizelle oder aus einer anderen Zelle des weiblichen Gametophyten hervorgeht. Der erste Fall wird als ***Parthenogenese,*** der zweite als ***Apogamie*** bezeichnet. Dieser Ausdruck ist allerdings schon vergeben. De Bary hat ihn bereits 1878 in viel weiterem Sinne gebraucht. Renner hat daher 1916 den Ausdruck ***Apogametie*** eingeführt, « eine Bezeichnung, die sehr viel für sich hat, weil sie klar hervorhebt, daß die Embryo-Initiale eine andere Zelle ist als die Eizelle » (Rosenberg 1930, S. 3). Erst in zweiter Linie unterscheidet Winkler — im Gegensatz zu Strasburger — ob die reduzierte oder unreduzierte Chromosomenzahl vorliegt und spricht dann von haploider (generativer, gamophasiger) bzw. von diploider (somatischer, zygophasiger) *Parthenogenese* oder *Apogamie* (= *Apogametie* nach Renner).

Strasburger dagegen legt das Hauptgewicht auf die Chromosomenzahl und spricht nur dann von *Parthenogenese,* wenn sich ein haploides Ei zu einem Embryo entwickelt. Die Embryoentwicklung aus einem diploiden Ei oder aus einer anderen Zelle des diploiden Gametophyten bezeichnet er als *Apogamie.*

Ernst verwendet die gleichen Ausdrücke in nochmals anderem Sinne. Er legt seiner Definition das verschiedene Verhalten gegenüber der Sexualität zugrunde und spricht von *Parthenogenese* im Sinne von *fakultativer Apomixis* bei sonst sexuell funktionsfähigen Arten. Als *Apogamie* bezeichnet er die *obligate Apomixis* nach dem vollständigen Verlust der Sexualität.

Winklers Definitionen haben den Vorteil, morphologischer Natur zu sein. Sie stützen sich auf leicht feststellbare Tatsachen, während Ernst auf Grund biologisch-physiologischer Vorgänge definiert, die auch heute noch sehr wenig bekannt sind. Daher hat sich Winklers Definitionsweise auch am besten gehalten, und tatsächlich wird heute der Ausdruck *Parthenogenese* fast ausschließlich im Sinne Winklers gebraucht. Dagegen scheint mir die Ersetzung des Ausdruckes *Apogamie* (n. Winkler) durch *Apogametie* (n. Renner) als begründet, und zwar nicht nur wegen der sprachlichen Überlegenheit, sondern weil schon De Bary *Apogamie* als Überbegriff für sämtliche asexuellen Reproduktionsvorgänge nach dem Verlust der Sexualität eingeführt hat. Es ist nicht gestattet, diesen weiten Sinn des Begriffes willkürlich einzuengen (Strasburger, Winkler, Ernst), ganz abgesehen davon, daß wir einen solchen Überbegriff unbedingt brauchen. Winkler (1908) sah sich daher veranlaßt, einen solchen neu zu schaffen, indem er den Begriff *Apomixis* einführte und ihn als « Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung durch einen andern, ungeschlechtlichen, nicht mit Kern- und Zellverschmelzung verbundenen Vermehrungsprozeß » definierte. Die beiden Begriffe *Apogamie* (De Bary) und *Apomixis* (Winkler) decken sich inhaltlich vollständig. Es muß daher dem ersteren, da er älter ist, der Vorzug gegeben werden.

Edman (1939) hat vorgeschlagen, den Ausdruck ***Apomixis*** als Überbegriff von *Parthenogenese* und *Apogametie* zu verwenden. Es soll damit also nicht der ganze Reproduktionsprozeß, sondern nur die Phase der asexuellen Entwicklung eines Sporophyten aus einem unreduzierten Gametophyten bezeichnet werden.

Die andere Phase, welche den ontogenetischen Zyklus schließt, die Entwicklung eines unreduzierten Gametophyten, ist erst in jüngster Zeit terminologisch eingehend diskutiert worden, und zwar besonders von Edman (1937) und Fagerlind (1939). Beide wählen als Überbegriff den von Chiarugi geschaffenen Ausdruck ***Apomeiose***. Darunter wurde ursprünglich nur die Bildung eines unreduzierten Gametophyten aus einer Embryosackmutterzelle verstanden. Doch später (1930) hat Chiarugi diesen Ausdruck selber in erweitertem Sinne gebraucht. Für die Unterteilung der Apomeiose sind aber verschiedene Vorschläge gemacht worden.

Edman bezeichnet als *Aposporie* die Bildung eines diploiden Gametophyten aus einer extraarchesporialen, d. h. somatischen Zelle des

Sporophyten. Für die Entstehung von diploiden Gametophyten-Initialen aus archesporialem Gewebe führt Edman den Begriff ***Diplosporie*** ein.

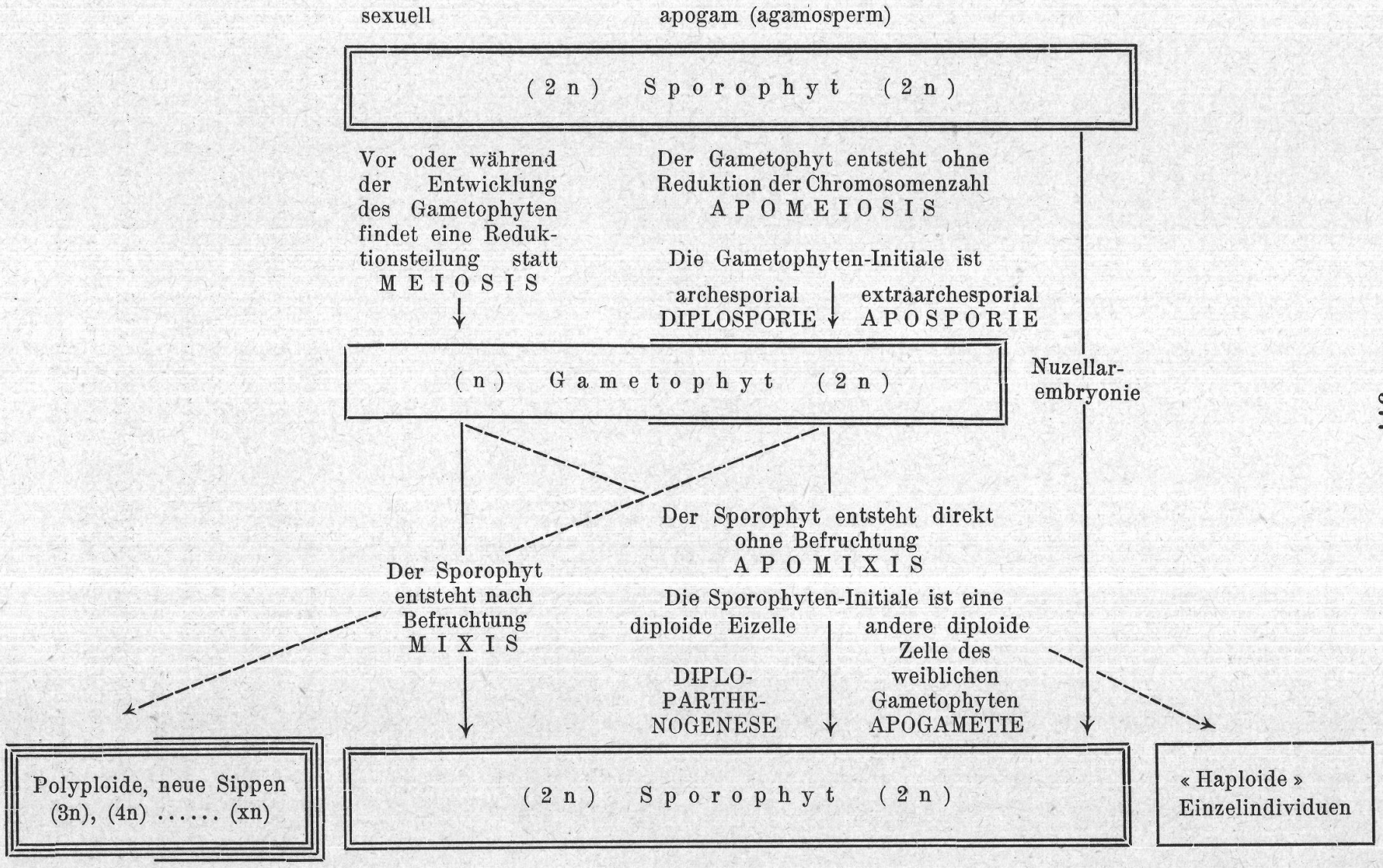
Fagerlind (1939) verwendet die gleichen Ausdrücke in anderem Sinne : Er spricht dann von *Aposporie,* wenn die erste Teilung der Mutterzelle stark mitotischen Charakters ist. Die Aposporie kann generativ oder somatisch sein, je nachdem, ob sich eine archesporiale oder eine somatische Zelle zum Gametophyten entwickelt. Den Begriff *Diplosporie* (Edman 1937) beschränkt er auf die Bildung eines unreduzierten Gametophyten aus einer Archesporzelle, die eine Teilung von relativ stark meiotischem Charakter erfährt, welche zur Bildung eines Restitutionskernes führt. Zwischen diesen beiden Typen gibt es intermediäre Fälle. Fagerlind greift nun einen solchen heraus und bezeichnet ihn als *Semiaposporie* und schreibt dazu : « Die drei Fälle, Aposporie, Semiaposporie und Diplosporie gehen ohne Grenzen ineinander über. »

Es stehen sich hier also die beiden Definitionsweisen von Edman und Fagerlind gegenüber. Von diesen halte ich aus folgenden Gründen die erste für zweckmäßiger : 1. Edman definiert auf Grund morphologischer Befunde. 2. Die Begriffe lassen sich besser gegeneinander abgrenzen, und 3. ist der Ausdruck *Diplosporie* von Edman definiert und sein Inhalt kann daher nicht beliebig abgeändert werden.

Zusammenfassend schlage ich folgende Bezeichnungsweise vor : Wenn einer Spezies die sexuelle Zeugung verlorengeht und an ihre Stelle ein asexueller Fortpflanzungsmodus tritt, liegt *Apogamie* vor (De Bary). Diese zerfällt in Reproduktion ohne Samen und in *Agamospermie.* Entwickelt sich der Same direkt aus dem Sporophytengewebe, so liegt ein Spezialfall von vegetativer Propagation, nämlich *Nuzellar-Embryonie* vor. Alle diese Ausdrücke bezeichnen einen ganzen, in sich abgeschlossenen Reproduktionszyklus, während die folgenden Termini sich nur auf einzelne Phasen und nicht auf einen ganzen Zyklus beziehen. Wenn nämlich der Wechsel zwischen Gametophyt und Sporophyt erhalten bleibt, muß die Bildung eines unreduzierten Gametophyten als *Apomeiose* und seine Entwicklung zum Embryo ohne Befruchtung als *Apomixis* auseinandergehalten werde. Im Falle von Apomeiose entsteht ein unreduzierter Gametophyt entweder aus einer Embryosackmutterzelle *(Diplosporie)* oder aus einer somatischen Zelle *(Aposporie).* Apomixis zerfällt in *(Diplo-)Parthenogenese* und *Apogametie.* Im ersten Falle entwickelt sich der Embryo aus einer Eizelle, im zweiten aus einer anderen Zelle des weiblichen Gametophyten.

Apomeiose und Apomixis sind also aufeinanderfolgende Teilprozesse des ganzen agamospermen Reproduktionsvorganges. Wie im Schema II dargestellt ist, können sie in Ausnahmefällen kombiniert werden mit sexuellen Phasen. Entwickeln sich meiotisch entstandene, also reduzierte

Schema II. Phylogenetische und ontogenetische Entwicklung



Gametophyten apomiktisch weiter, so entstehen sogenannte «haploide» Pflanzen. Diese sind aber meistens hochsteril und spielen für die phylogenetische Entwicklung keine Rolle. Demgegenüber führt gelegentlich die Befruchtung von apomiktisch entstandenen Eizellen zu neuen Formen, die als Apomikten sehr gut lebensfähig sein können und infolgedessen erhalten bleiben. Durch Wiederholung dieses Prozesses können ganze polyploide Formenkreise entstehen. Diesem Phänomen kommt daher für die phylogenetische Entwicklung besondere Bedeutung zu.

E. Zusammenfassung.

1. Die somatische Chromosomenzahl von 14 Arten der *Auricomus*-Gruppe wurde zu 2n = 32 bestimmt. Daneben wurden je eine Art mit 16, 40 und 48 somatischen Chromosomen gefunden. Die *Auricomus*-Gruppe wird als eine polyploide Reihe mit der Grundzahl 8 betrachtet.
2. Die Entwicklung des männlichen Gametophyten ist gekennzeichnet durch eine, bei den einzelnen Arten verschieden starke Asyndese. Diese führt zu Entwicklungsstörungen während der Sporogenese oder später, während der Wachstumsperiode, und hat eine verschieden starke Mischkörnigkeit des Pollens zur Folge.
3. Zwischen den morphologischen Eigenschaften des Pollens, dem Pollenbild und den Entwicklungsstörungen bestehen enge Beziehungen. Pollengröße und Chromosomenzahl wurden zur Beurteilung des Polyploidcharakters herangezogen. Als physiologische Eigenschaft des Pollens wurde seine Keimfähigkeit experimentell untersucht.
4. Bei der Entwicklung des weiblichen Gametophyten differenziert sich zuerst eine archesporiale Embryosackmutterzelle. Diese degeneriert aber schon während der ersten Reduktionsteilung und wird funktionell ersetzt durch eine somatische Embryosackinitiale, die sich zu einem normal aussehenden aposporen Embryosack entwickelt.
5. Sämtliche untersuchten Arten sind pseudogam. Der Einfluß des Pollens wurde auf zytologischem Wege an kastriertem Material festgestellt. Sowohl das Endosperm wie auch der Embryo entwikkeln sich nur nach der Bestäubung. Es kommt aber in keinem Fall zu einer Befruchtung. Das Endosperm der tetraploiden Arten ist oktoploid.
6. Im Anschluß an die Untersuchungen wird das Phänomen der Pseudogamie bei Angiospermen als Übergangsform zwischen normaler Sexualität mit Doppelbefruchtung und autonomer Apomixis diskutiert.

7. Im Zusammenhang mit dem Artbildungsproblem der pseudogamen Auricomi werden der Mutation und der gelegentlichen Bastardierung besondere Bedeutung zugemessen.
8. Schließlich wird zum Terminologie-Problem bei apogamen Pflanzen Stellung genommen.

Literaturverzeichnis.

Afzelius, K., 1928. Die Embryobildung bei Nigritella nigra. Sv. Bot. Tidskr. **22,** S. 82—91.
— 1932. Zur Kenntnis der Fortpflanzungsverhältnisse und Chromosomenzahlen bei Nigritella nigra. Sv. Bot. Tidskr. **26,** S. 365—369.
— 1936. Apomixis in der Gattung Arnica. Sv. Bot. Tidskr. **30,** S. 572—579.
Åkerberg, E., 1936. Studien über die Samenbildung bei Poa pratensis. Bot. Not. S. 213—280.
— 1942. Cytogenetic Studies in Poa pratensis and its Hybrids with Poa alpina. Hereditas, **28,** S. 1—126.
Bergman, B., 1932. Aposporie bei Picris hieacioides und Leontodon hispidus. Sv. Bot. Tidskr. **26,** S. 453—457.
— 1935. Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen Leontodon und Picris. Sv. Bot. Tidskr. S. 155—301.
Böcher, T. W., 1938. Cytological studies in the genus Ranunculus. Dansk. Bot. Arkiv, **9,** Nr. 4, S. 1—33.
Böös, G., 1924. Neue embryologische Studien über Alchemilla arvensis. Bot. Not. S. 209—250.
Bruun, H. G., 1932. Cytological Studies in Primula. Symb. Bot. Upsal. **1,** S. 155 bis 158.
Coulter, J. M., 1898. Contribution to the life history of Ranunculus. Bot. Gaz. **25.**
Christoff, M., 1940. Über die Fortpflanzungsverhältnisse bei einigen Arten der Gattung Hieracium nach einer experimentell induzierten Chromosomenvermehrung. Planta, **31,** S. 73—90.
Darlington, C. D., 1937. Recent Advances in Cytology. London.
Edman, G., 1937. Apomeiosis und Apomixis bei Atraphaxis frutescens. Acta Horti Bergiani, **11,** S. 13—66.
Ernst, A., 1909. Apogamie bei Burmannia coelestis. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **27,** S. 157—168.
— 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena, 665 S.
— und Bernhard, Ch., 1912. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von Burmannia coelestis. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, 2. Ser., **11,** S. 234—257.
Fagerlind, F., 1939. Die Terminologie der Apomixisprozesse. Hereditas, **25,** S. 1—26.
— 1940. Zytologie und Gametophytenbildung in der Gattung Wikströmia. Hereditas, **26,** S. 23—50.
— 1942. Kommt Agamaspermie bei Canina-Rosen vor? Hereditas, **28,** S. 224 bis 226.
Focke, W. O., 1881. Die Pflanzenmischlinge. Berlin, 569 S.
Gardner and Kraus, 1938. Histological comparison of fruits developing and following Pollination. Bot. Gaz. **99,** S. 355—376.

Gäumann, E., 1939. Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung. Fortschritte der Bot. **8,** S. 36—41.
Geitler, L., 1934. Grundriß der Zytologie. Berlin.
— 1940. Schnellmethoden der Kern- und Chromosomenuntersuchung. Berlin.
Gentcheff, G., 1938. Über die pseudogame Fortpflanzung bei Potentilla. Genetica, **20,** S. 398—408.
— und Gustafsson, A., 1940. Parthenogenesis and pseudogamy in Potentilla. Bot. Not. S. 109—142.
Gustafsson, A., 1930. Kastrierung und Pseudogamie bei Rubus. Bot. Not. S. 477—494.
— 1931. Weitere Kastrierungsversuche in der Gattung Rosa. Bot. Not. S. 350 bis 354.
— 1935. Studies on the mechanism of parthenogenesis. Hereditas, **11,** S. 1—112.
— 1938. Induced Parthenocarpy. Bot. Gaz. **99,** S. 840—844.
— 1942. Cros-experiments in the genus Rosa. Hereditas, **28,** S. 235—238.
Haberlandt, G., 1922. Die Vorstufen und Ursachen der Adventivembryonie. Sitzb. d. Ak. Wiss. Berlin, **25.**
— 1923. Zur Embryologie von Allium odorum. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **41,** S. 174—179.
— 1938. Über die experimentelle Adventivembryonie. Sitzb. d. Ak. Wiss. Berlin. **24.**
Hagerup, O., 1933. Studies in polyploid Ectotypes in Vaccinium uliginosum. Hereditas, **18,** S. 122—128.
Herrig, F., 1919. Über Spermazellen im Pollenschlauch der Angiospermen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **37,** S. 450—453.
Hofmeister, W., 1851. Vergleichende Untersuchung der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. Leipzig.
Holmgren, J., 1919. Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen Erigeron und Eupatorium. K. Sv. Vet. Ak. Handl. **59,** S. 1—118.
Jane, F., 1932. The Chromosomes of Ranunculus parviflorus. An. of Bot. **46,** S. 187—188.
Juel, H. O., 1900. Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung in der Gattung Alchemilla. K. Sv. Vet. Ak. Handl. **33,** S. 1—59.
Jungner, R., 1894. Ranunculus acris L. × auricomus L. Bot. Not. S. 156—162.
Kiellander, C. L., 1935. Apomixis bei Poa serotina. Bot. Not. S. 87—95.
Kirchner, O., 1904. Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **22.**
Koch, W., 1933. Schweizerische Arten aus der Verwandtschaft des Ranunculus auricomus L. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. **42,** S. 740—753.
— 1939. Zweiter Beitrag zur Kenntnis des Formenkreises von Ranunculus auricomus L. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. **49,** S. 541—554.
Kobel, F., 1926. Untersuchungen über die Keimfähigkeit des Pollens unserer wichtigsten Kern- und Steinobstsorten. Landw. Jahrb. d. Schweiz.
Kuhn, E., 1928. Zur Zytologie von Thalictrum. Jahrb. f. wiss. Bot. **68,** S. 382 bis 430.
— 1930. Pseudogamie und Androgenesis bei Pflanzen. Züchter, **2.** Jahrg., S. 124—143.
Langlet, O., 1927. Beiträge zur Zytologie der Ranunculaceen. Sv. Bot. Tidskr. **21,** S. 1—27.
— 1932. Über die Chromosomenverhältnisse und Systematik der Ranunculaceen. Sv. Bot. Tidskr. **26,** S. 381—400.
Larter, L. N. H., 1932. Chromosom Variation and Behaviour in Ranunculus. J. of Genet. **26.**

Lidforss, B., 1914. Résumé seiner Arbeiten über Rubus. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre, **12,** S. 1—13.

Lotsy, J. P., 1924. Kreuzung und Deszendenz. **16.** Ber. d. Zürcher Bot. Ges. S. 33—64.

Metcalfe, 1939. Sexual-Reproduction of Ranunculus Ficaria. Ann. Bot. N. S. **3,** S. 91—103.

Müntzing, A., 1928. Pseudogamie in der Gattung Potentilla. Hereditas, **11,** S. 267—283.

— A. und G., 1941. Some new results concerning apomixis, sexuality and polymorphism in Potentilla. Bot. bot. S. 237—278.

— 1942. Recent results in Potentilla. Hereditas, **28,** S. 232—235.

Murbeck, S., 1901. Nagra för Skandinviens flora nya hybrider. 3. Ranunculus auricomus L. × sulfureus Soland. Bot. Not. S. 211—214.

— 1901. Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Arsskr. **36,** 45 S.

Noack, K. L., 1939. Über Hypericumkreuzungen. VI. Fortpflanzungsverhältnisse und Bastarde von Hypericum perforatum. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre, **76,** S. 569—601.

Ostenfeld, C. H., 1904. Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung Hieracium. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **22,** S. 376.

Overton, J. B., 1904. Über Parthenogenese bei Thalictrum purpurascens. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **22,** S. 274—283.

Pace, L., 1913. Apogamy in Atamasco. Bot. Gaz. **56,** S. 376—394.

Peter, J., 1920. Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceae. Beitr. z. Biol. d. Pfl. **14.**

Poddubnaja-Arnoldi, W. A., 1933. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung bei einigen Chondrilla-Arten. Planta, **19,** S. 46—86.

Popoff, A., 1935. Über die Fortpflanzungsverhältnisse in der Gattung Potentilla. Planta, **24,** S. 510—522.

Rosenberg, O., 1927. Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. Hereditas, **8,** 305—308.

— 1930. Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen. Handb. d. Vererbungswiss. **2,** 66 S.

Rozanova, M., 1932. Versuch einer analytischen Monographie der Conspezies Ran. auricomus Korsh. Trav. de l'Inst. Sc. Nat. de Peterhof, 1932, Nr. **8.** — Russisch mit deutscher Zusammenfassung.

Rutishauser, A., 1939. Zur Embryologie pseudogamer Potentillen. Mitt. d. Nat. Ges. Schaffhs. **15,** S. 203—215.

— 1943. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Bastardbildung apomiktischer Potentillen. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. **53,** S. 5—83.

Samuelsson, G., 1943. Die Verbreitung der Alchemilla-Arten aus der Vulgaris-Gruppe in Nordeuropa. Acta Phytogeogr. Suecica, **16,** S. 1—159.

Schnarf, K., 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen, Berlin. 354 S.

Schürhoff, P. N., 1926. Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart. 792 S.

Sörensen, Th., 1938. Ranuncelstudier II. Bot. Tidskr. Kobenhaven, **44,** S. 433.

Strasburger, E., 1878. Über Polyembryonie. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **12,** N. F. 5.

— 1905. Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Bot. **42,** S. 88—164.

Sueßenguth, K., 1923. Über die Pseudogamie bei Zygopetalum Mackayi. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **41,** S. 16—23.

Täckholm, G., 1923. Zytologische Studien über die Gattung Rosa. Acta Horti Bergiani, **7,** S. 97—381.

Thomas, P. T., 1940. Reproductive versality in Rubus II. The chromosomes and development. J. of Genet. **40,** S. 119—128.

Treub, M., 1898. L'organ femelle et l'apogamie du Balanophora elongata. Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg, **15.**

Tschermak-Seysenegg v., 1940. Hybridogene Parthenogenesis. Forschg. und Fortschr. **16.** Jahrg.

Wettstein, F. v., 1932. Bastardpolyploidie als Artbildungsvorgang bei Pflanzen. Die Naturwiss. **51,** S. 981—984.

— 1940. Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem II. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **58,** S. 374—388.

Wettstein, R., 1933. Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig und Wien. 1152 S.

Wiger, J., 1930. Ein neuer Fall von autonomer Nuzellarembryonie. Bot. Not. S. 368—370.

Winkler, H., 1906. Über Parthenogenese bei Wikstroemia indica. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **22,** S. 573.

— 1908. Über Parthenogenese und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. rei Bot. **2.**

— 1920. Verbreitung und Ursache der Parthenogenese im Pflanzen- und Tierreiche. Jena, 1920, 321 S.

— Apomixis. Handwörterb. d. Naturwiss. S. 451—461.