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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 55 (1945)

Artikel: Die Embryosack- und Pollenentwicklung bei einigen polyploiden Garten-Astern im Vergleich mit der wildwachsenden Aster amellus L.

Autor: Annen, Ernst

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-39180

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

Die Embryosack- und Pollenentwicklung bei einigen polyploiden Garten-Astern im Vergleich mit der wildwachsenden Aster Amellus L.

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich)

Von *Ernst Annen.*

Eingegangen am 19. März 1945.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung 81
A. Material und Methoden 82
B. Die somatischen Chromosomenzahlen 82
C. Die Embryosack- und Pollenentwicklung 84
a) Die Entwicklung des weiblichen Gametophyten 84
b) Die Entwicklung des männlichen Gametophyten 97
D. Vergleich der Degenerationserscheinungen in der Embryosack- und Pollenentwicklung 110
a) Degeneration der weiblichen Komponente 110
b) Degeneration der männlichen Komponente 111
E. Die mutmaßliche Entstehung der besprochenen Garten-Astern 112
F. Die Chromosomenzahlen in der Gattung Aster 114
Zusammenfassung 117
Literaturverzeichnis 119

Einleitung.

Die von Silva Tarouca (1927) beschriebene *Aster Frikarti,* eine verbreitete Gartenaster, entstand in der Gärtnerei Frikart in Stäfa spontan als Sämling der *A. Thomsoni* hort. Es ist keine gewollte Züchtung, sondern ein zufälliger Fund. Die große Beliebtheit als Zierstaude verdankt diese Aster ihrem buschigen Wuchs, ihren sehr zahlreichen, großen Blütenköpfchen von klarer, blauer Farbe und der langen Blühperiode vom Juli bis in den Oktober. Sie ist steril und kann nur durch Wurzelstöcke vermehrt werden.

Es ist nun Aufgabe der vorliegenden Dissertation, die Gründe der Sterilität aufzudecken und gleichzeitig die Frage zu prüfen, ob die Vermutung zutreffe, daß *A. Frikarti* ein Bastard von *A. Thomsoni* und *A. Amellus* sei. Die Ermittlung der somatischen Chromosomenzahl brachte die Erkenntnis, daß kompliziertere Verhältnisse vorliegen, zumal die erwähnten Kulturformen aus der Gärtnerei Frikart alle schon polyploid und steril waren. Für das Studium der Embryosack-

und Pollenentwicklung mußte ich zu einer Wildform greifen, *A. Amellus* L., die ich in der Rheingegend bei Glattfelden und Eglisau fand. Einige Exemplare dieser Spezies wurden mir auch aus der Gegend des Calandas durch Herrn Lehrer Flütsch in Chur zugeschickt, dem ich dafür herzlich danken möchte. Neben diesen Untersuchungen habe ich noch von einigen weiteren *Aster*-Arten die somatische Chromosomenzahl bestimmt. Diese Ergebnisse sind im letzten Kapitel in Tabelle 2 zusammengestellt.

Ich möchte hier meinen verbindlichsten Dank aussprechen: meinen verehrten Lehrern, Herrn Prof. Dr. A. Frey-Wyßling und Herrn Prof. Dr. F. Kobel, Direktor der Versuchsanstalt Wädenswil, für ihr wohlwollendes Interesse, das sie meiner Arbeit gegenüber stets bekundet haben; ferner auch den Herren Prof. Dr. W. Koch und Dr. C. Heußer für ihre wertvollen Ratschläge.

Anmerkung für den Leser:
Im Text wurden folgende Abkürzungen verwendet:
EMZ = Embryosackmutterzelle = Makrosporenmutterzelle.
ES = Embryosack.
PMZ = Pollenmutterzelle = Mikrosporenmutterzelle.

A. Material und Methoden.

Das Untersuchungsmaterial stammt zum größten Teil aus der Staudengärtnerei Frikart in Stäfa. Die wildwachsenden Arten *Aster Amellus* L. und *A. Linosyris* (L.) Bernh. wurden bei Glattfelden und Eglisau gesammelt. Einige Exemplare von *A. Amellus* L. stammten aus der Gegend des Calandas bei Chur.

Die somatischen Chromosomenzahlen wurden an Wurzelspitzen festgestellt. Zur Untersuchung der Reduktionsteilungen in den Pollenmutterzellen fixierte ich die Blütenknospen in den Abendstunden, da während dieser Zeit ein Maximum an Meiosestadien zu beobachten war. Als Fixiermittel benützte ich vorwiegend Nawaschins Chromessigsäure-Formol-Gemisch und teilweise auch Alkohol-Eisessig nach Carnoy. Eisenhämatoxylin und Kristallviolett[1] dienten als Färbemittel. Für die Pollenuntersuchung wandte ich oft auch die Schnellmethoden mit Karminessigsäure nach Heitz und die Nuklealreaktion nach Feulgen mit gutem Erfolg an.

B. Die somatischen Chromosomenzahlen.

Der Einblick in die somatischen Chromosomenzahlen zeigt schon, daß die Auffassung von *A. Frikarti* Silva Tarouca als Bastard zwischen

[1] Methode nach Claußen, wie sie von Oehlkers (1940) beschrieben ist, aber etwas modifiziert: Färbedauer 24 Stunden statt höchstens 1 Stunde; Differenzierung ohne Anwendung von Nelkenöl.

A. Amellus und *A. Thomsoni*, wie sie z. B. in Pareys « Blumengärtnerei » vertreten wird, nicht stimmen kann.

Tabelle 1.

Aster Amellus L. (Wildform)	2 n = 18
» *Amellus « Goliath »* hort.	66
» *-Amellus-« Goliath »*-Sämlinge	76
» *Thomsoni* hort.	27
» *Frikarti* var. « *Wunder v. Stäfa* »	54
» » » « *Mönch* »	54
» » » « *Jungfrau* »	52

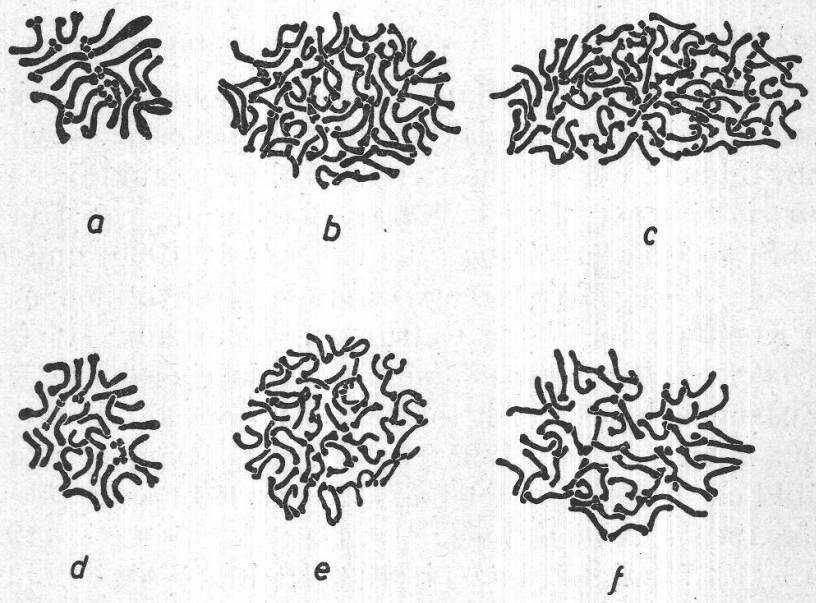


Abbildung 1.
Äquatorialplatten aus Wurzelspitzen. *a Aster Amellus* L.; *b A. Amellus « Goliath »; c A.-Amellus-« Goliath »*-Sämling; *d A. Thomsoni* hort.; *e A. Frikarti « Wunder von Stäfa »; f A. Frikarti « Jungfrau »*. Vergr. 1150 ×.

Die wildwachsende *Aster Amellus* L. ist diploid, während alle andern, aus der Gärtnerei Frikart stammenden Arten oder Sorten einen mehr oder weniger hohen Grad von Polyploidie aufweisen. *A. Amellus « Goliath »* fällt mit ihrer Chromosomenzahl von 66 ganz aus der erwarteten 9er Reihe heraus. Leider stand mir nur ein Exemplar zur Verfügung; denn m. E. besitzt diese Züchtung sehr wahrscheinlich keine einheitliche Chromosomenzahl. Die drei untersuchten Sämlinge bestärken jedenfalls diese Annahme, indem zwei von ihnen sicher 76, der dritte zwischen 72 und 80 Chromosomen aufweisen. *A. Thomsoni* hort. stimmt mindestens äußerlich mit der Wildform *A. Thomsoni* Clarke überein,

nach Vergleich mit der Originalbeschreibung von Clarke (1876). Sie ist jedoch triploid und stellt wahrscheinlich eine in der Kultur entstandene Varietät dar. *A. Frikarti* Silva Tarouca ist im Jahre 1920 als Sämling aus dieser fast völlig sterilen *A. Thomsoni* hort. hervorgegangen. Es existieren drei Varietäten: « *Wunder von Stäfa* », « *Mönch* », « *Jungfrau* ». Die ersten beiden sind hexaploid mit 2 n = 54 Chromosomen; die dritte besitzt dagegen nur deren 52. Sie unterscheiden sich nur in der Wuchsform und in der Blütenfarbe, wobei die erste, «*Wunder von Stäfa*», durch ihren buschigen Wuchs und ihren Blütenreichtum hohe gärtnerische Bedeutung erlangt hat. Die weiteren Untersuchungen beziehen sich nur auf diese Varietät.

C. Die Embryosack- und Pollenentwicklung.

a) Die Entwicklung des weiblichen Gametophyten.

Es gibt wohl kaum eine Pflanzenfamilie, die eine derartige Mannigfaltigkeit aufweist in der Entwicklung des Embryosackes wie die Kompositen: z. B. Bildung des ES aus der EMZ ohne Reduktionsteilung nach dem *Antennaria*-Schema (Juel, 1900); Beteiligung von 1 bis 4 Makrosporen am ES, so bei *Pyrethrum* (Martinoli, 1939) und *Tanacetum* (Fagerlind, 1941); Weiterentwicklung der Antipoden zu einem vielzelligen Komplex bei vielen Gattungen, was schon Hofmeister (1858) bei *Aster (Callistephus) chinensis* beschrieben hatte. Ich möchte in diesem Zusammenhange noch folgende Autoren anführen: Martin (1892), Chamberlain (1895, 1918), Miss Opperman (1904), Mlle Goldflus (1898/99), Palm (1914 *a*, 1914 *b*, 1915), Carano (1913, 1915, 1921), Afzelius (1924), Chiarugi (1927), Maheshwari (1937), Martinoli (1939, 1940), Fagerlind (1941).

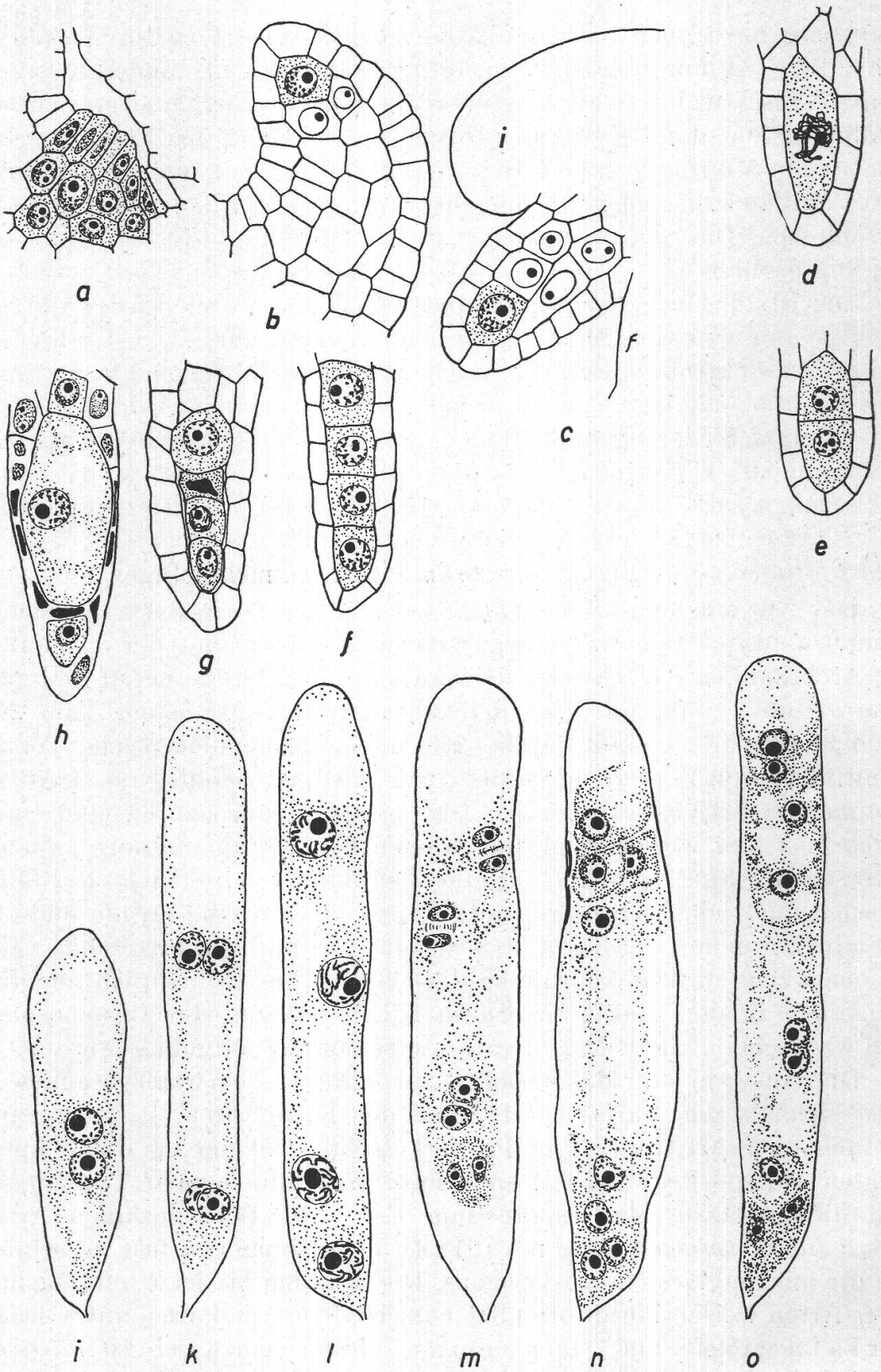
Aster Amellus L.

Die Samenanlage ist, dem Sympetalentyp entsprechend, anatrop. Ihre Entwicklung beginnt schon in den jüngsten Blütenknospen mit dem Hervorwachsen eines seitlichen Höckers an der Plazenta (Abb. 2 *a*). Unter der Epidermis zeichnet sich bereits eine Zelle durch ihren großen, chromatinreichen Kern von den andern ab. Sie erzeugt durch fortgesetzte Teilung eine ähnliche Zellenreihe, wie sie Heußer (1914) bei *Himantoglossum* beschreibt. Durch spätere Querteilungen entsteht ein mehrreihiger Zellkomplex, der sich infolge vermehrter Teilung der

---

Abbildung 2.

A. Amellus L., Embryosackentwicklung. *a—c* Entwicklung des Nuzellus und des Archespors, i = Integument, f = Funikulus; *d* EMZ im Zygotän; *e* Interkinese; *f* Makrosporentetrade; *g* Auslese der 4. Makrospore zum ES, die 3. Makrospore ist bereits degeneriert; *h* 1kerniger ES, aus der 3. Makrospore entstanden, 2. Makro-



spore und Nuzellus fast vollständig aufgelöst; *i* 2kerniger ES; *k* und *l* 4kerniger ES; *m* 8kerniger ES kurz nach der 3. Teilung; *n* 8kerniger ES, Bildung der Antipoden; *o* 8kerniger ES mit 3 Antipoden, von denen die eine 2kernig ist, Polkerne unmittelbar vor der Verschmelzung. Vergr. 465 ×.

Unterseite nach oben umbiegt (Abb. 2 *b*). In einem späteren Stadium (Abb. 2 c) beginnt die Differenzierung des einzigen, äußeren Integuments. Dieses wölbt sich rasch über den Nuzellus vor und erreicht ungefähr zur Zeit der Beendigung der Tetradenteilung den Funikulus, mit dem es die Mikropyle bildet. Der Nuzellus liegt mit einer Seite direkt dem Funikulus an und wird vom Integument an den übrigen drei Seiten umschlossen. Die Samenanlage hat damit ihre endgültige anatrope Umbiegung erreicht.

Die Bildung des Archespors und der Makrosporen bei der Gattung *Aster* ist nur von wenigen Forschern untersucht wurden. Chamberlain (1895) streift dieses Kapitel nur mit einem Satze: die Entwicklung der Samenanlage von *A. Novae-Angliae* zeige im Anfangsstadium keine Unterschiede gegenüber dem allgemeinen Kompositentyp: anatrop, 1 Integument, 4 Makrosporen, wovon die chalazale (aber nicht immer) zum Embryosack werde. Palm (1914 *a*) hat sich etwas näher mit dieser Frage befaßt und u. a. Abweichungen beschrieben. Er fand bei *Aster Pattersoni* und *Pyrethrum corymbosum* ein mehrzelliges Archespor.

Der Nuzellus von *Aster Amellus* L. besteht, wie der « allgemeine Kompositentyp », aus der einzigen Archesporzelle und der Epidermis. Die Archesporzelle wächst zu einer ansehnlichen Größe heran und geht, ohne weitere Teilung, als EMZ in das Stadium der Meiose ein (Abb. 2 *d*). Auch hier ist die heterotypische, wie auch die homöotypische Teilung unmittelbar von Zellteilung gefolgt, wie es früher bereits von *A. Novae-Angliae* beschrieben worden ist. Die fertigen Makrosporen sind linear angeordnet und weisen unmittelbar nach der Tetradenteilung keinerlei Unterschiede auf (Abb. 2 *f*). Unter den vielen untersuchten Blütenknospen fand ich zwei interessante Fälle, nämlich eine Dyade und eine Tetrade, bei denen die Kerne je 9 absolut distinkt hervortretende Chromosomen zeigten. Die Anordnung der Chromosomen entsprach ungefähr derjenigen in der Diakinese. Diese Nichtauflösung der Chromosomen muß wahrscheinlich als Degenerationserscheinung aufgefaßt werden.

Die Auswahl der Makrosporen zur Bildung des Embryosackes erweist sich als sehr variables Merkmal der Kompositen, ja selbst einer Gattung oder Art dieser Familie. Der größte Teil der bis dahin untersuchten Kompositen schließt sich zwar dem allgemeinen Typ an, bei dem die chalazale Makrospore zum ES wird. Bei einzelnen Arten, z. B. *Solidago serotina* (Palm, 1914 *a*), keimt hingegen fast ausschließlich die mikropylare Makrospore aus. Die wenigen bis jetzt untersuchten *Aster*-Arten weisen hierin offenbar verschiedene Tendenzen auf. Chamberlain (1894) und Opperman (1904) sahen bei *Aster Novae-Angliae* in der Regel die chalazale Makrospore auskeimen, während Palm (1914 *b*) dies nur als Ausnahmefall gelten läßt. Der ES soll nach Palm aus jeder Tetradenzelle entstehen können, meist aber aus der obersten oder zweitobersten. Für *Aster Novi belgii* stimmen die An-

gaben von Opperman (1904) und Palm (1914 *a*) überein, daß stets die vierte Makrospore zum ES auswächst. *A. multiflorus* und *A. undulatus* verhalten sich nach derselben Arbeit von Opperman ebenso. Bei *A. Amellus* L. geht nach meinen Befunden der ES meist aus der 4. Makrospore (Abb. 2 *g*) hervor, zuweilen aber auch aus der dritten (Abb. 2 *h*) und in selteneren Fällen aus der zweiten. Oft sieht man zwei Makrosporen anfangs miteinander konkurrieren, doch wird der Kampf noch vor der ersten Teilung des primären ES-Kerns entschieden. Fälle mit mehr als einem jungen oder gar älteren ES in derselben Samenanlage, wie sie von Afzelius (1924) und Dahlgren (1920) bei *Senecio viscosus* bzw. *Lactuca muralis* gesehen wurden, konnte ich bei *A. Amellus* nicht finden.

Mit dem Wachstum der jungen ES-Zelle beginnen die übrigen 3 Makrosporen allmählich zu degenerieren. Dabei ist es gleichgültig, welche von den 4 Makrosporen auskeimt. Ich kann also die Angabe von Afzelius (1924, S. 139) bestätigen: «Wenn sich eine der oberen Tetradenzellen weiterentwickelt, verschwinden die chalazal gelegenen Zellen ebenso schnell wie die mikropylaren.» Die Behauptung Palms (1914 *b*), wonach die chalazal von der ES-Zelle gelegenen Makrosporen perisistieren und sich sogar weiter entwickeln können, ist auch für meinen Fall widerlegt. So viel läßt sich nur feststellen, daß die mikropylarwärts unmittelbar dem ES anliegende Zelle zuerst degeneriert. Dieses Verhalten mag damit erklärbar sein, daß die mikropylar gelegenen Zellen von der direkten Nahrungszufuhr von der Chalaza her abgeschnitten sind. Zugleich müssen von der ES-Zelle aus die umgebenden Zellen durch Fermentwirkung zur Auflösung gebracht werden. Die direkt angrenzenden Zellen wären dann logischerweise die ersten Opfer. Das betrifft die Makrosporen und die unmittelbar angrenzenden Nuzelluszellen, wie die Beobachtung es auch ergibt (Abb. 2 *h*). Eine Frage bleibt dann immer noch offen: Woher kommt der Anreiz zur Entwicklung einer bestimmten Makrospore? Eine erblich bedingte Anlage kann hier nicht in Frage kommen, da ich bei ein und derselben Pflanze verschiedene Fälle gefunden habe. Es müssen also äußere Faktoren dafür verantwortlich gemacht werden. Afzelius (1924, S. 134) spricht die Auffassung aus, daß es in hohem Grade von der Ernährung abhange, welche Makrospore zum ES werde. Von der Ernährung allein oder auch nur in erster Linie kann es aber wohl auch nicht abhängen; denn sonst müßte fast zwangsläufig die chalazale Makrospore auskeimen, da diese in der Ernährung am meisten begünstigt ist.

Die Entwicklung des ES von der Makrospore bis zum 8-Kern-Stadium verläuft in derselben Weise, wie sie durch Chamberlain (1895) u. a. bei *A. Novae-Angliae* beschrieben wurde. Die junge ES-Zelle beginnt nun stark in die Länge zu wachsen unter Bildung zweier großer Vakuolen, zwischen denen — ungefähr in der Zellmitte — der primäre

ES-Kern eingebettet ist (Abb. 2 *h*). Nach der ersten Teilung wandert der eine Tochterkern zum mikropylaren Ende der Zelle, während der andere am alten Platze verbleibt. In dieser Situation erfolgt, simultan für beide Kerne, die zweite Teilung (Abb. 2 *k*). Bald darauf, immer noch unter weiterer Streckung der Zelle, erfolgt die dritte Teilung, ebenfalls bei allen 4 Kernen zugleich (Abb. 2 *l, m*). Die vorderen 4 Kerne liegen nahe beisammen in der Mikropylengegend; die hintere Kerntetrade ist etwas mehr auseinandergezogen. Die Bildung des Eiapparates geht rasch und völlig normal vor sich. Der vordere Polkern bleibt am Ort in der Nähe der Eizelle und verschmilzt noch vor Erreichung der Befruchtungsreife mit dem nach vorne gewanderten, hinteren Polkern zum sekundären ES-Kern. In der Chalaza-Region des ES formieren sich mittlerweile die drei Antipoden als drei wohl abgegrenzte Zellen (Abb. 2 *n*). Sie liegen meist in einer Linie hintereinander, oder es legen sich die vorderen zwei Zellen nebeneinander.

Was nun die Ausformung des fertigen ES betrifft, hat sich in der Literatur eine Kontroverse entwickelt. Streitfrage war der Ursprung des oft mächtigen Antipodalkomplexes, der schon Hofmeister (1858) bei *Aster chinensis* aufgefallen war. Er besteht aus einem Komplex von 12 bis 20 Zellen, die meist mehrkernig sind (Abb. 3). Martin (1892), Chamberlain (1894) und Miss Opperman (1904) sehen darin stets nur eine Weiterentwicklung der Antipoden. Palm (1914, S. 8) schreibt dagegen von *A. Novae-Angliae* : « Bei Ausbildung der chalazalen Makrospore zum ES kommen die Antipoden zu voll normaler Ausbildung. Wenn aber die mikropylare Makrospore zum ES wird, werden entweder gar keine oder auch ausnahmsweise nur eine einzige Antipode ausgebildet, die wohl bald degeneriert. Die Antipoden werden somit zu besonders ephemeren Elementen im ES und dadurch leicht übersehen. » In diesem Fall soll also der ganze « Antipodenkomplex » aus den perisistierenden, chalazalen Makrosporen gebildet worden sein. Palm zieht besonders das Beispiel der « antipodal oosphere » von Chamberlain (1895) und Opperman (1904) herbei und bezeichnet sie als eine Bildung von Makrosporen. Rosenberg (1908) interpretiert diese « Antipodaleier » sogar als apospore Embryosäcke. In einer späteren Publikation verteidigt dann Chamberlain (1918) mit guten Gründen seinen Standpunkt. Seine Auffassung scheint mir durchaus annehmbar, da ja ein Fall bekannt ist von *Allium odoratum* (n. Schnarf, 1931), wo die drei Antipoden einen funktionstüchtigen Eiapparat bildeten. Die Ansicht Palms ist auch von späteren Autoren bestritten worden (Afzelius, 1924, u. a.). Im übrigen stimmen meine Beobachtungen an *A. Amellus* L. mit denjenigen Chamberlains an *A. Novae-Angliae* auch darin überein, daß die unterste Zelle des Antipodenkomplexes meist größer ist und lichteres Plasma enthält als die anderen. Das Problem der Antipodenregion der Kompositen wurde auch

von Carano (1913, 1915 *a*, *b*, 1921) in verschiedenen Arbeiten an Hand mehrerer Arten von *Astereen* untersucht. Er fand zwar in einigen Fällen Makrosporen, die lange am Leben blieben, konnte aber nie eine Veränderung der echten Antipoden beobachten. Afzelius (1924) erörtert nochmals in seiner Arbeit das ganze Problem und gibt auch eine gute Zusammenfassung der diesbezüglichen Literatur. Er untersuchte vor allem die Verteilung der verschiedenen Antipodentypen innerhalb der Gattung *Senecio* und verwandten Gattungen.

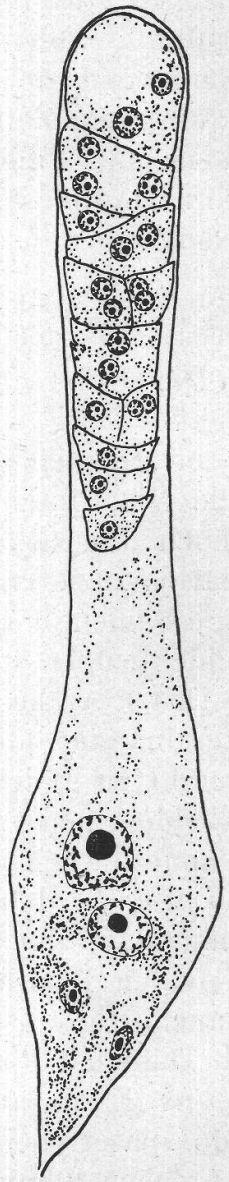


Abbildung 3.
Reifer Embryosack mit sekundärem ES-Kern und großem Antipodenkomplex. Vergr. 465 ×.

Das Untersuchungsmaterial von *Aster Amellus* gab mir zwar leider nur wenige Präparate mit den Stadien, die den Beginn der Ausformung des fertigen ES enthielten. Diese wenigen Fälle demonstrieren aber ganz eindeutig die Bildung der drei Antipoden und, wie es die Abb. 2 illustriert, deren Weiterentwicklung zum Antipodenkomplex. Die Tei-

lungen der Antipodenkerne verlaufen mitotisch. Diese Weiterentwicklung setzt sofort ein, so daß es ein großer Zufall ist, das zeitlich so kurze Stadium unmittelbar vorher im Präparat zu erwischen. Daß der Antipodenkomplex bei *A. Amellus* wirklich eine reine Bildung der Antipoden darstellt, geht auch daraus hervor, daß bei Dutzenden untersuchter junger Embryosäcke stets alle drei übrigen Makrosporen degeneriert sind.

Abb. 3 zeigt einen befruchtungsreifen Embryosack in seiner typischen Ausbildung: keulenförmig verbreiterter Vorderteil mit dem Eiapparat, wobei die Synergiden weit in die Mikropyle hineinragen; anschließend die schmälere, aber fast ebenso lange Antipodenregion mit 1—2kernigen Zellen. Der Embryosack liegt eingebettet zwischen Integument und Funikulus. Der Nuzellus ist ja bereits vor Erreichen des 4-Kern-Stadiums völlig aufgezehrt. Die Samenanlage weist eine enorme Verlängerung der Chalazaregion auf.

Aster Amellus « Goliath » hort.

Die Unterschiede dieser polyploiden, großblumigen Gartenaster gegenüber der wilden *A. Amellus* L. sind fast nur quantitativ. Die Blätter stimmen in Form und Nervatur völlig überein, ebenso der Hüllkelch. Die Blütenköpfe sind 2—3mal größer, der Wuchs etwa doppelt so hoch und bedeutend kräftiger. Es ist das Verhältnis einer Gigasvariation zu ihrer Normalform. Die Pflanze entwickelt nur selten keimfähige Samen. Frikart hat mir 3 solcher Sämlinge zur Untersuchung geschickt, über deren Ergebnis ich weiter unten berichten werde.

Das 1. Archespor ist ein- oder zweizellig und erzeugt oft 2 EMZ, die hintereinander oder schief nebeneinander angeordnet sind. Beide treten ungefähr zu gleicher Zeit in das Prophasestadium der Meiose ein. Eine der beiden, meist die vordere (Abb. 4 *c*), degeneriert jedoch sehr rasch. Die andere wächst stark in die Länge und abortiert schließlich ebenfalls (Abb. 4 *e, f*). Ich konnte nie die Bildung eines ES beobachten. Die Samenanlage der offenen Blüte zeigt in der Chalazaregion einen länglich-ovalen Bezirk um die Nuzellusgegend herum, in dem die Zellen schlauchartig ausgezogen und wahrscheinlich in Auflösung begriffen sind. Dasselbe Phänomen läßt sich nämlich auch bei der wilden *Aster Amellus* L. in alten, unbefruchteten Samenanlagen beobachten. Ich werde später, bei A. Thomsoni, nochmals auf diese Erscheinung zu sprechen kommen.

Sämling von A. Amellus « Goliath ».

Einer der drei Sämlinge kam im Herbst 1944 zum Blühen, so daß ich eine — allerdings oberflächliche — Untersuchung der ES-Entwicklung durchführen konnte. Meistens sah ich 2 EMZ, von denen über-

raschenderweise in allen Fällen wenigstens eine zur Weiterentwicklung gelangte. Die Meiose dauert außerordentlich lange, viel länger als in den PMZ. In Blüten, die bereits 1kernigen Pollen in vorgeschrittenem

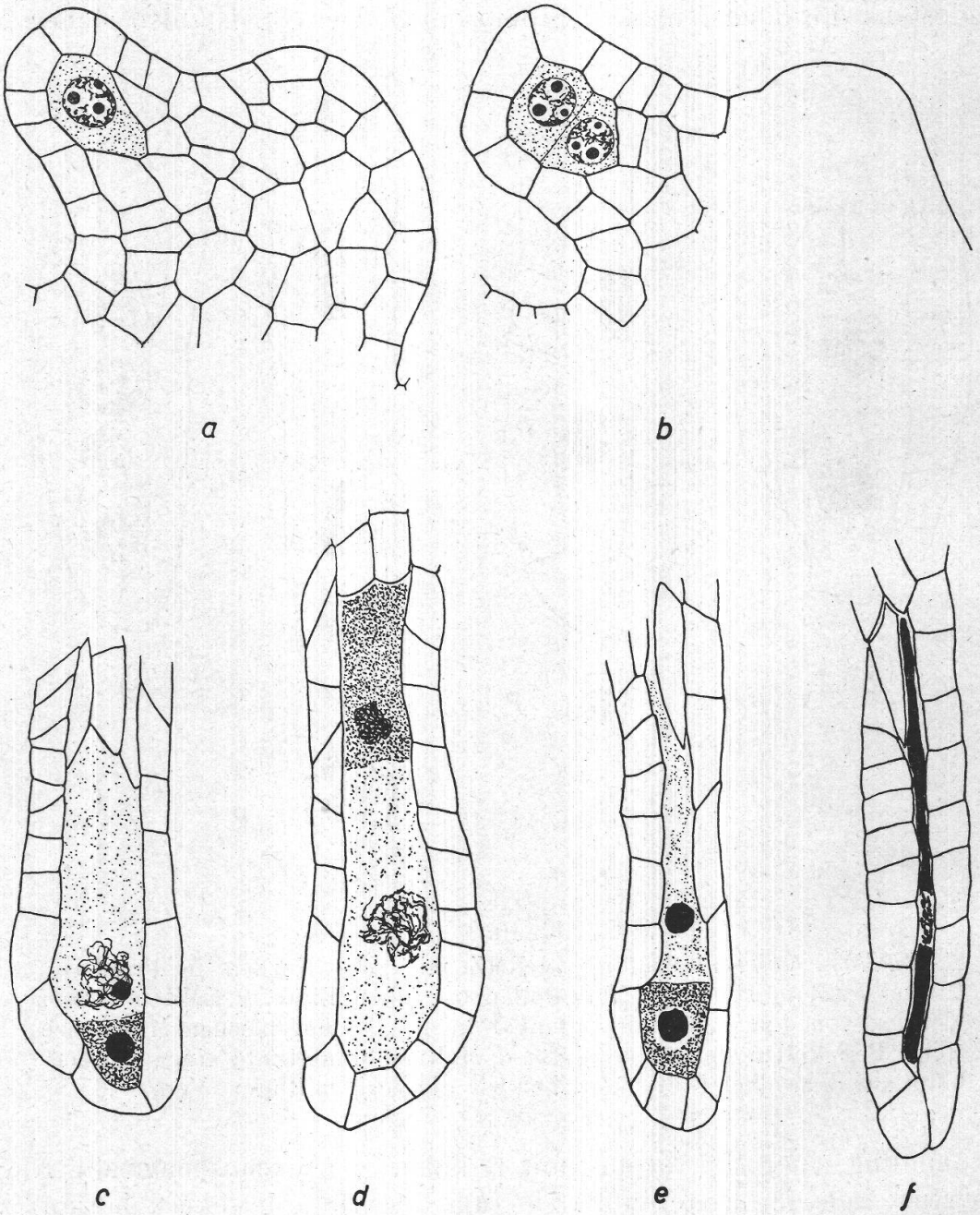


Abbildung 4.
A. Amellus « *Goliath* ». *a* und *b* junge Samenanlagen mit 1- bzw. 2zelligem Archespor; *c—f* Degeneration der beiden EMZ. Vergr. 465 ×.

Wachstum enthielten, fand ich in der Samenanlage erst normale Makrosporentetraden, während in der Wildform *Amellus* L. die Meiosen der EMZ und PMZ ziemlich genau synchron verlaufen.

Abb. 6 *a* zeigt einen ES aus einer älteren Blütenknospe, beim Übergang zum 4-Kern-Stadium. Der vordere Kern ist anscheinend schon geteilt, während sich der hintere noch in der Metaphase befindet. Die Auszählung der auf drei Schnitten verteilten Äquatorialplatte ergibt mindestens 45, höchstens 48 Chromosomen. Der ES ist also sicher ein

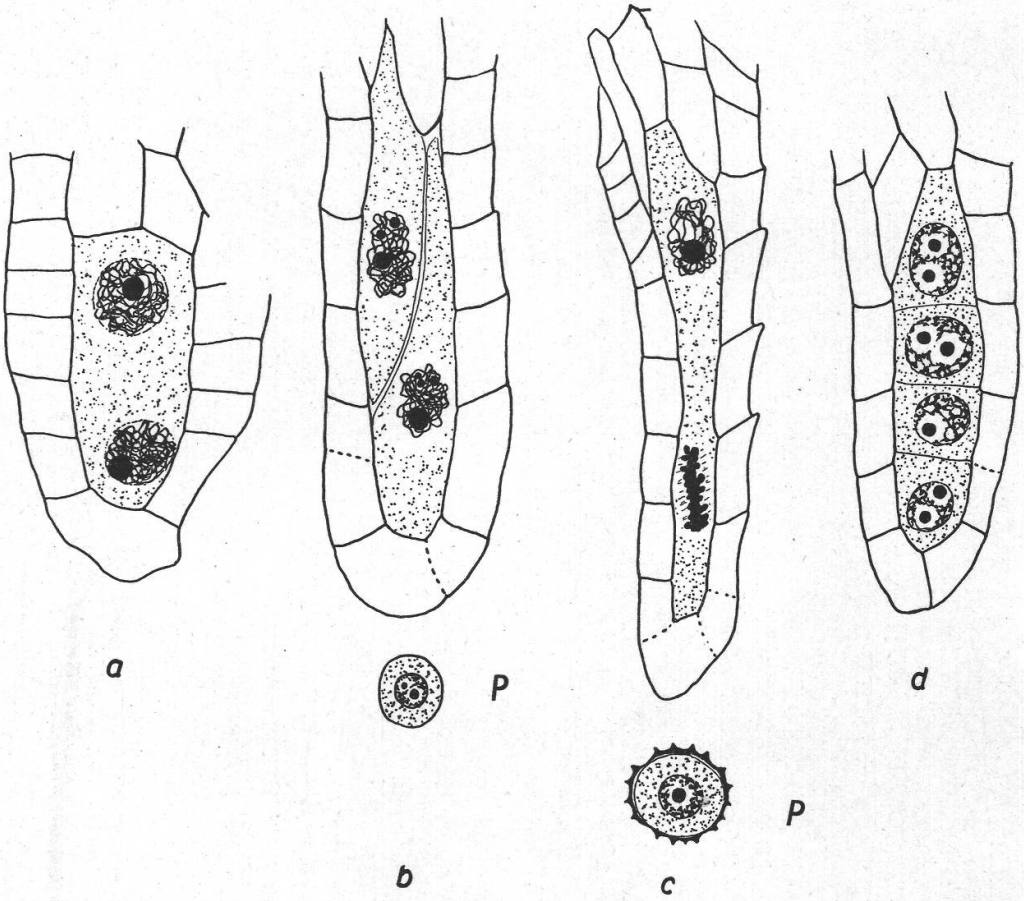


Abbildung 5.
A.-Amellus-« Goliath »-Sämling. *a* EMZ mit zwei Kernen in Prophase; *b* zwei EMZ in Prophase, P = Pollen derselben Blüte; *c* EMZ mit zwei Kernen, von denen der eine offenbar in der homöotypischen Metaphase steht, P = Pollen derselben Blüte; *d* Makrosporentetrade einer Zungenblüte aus demselben Blütenköpfchen wie die vorigen Blüten. Vergr. 465 ×.

Abkömmling einer Makrospore mit reduzierter Chromosomenzahl. Nach dem Aussehen der hinteren Partie (um den Metaphasekern herum) zu schließen, erscheint die Weiterentwicklung dieses ES bis zur Reife sehr fragwürdig. In einer andern Blüte fand ich sogar einen ES, der offenbar schon das 8-Kern-Stadium erreicht hat (Abb. 6 *c*). Die hintere Hälfte ist jedoch zusammengeschrumpft. In der vorderen Partie sind 6 kleinere, stark gefärbte Kerne zu sehen, die wahrscheinlich im Absterben begriffen oder schon tot sind. Dahinter liegen zwei größere Kerne, die sich eng aneinanderschmiegen, als ob sie verschmelzen wollten. Es ist

schwer zu entscheiden, ob auch diese zwei Kerne dem Untergang geweiht sind oder ob sie zum Ausgangspunkt einer Weiterentwicklung, eventuell apomiktischer Embryonen, werden. Eine weitere Verfolgung der Embryologie dieser *Amellus*-Zuchtpflanzen würde vielleicht interessante Tatsachen in dieser Hinsicht zutage bringen.

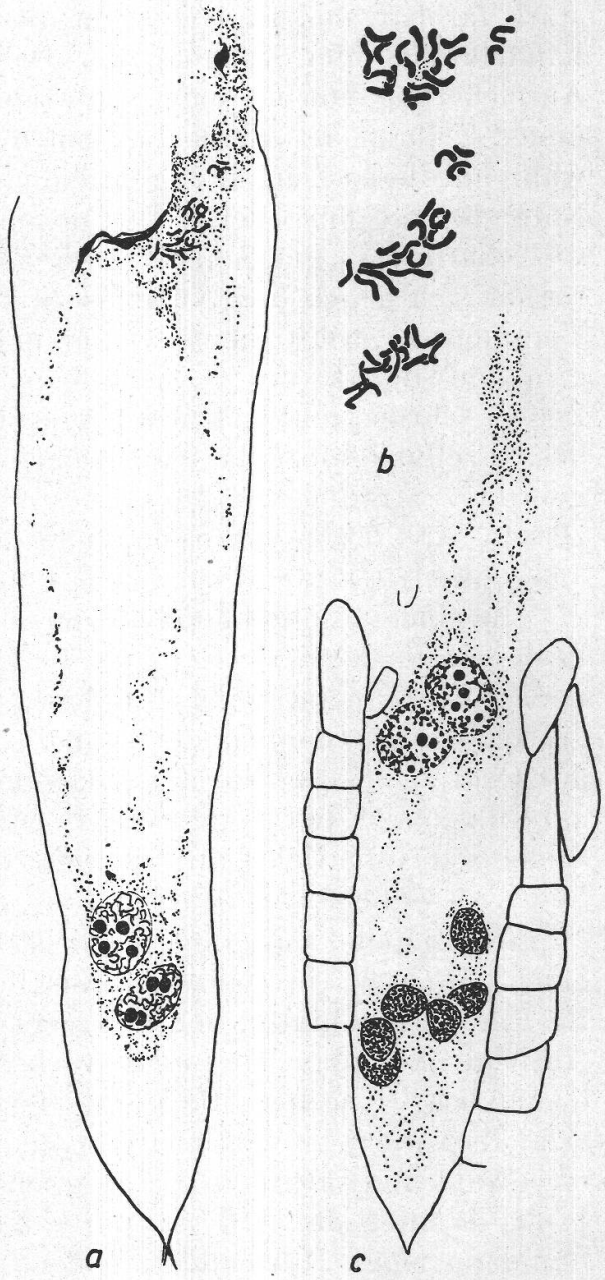


Abbildung 6.
A.-Amellus-« Goliath »-Sämling. *a* ES beim Übergang zum 4-Kern-Stadium, der hintere Kern in Metaphase; *b* Äquatorialplatte des hinteren Kerns, aus drei aufeinanderfolgenden Schnitten; *c* wahrscheinlich 8kerniger ES, in dem 3 Kernpaare vorn offenbar degeneriert sind, der hintere Teil des ES ist abgestorben und zusammengeschrumpft. In beiden Blüten ist der Pollen schon zweikernig. Vergr. 465 ×.

Aster Thomsoni hort.

Die Entwicklung der EMZ weist, soweit ich sie verfolgen konnte, bis in die späten Prophasestadien keinerlei sichtbare Differenzen auf gegenüber *A. Amellus* L. Auch die Makrosporentetraden haben normales Aussehen. Hin und wieder auftretende Mikronuklei in einzelnen Makro-

sporen zeugen einzig von gestörten Reifeteilungen. Bei der Auslese der Makrosporen zeigt sich eine deutliche Bevorzugung der zweiten für die Bildung des ES. Öfters kann auch die dritte, seltener die vierte Makrospore in Weiterentwicklung angetroffen werden. Die junge ES-Zelle beginnt das normale Längenwachstum; doch stellen sich bald Degenerationserscheinungen am Kern ein. Die Kernstruktur wird dichter und stark färbbar, und zugleich geht die straffe, runde Gestalt verloren. Es handelt sich hier offenbar um Dehydratation des Kernplasmas und Anreicherung von Chromatinsubstanz. Die ES-Zelle schrumpft vor der ersten Teilung des Kerns zusammen (Abb. 7 *f*). Die Chalazaregion zeigt während dieser Zeit ein eigentümliches Verhalten. Die in unmittelbarer Nähe des ES gelegenen Zellen degenerieren sehr rasch, früher noch als die mikropylar gelegenen, während die Zellen der tieferen Chalazaregion sich gegen den Nuzellus zu strecken beginnen (Abb. 7 *e*). Diese Veränderung greift immer weiter um sich und umfaßt schließlich einen größeren Bezirk der Samenanlage. Die schlauchähnlich verformten Zellen schrumpfen und werden schließlich aufgelöst. Auch der Rest des Nuzellus erfährt dasselbe Schicksal, und nur ein schmaler, intensiv gefärbter Streifen von Plasmaresten zeugt noch von seinem früheren Dasein. Abb. 7 *g, h* veranschaulicht die Verhältnisse in der Samenanlage einer offenen Blüte.

In einem Blütenköpfchen derselben Pflanze fand ich zwei Blüten, in denen die EMZ zur Zeit, da die Pollentetraden bereits fertig waren, noch in der meiotischen Prophase verharrte und stark in die Länge gestreckt war. In einem der beiden Fälle war eine somatische Zelle von der Chalaza in den Nuzellus hineingewachsen. Ihr Aussehen, insbesondere dasjenige des Kerns, verriet jedoch nichts von einer Tendenz, an Stelle der offensichtlich degenerierten EMZ einen aposporischen ES bilden zu wollen.

Als seltene Ausnahme entdeckte ich in einer fast offenen Blüte einen reifen ES in typischer Ausbildung, in dem zwar der sekundäre ES-Kern nicht hinter, sondern neben der Eizelle liegt (Abb. 7 *i*). Der Antipodenkomplex hat beträchtlichen Umfang, ist aber bereits in Auflösung begriffen, denn die Kerne erscheinen alle degeneriert. Leider läßt sich über die Chromosomenzahl nichts aussagen. Daß die Ausbildung eines funktionstüchtigen ES möglich sein muß, beweist *A. Frikarti,* die ja als Sämling der *A. Thomsoni* entstanden ist. Wahrscheinlich ist dies nur dann möglich, wenn die Makrospore den ganzen oder beinahe den ganzen Chromosomensatz enthält, wie es auf dem Wege der bei *Hieracium* von Rosenberg (1917) beschriebenen « semiheterotypischen » Teilung möglich wäre. Derselbe Autor (1927 *b*) zitiert eine Arbeit von Carano (1924), nach der die EMZ von Erigeron ebenfalls durch diese Restitutionskernbildung eine diploide Eizelle erzeugt. Wenn ich auch in meinem Material nie auf Anzeichen solcher Vorgänge gestoßen

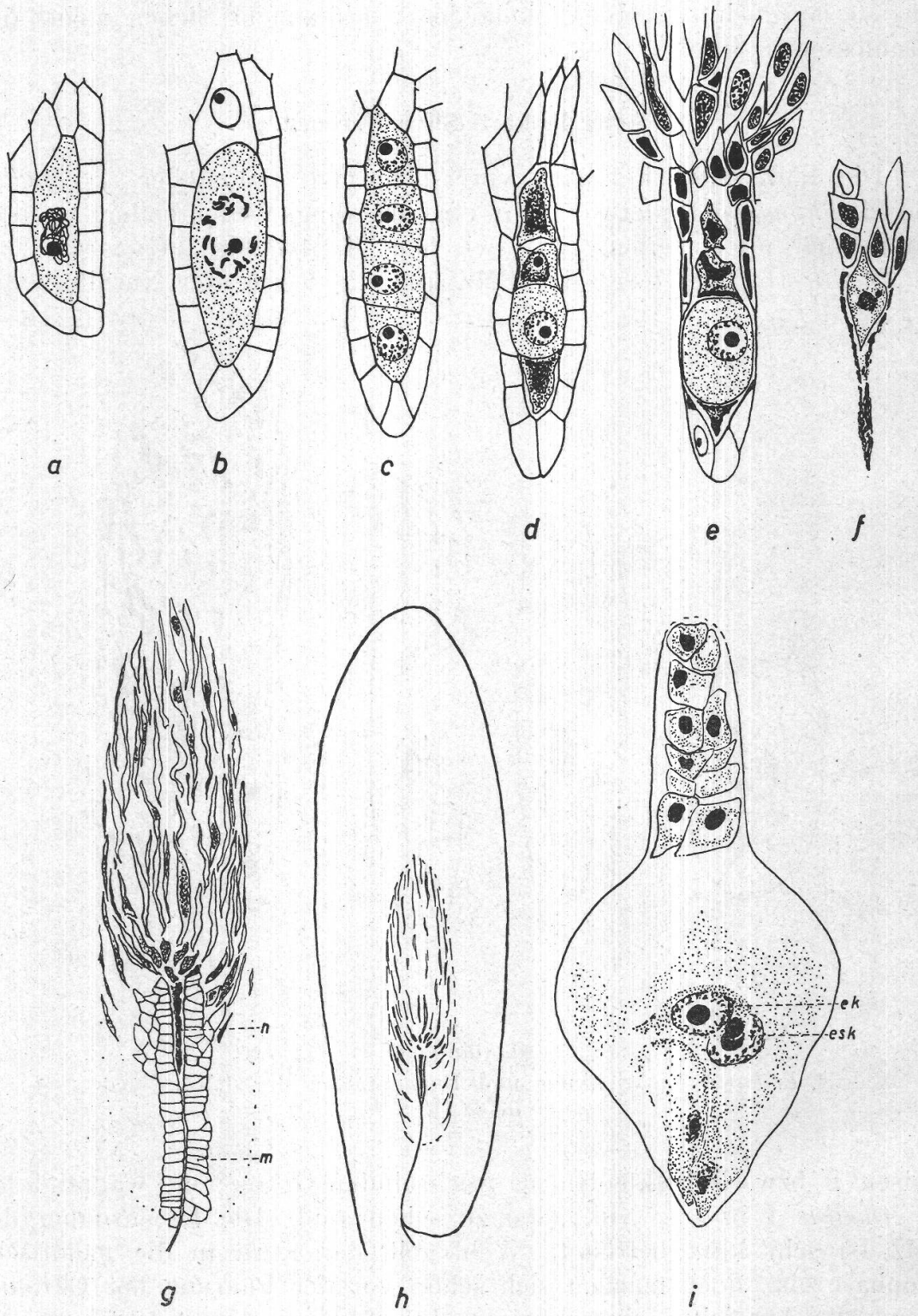


Abbildung 7.

A. Thomsoni hort. *a—e* Entwicklung von der EMZ bis zum 1kernigen ES; *f* Degeneration des ES; *g, h* Samenanlage einer fast offenen Blüte mit den deformierten Chalazazellen, m = Mantelschicht, n = degenerierter Nuzellus und ES; *i* ausnahmsweise fertig ausgebildeter ES, ek = Eikern, esk = sek. ES-Kern. Vergr. *a—f, i* 465 ×, *g* 170 ×, *h* 85 ×.

bin, so ist doch die Möglichkeit des Vorkommens sicher nicht ausgeschlossen.

Aster Frikarti Silva Tarouca.

Die EMZ entwickelt sich vorerst normal. Gegenüber *A. Amellus* und *A. Thomsoni* findet sich nur ein, allerdings bedeutender, Größenunterschied aller Zellen, wie zwischen *A. Amellus* « *Goliath* » und *A. Amellus* L. Der Kern der EMZ und die Kerne der Nuzelluszellen

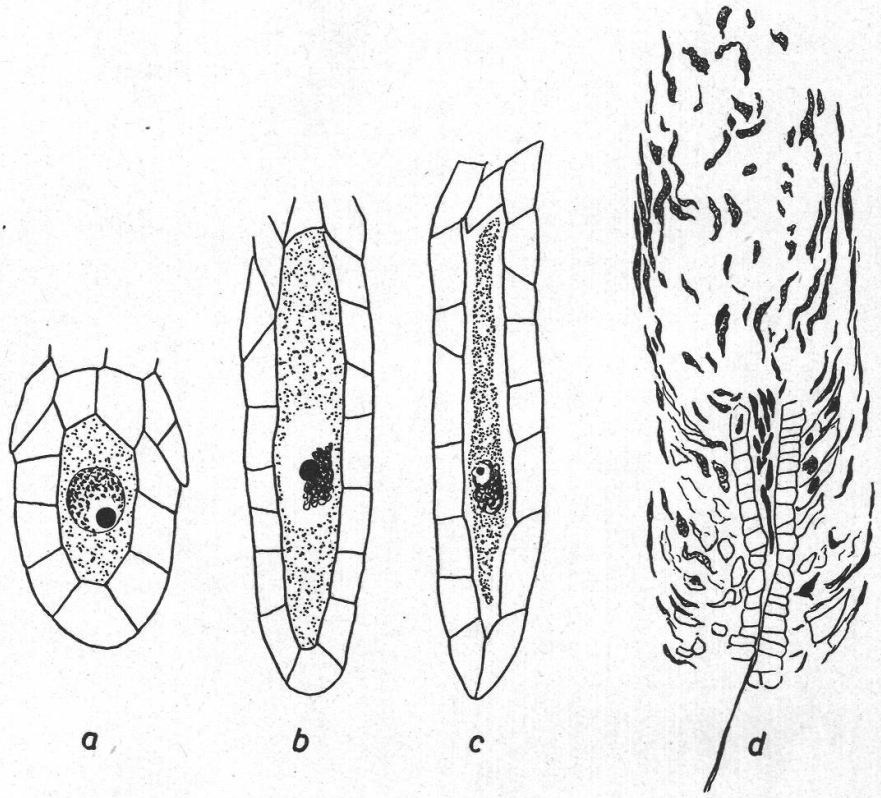


Abbildung 8.
A. Frikarti. Entwicklung und Degeneration der EMZ. Vergr. *a—c* 465 ×, *d* 170 ×.

weisen 2 bzw. 3 Nukleolen in wechselnder Größe auf, während bei *A. Amellus* 1 bzw. 2 Nukleolen zu sehen sind. Die Lebensdauer der EMZ ist sehr kurz befristet. Wohl geht der Kern in die meiotische Prophase ein, doch machen sich schon vor der Paarung der Chromosomen die Anzeichen einer beginnenden Degeneration bemerkbar. Die Chromosomenfäden verklumpen wie in einem Synapsisstadium; gleichzeitig verlängert sich die Zelle zu einem langen Schlauch, der bis weit in die Chalazaregion hineinragt (Abb. 8 *b, c*). Die Zelle fällt immer mehr zusammen, bis sie schließlich nur noch als schmaler Streifen erscheint, der durch den Kern eine knotenartige Verdickung erhält.

In der Chalazaregion zeigt sich später die gleiche Veränderung, wie ich sie bei *A. Thomsoni* oben besprochen habe. Der Nuzellus, der hier von keiner ES-Zelle angegriffen wird, verschwindet dabei trotzdem, wie bei *A. Amellus* « *Goliath* », so daß schließlich die Samenanlage der offenen Blüte (Abb. 8 *d*) genau dasselbe Bild zeigt wie bei *A. Thomsoni*.

Die Degeneration der EMZ in der meiotischen Prophase, die ich bei *A. Thomsoni* als Einzelfälle kennengelernt habe, findet sich nun bei *A. Frikarti* durchgehend in allen (mehrere hundert) untersuchten Blütenknospen. Die Samenanlagen mußten steril bleiben, denn in keinem Falle sah ich ein Anzeichen von aposporischer ES-Bildung. Als große Seltenheit muß jedoch die Bildung eines normalen ES und sogar eines keimfähigen Samens möglich sein, da nach mündlicher Mitteilung Frikart vor mehreren Jahren einmal einige wenige Sämlinge erhielt, die allerdings nur Kümmerformen ergaben. Leider wurden diese weder untersucht noch weiter beachtet, da sie ja schließlich vom gärtnerischen Standpunkt aus völlig wertlos waren.

b) Die Entwicklung des männlichen Gametophyten.

Im Gegensatz zum Embryosack verläuft die Entwicklung des Pollens bei allen Angiospermen weitgehend einheitlich, und auch die Astern weichen von diesem allgemeinen Schema nicht ab. Wenn wir die Einteilung der wenig verschiedenen Entwicklungsmodi nach Wulff (1939) annehmen wollen, dann müssen wir die Astern zum « Normaltyp » rechnen.

Zur Ergänzung der mikroskopischen Untersuchung wurden besonders für die Analyse der Degenerationserscheinungen folgende Methoden angewandt:

1. Feststellung des prozentualen Anteils des gesunden Pollens im Laufe der Entwicklung von der Tetrade bis zur Reife, an Hand der Mikrotomschnitte. Als Anhaltspunkt für das Entwicklungsstadium wählte ich den Pollendurchmesser (Mittel aus ca. 10 Messungen gesunder Körner in einem Antherenfach, gemessen mit Zeiß-Apochromat 3 mm und Meßokular 9×). Die Darstellung (Abb. 17) zeigt den Anteil des gesunden Pollens (in Prozent) in Abhängigkeit vom Pollendurchmesser. Die zunehmende Steilheit der Kurven nach rechts wird hauptsächlich dadurch bedingt, daß die Wachstumsgeschwindigkeit anfänglich groß ist und nach rechts rasch abnimmt.
2. Bestimmung der Frequenz des reifen, gestäubten Pollens (in Prozent) in Abhängigkeit vom Pollendurchmesser (Abb. 15, 16). Die Messung wurde auf trockenem Objektträger mit derselben Optik wie oben durchgeführt.

3. Die Pollenkeimversuche auf künstlichen Nährböden konnten erst in vorgerückter Jahreszeit ausgeführt werden. Ihren Resultaten kann deshalb nur relativer Wert beigemessen werden. Der Pollen von *Aster* ist außerordentlich schwer zum Keimen zu bringen. Die in der Literatur angegebenen Methoden (Schmucker, 1934, Wulff, 1934, Poddubnaja-Arnoldi, 1936, Ekk. Kuhn, 1937, R. Kuhn, 1943, Häfliger, 1943 u. a.) schlugen meistens vollkommen fehl. Die beste Keimung erzielte ich auf 2—3 mm dicker Schicht von 3%iger Gelatine mit 10 % Rohrzucker unter Zusatz von zentrifugiertem Pollenextrakt.

Aster Amellus L.

Das Antherentapetum wird stets vielkernig — meist 4 Kerne oder oft auch ein großes Synkaryon enthaltend. Gelegentliche « Riesenmitosen » lassen auf eine sehr hohe Chromosomenzahl schließen. Martinoli (1939) hat bei *Diotis maritima* Desf. die Entwicklung des Antherentapetums eingehend studiert. Eine Beschreibung der Beobachtungen bei *A. Amellus* L. ist damit überflüssig, da genau dieselben Verhältnisse vorliegen.

Die Meiose beginnt bei allen PMZ innerhalb eines Antherenfaches zugleich. Erst in den späteren, kurz dauernden Stadien — von der Diakinese an — läßt sich gegen das distale Ende eine Verspätung wahrnehmen. So können an dem einen Ende die PMZ bereits in der zweiten Teilung stehen, während am andern Ende die PMZ die heterotypische Teilung noch nicht vollendet haben. Zwischen den Antheren innerhalb derselben Blüte sind die Unterschiede oft bedeutend größer.

Die frühen Prophase-Stadien sind kaum zu analysieren. An vereinzelten Pachytän-Chromosomen konnte ich dennoch komplizierte Verschlingungen erkennen, die auf Inversionen und vielleicht auch auf mehr als zwei, wenigstens teilweise homologe Chromosomen schließen lassen. Die Diakinese (Abb. 9 *b*) bietet ebenfalls Schwierigkeiten zu einer genauen Auszählung der Gemini. Die letzteren scheinen oft untereinander irgendwie verbunden zu sein. Nur in ganz wenigen Fällen ließen sich 9 Gemini sicher zählen. Auch in der Metaphase I haben die Chromosomen die Tendenz, sich zusammenzuballen, ein Hindernis, dem auch Afzelius (1924) bei *Arnica* begegnete. Zwei der vielen Präparate gaben mir schließlich doch die Möglichkeit, die Metaphase zu studieren. Abb. 9 *c, d* zeigt Pol- und Seitenansicht dieses Stadiums, in dem eindeutig 9 Gemini gezählt werden können, wie es nach der Bestimmung der somatischen Chromosomenzahl 18 zu erwarten ist. Nach der heterotypischen Teilung werden zwei Kerne gebildet, wobei die Chromosomen fast völlig aufgelöst werden. Die homöotypische Teilung wird durch eine abgekürzte Prophase eingeleitet, indem fast unvermittelt eine Art

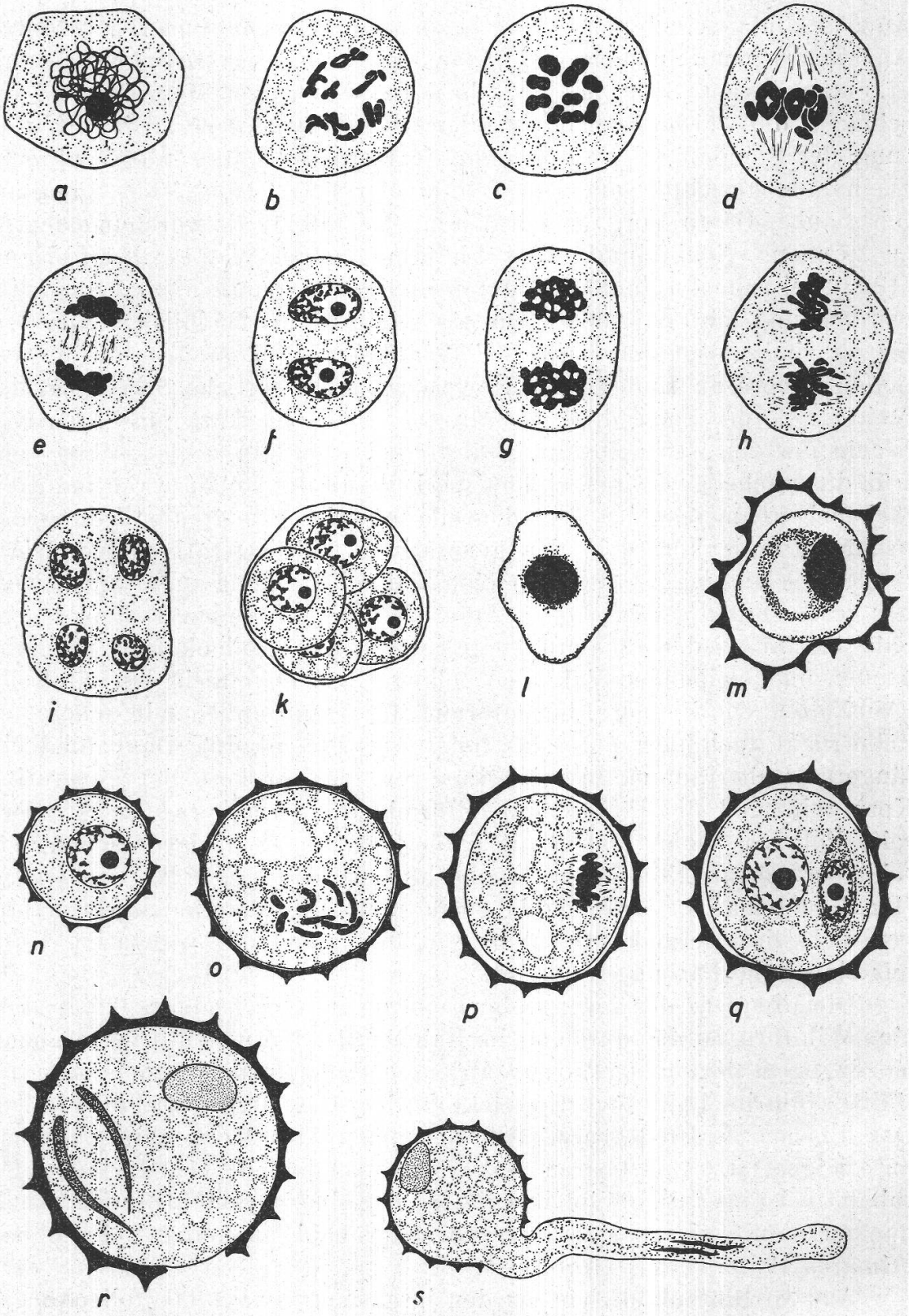


Abbildung 9.

A. Amellus L. *b* Diakinese; *c* Metaphase I mit 9 Gemini; *f* Interkinese; *l, m* degenerierte Pollenkörner; *o, p* Teilung des Pollenkernes; *q* zweikerniger Pollen mit linsenförmiger generativer Zelle; *r* dreikerniger, reifer Pollen (in Karminessigsäure), sp = Spermakerne, v = vegetativer Kern; *s* aufgekeimtes Pollenkorn. Vergr. *a—r* 1150 ×, *s* 760 ×.

Äquatorialplatte gebildet wird, in der die Chromosomen alle durch Anastomosen miteinander verbunden sind und keine bestimmte Gestalt erkennen lassen. Erst in der sehr kurz dauernden Metaphase II erscheinen die Chromosomen als scharf begrenzte Körper. Die Orientierung der Spindeln ist verschieden; sie können parallel oder senkrecht zueinander gerichtet sein. Die Teilung der PMZ erfolgt stets simultan. Ich glaube, diesen Vorgang mit Yamaha (1926) als Furchung deuten zu können. Neubildung eines Phragmoplasten, wie es Häfliger (1943) bei seinen Ranunculus-Arten annimmt, konnte nicht beobachtet werden, und ich erachte es auch als sehr unwahrscheinlich. Ganz vereinzelt sind neben den normalen Tetraden auch Pentaden mit Zwergpollenkörnern zu finden, ein Hinweis auf gelegentliche Störungen der Meiose. Sofort nach dem Zerfall der Tetraden setzt ein intensives Wachstum der nun selbständigen Pollenkörner ein, wobei schon sehr früh die stachelige Exine gebildet wird. Wenn der Pollen etwa den dreifachen Durchmesser der Tetradenzelle erreicht, erfolgt die Teilung des primären Pollenkernes in den generativen und vegetativen Kern. Als Begleiterscheinung ist jeweilen eine Vakuolenbildung unmittelbar vorher festzustellen (Abb. 9 *o*—*q*), die aber bei gesunden Pollenkörnern bald darauf wieder rückgängig gemacht wird. Pollenkörner mit sehr großen und bleibenden Vakuolen gelangen offenbar nicht bis zur Reife (Abb. 9 *m*). Die kleinere, linsenförmig der Wand anliegende generative Zelle rückt auch hier später ins Innere des Pollenkorns. Dann folgt ein längeres Ruhestadium, bis sich kurz vor der Anthese der generative Kern teilt und die beiden spindelförmigen Spermakerne liefert. Der reife Pollen ist somit dreikernig (Abb. 9 *r*), wie es übrigens schon verschiedentlich an Kompositen beobachtet worden ist, z. B. bei *Senecio* (Poddubnaja-Arnoldi, 1933) u. a. Mit Karminessigsäure färben sich die Spermakerne intensiv rot, während der vegetative Kern nur eine flaue Färbung annimmt.

Die Frequenz des Zwergpollens betrug im Durchschnitt 0,5 %. Für eine Wildform ist das durchaus im Rahmen des Normalen. Überraschend ist dagegen der hohe Prozentsatz von Pollenkörnern (mehr als die Hälfte), die im Laufe der Entwicklung der Degeneration anheimfallen. Das Plasma dieser Körner fällt zusammen, der Kern wird zu einer unförmigen, stark färbbaren Masse, und schließlich verschwindet der Inhalt meistens, und es bleibt die leere Exine zurück. Diese Erscheinungen manifestieren sich kurz vor oder bald nach der Teilung des primären Pollenkernes (Abb. 17).

Aus 10 Blütenköpfchen wurden insgesamt etwa 1700 Pollenkörner gemessen. Das Resultat ergibt in der graphischen Darstellung (Abb. 15) eine eingipflige Kurve (*a*) mit einem ausgeprägten Maximum (ca. 65 %) bei einem Durchmesser zwischen 28 und 30 μ. Während die Kurve rechts steil abfällt, zeigt sie links vorerst ein sanftes Ansteigen von

13 μ bis zirka 24 μ. Dieser Abschnitt wird allein durch den funktionsuntüchtigen Pollen (u. a. Zwergpollen) gebildet; aber auch innerhalb des steilen Kurvenbereiches müssen neben gesunden auch spät degenerierte Körner zu finden sein.

Die Keimversuche auf Rohrzuckergelatine ergaben im Maximum 30—35 % Keimung. Die Schläuche waren allerdings nicht sehr lang. Die beiden langausgezogenen Spermakerne lagen fast immer vorn oder in der Mitte des Schlauches; stets aber blieb der vegetative Kern im Pollenkorn zurück und machte mit seiner unregelmäßigen Form ganz den Eindruck eines degenerierten Kernes.

Ich möchte hier eine Arbeit von Suita (1937) erwähnen, der an Pflanzen aus verschiedenen Familien die Pollenkörner mit Hilfe der Feulgenschen Reaktion untersuchte. Er fand, in Übereinstimmung mit meinen Beobachtungen an *A. Amellus* L., daß der vegetative Kern bei allen untersuchten Arten seine runde Gestalt verliert und sogar amöboid (*Tradescantia* sp.) werden kann. Der Gehalt an Thymonukleinsäure ist merkwürdig hoch und ist offenbar unabhängig von der Gestaltsveränderung.

Aster Amellus « Goliath » hort.

Die gesamte Pollenentwicklung verläuft hier analog zur Wildart, doch machen sich etwas stärkere Meiosestörungen bemerkbar. Diese offenbaren sich auch in einem häufigeren Auftreten von Polyaden. Die Kurve aus den Pollenmessungen (Abb. 15 *b*) zeigt dementsprechend einen typischen Gipfel bei 10 bis 12 μ, verursacht durch den Zwergpollen, dessen Frequenz 5,4 % beträgt. Der zweite, niedrige Gipfel steht bei zirka 26 μ. Er enthält die früh degenerierten Körner. Rund 90 % aller Pollenkörner erleben die 1. Teilung des Pollenkernes (Abb. 17 *b*), also weit mehr als bei der Wildform. Der Hauptgipfel der Kurve (zirka 45 %) umfaßt die gesunden Pollenkörner, deren Durchmesser ungefähr doppelt so groß ist bei der Wildart.

Die Keimversuche wurden wohl nach derselben Methode, aber erst ein Jahr später als bei den übrigen Arten durchgeführt. Damit ist eine Vorbedingung für den Vergleich in Frage gestellt, die Herstellung genau gleicher Kulturbedingungen. Das schlechte Resultat von 1 % gekeimter Pollenkörner darf somit nicht als zuverlässiges Vergleichsresultat anerkannt werden.

Der *Sämling* von *A. Amellus* « *Goliath* » weicht in verschiedener Beziehung stark von der Elterngeneration ab. Schon die Variationsbreite des Pollendurchmessers ist größer und geht von 10 μ bis 63 μ (Abb. 15 *c*). Der Hauptgipfel der Kurve ist weniger hoch (30 %) und etwas nach links verschoben. Er umfaßt wahrscheinlich mehr spät degenerierten als gesunden Pollen. Die Unterscheidung ist in diesem Stadium nur dann

möglich, wenn der schlechte Pollen zugleich leer ist, was Häfliger (1943) als Merkmal für die Aufstellung der Pollenbilder von *Ranunculus* benutzte. An vielen Beispielen von Pollenkörnern mußte ich jeweils erkennen, daß auch degenerierte Körner noch Substanz enthielten

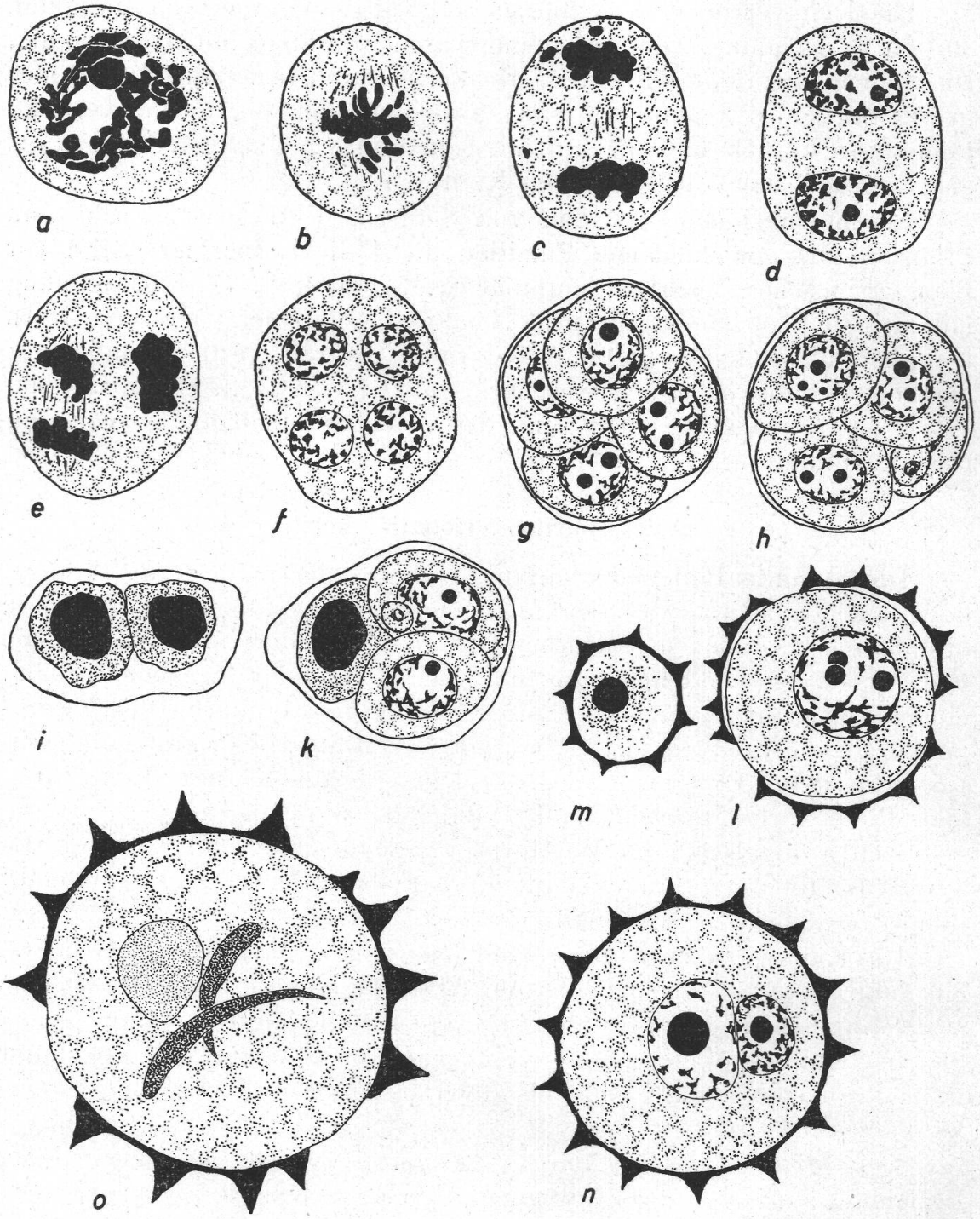


Abbildung 10.
A. Amellus « *Goliath* ». *i* degenerierte Dyade; *k* Tetrade mit degenerierter Tetradenzelle; *m* Zwergpollen, bereits abgestorben; *o* reifer Pollen in Karminessigsäure. Vergr. 1150 ×.

und sich bei der Differenzierung nur wenig oder wahrscheinlich z. T. auch gar nicht aufhellen ließen. Die Zahl der nicht entfärbten Pollenkörner ist demnach nicht zugleich die Zahl der «guten» Pollenkörner.

Der Zwergpollen erzeugt eine breite Kurvenerhebung mit einem Maximum zwischen 12 und 14 μ. Der früh degenerierte Pollen ergibt ein zweites Maximum bei zirka 32 μ.

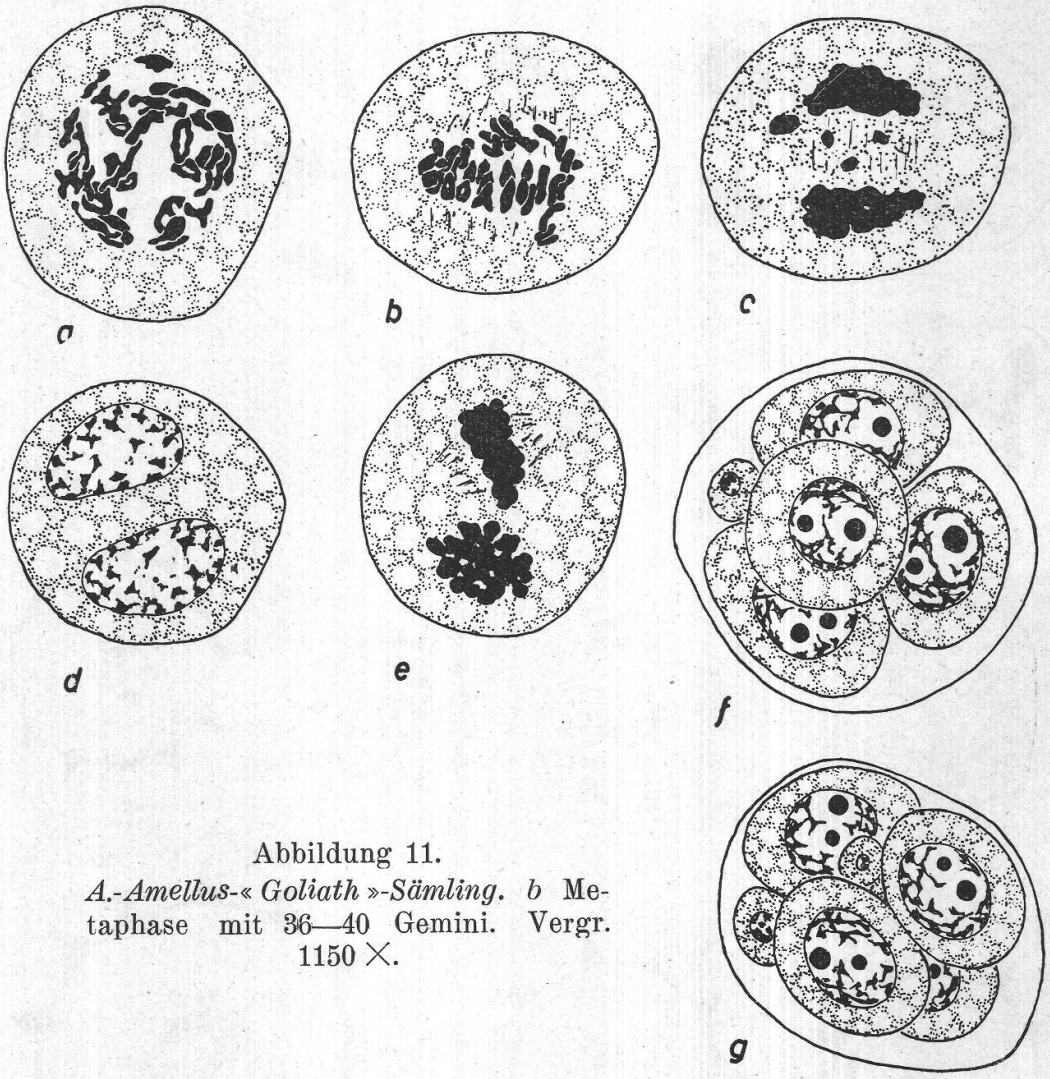


Abbildung 11.
A.-Amellus-«Goliath»-Sämling. *b* Metaphase mit 36—40 Gemini. Vergr. 1150 ×.

Die Auszählung der Mikrotomschnitte ergab einen sehr hohen Anteil an Zwergpollen, nämlich 15 % (Abb. 17*c*). Da ich fast nur Tetraden oder Pentaden beobachtet habe, müssen folglich zirka 75 % aller PMZ neben 4 normalen Pollenzellen noch ein Zwergpollenkorn erzeugen. Nicht nur der Zwergpollen, sondern auch der größere Teil des normalen Pollens degeneriert bald nach dem Beginn der Wachstumsperiode. Im Stadium der 1. Teilung erscheint bereits die Hälfte aller Pollenkörner leer, und von denen, die das Eisenhämatoxylin bei der Differenzierung nicht mehr abgeben, sind sicher viele, die erst in einer späten Phase degeneriert sind.

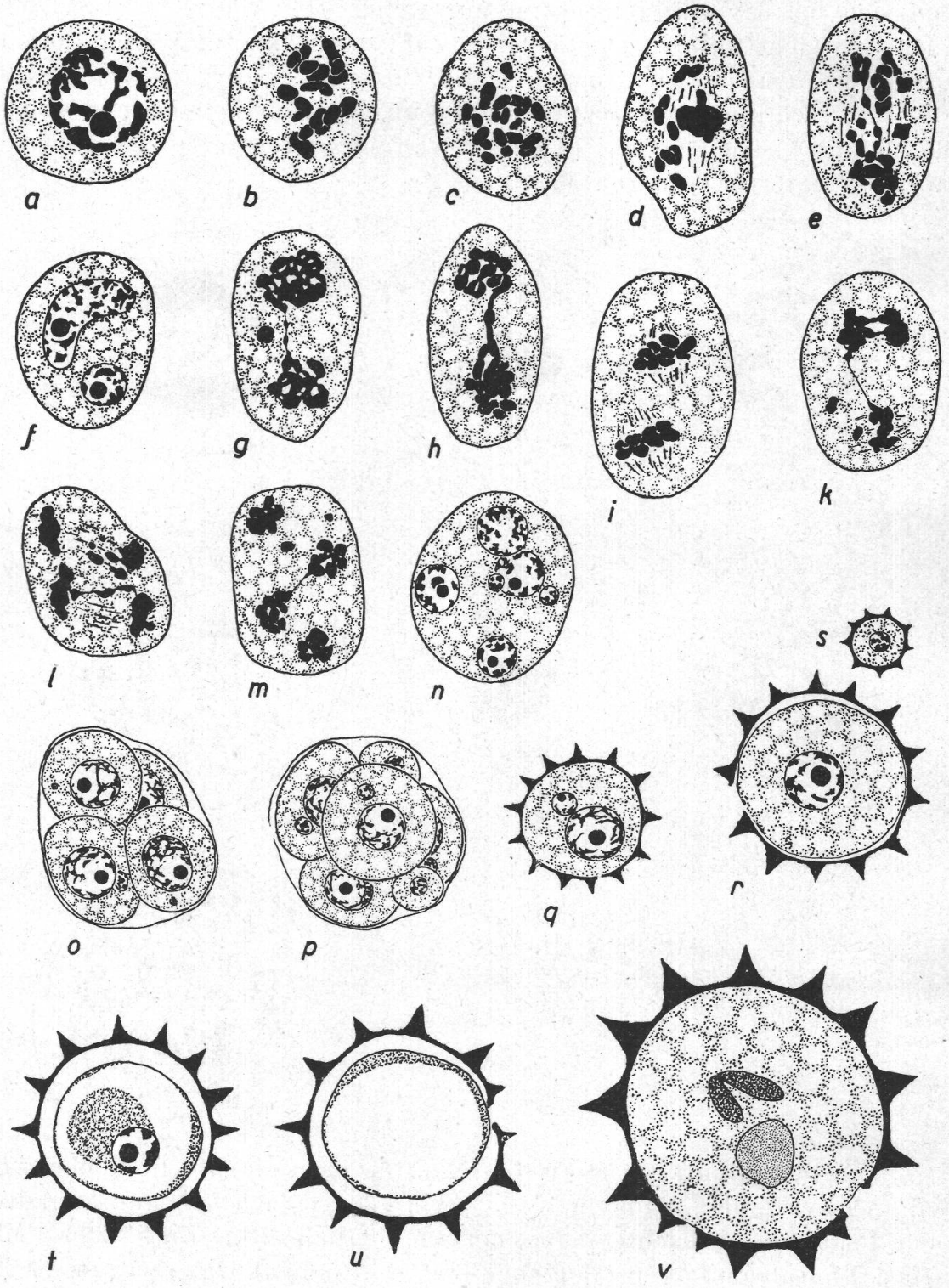


Abbildung 12.

A. Thomsoni hort. *b* Metaphase I, wahrscheinlich mit 9 II + 9 I; *c* Metaphase I, wahrscheinlich mit 7 II + 13 I, x = Bivalente; *d* Anaphase mit 9 Univalenten; *f* Interkinese mit stark verschiedenen Kernen; *q* einkerniger Pollen mit Kleinkern *t, u* degenerierter Pollen; *v* Pollenkorn, ausnahmsweise bis fast zur Reife entwickelt. Vergr. 1150 ×.

Aster Thomsoni hort.

Mit dem Beginn der Anaphase der heterotypischen Teilung kommen die für die Triploide üblichen, starken Meiosestörungen zur Manifestation. Die 27 somatischen Chromosomen bilden hier teilweise Gemini, die auch wieder, wie bei *A. Amellus* L., verklumpt sein können, und Univalente, deren Zahl mit 6 bis 13, meist 9, festgestellt werden konnte (Abb. 12 *b—d*). Die Anaphase zeigt das übliche Bild : Univalente, die zu den Spindelpolen vorauseilen oder, sich teilend, noch verspätet im Spindeläquator liegen und eventuell eliminiert werden. Anaphasebrücken können oft bis zur Telophase der homöotypischen Teilung bestehen bleiben. Abb. 12 *b* weist 9 größere und 9 kleine Chromosomen auf, was einer Konstellation 9 II + 9 I nach dem *Drosera*-Schema Rosenbergs (1909) entsprechen würde. Die 27 Chromosomen stellen offenbar drei Genome dar, von denen wenigstens 2 einander homolog sind. Die Störungen der Chromosomenverteilung können zur Bildung von Interkinese-Kernen mit extrem starken Größenunterschieden führen. Dementsprechend werden auch sehr viele Zwergpollenkörner und fast regelmäßig Kleinkerne gebildet, die in normal aussehenden Pollenzellen eingeschlossen sind.

Da die drei zur Verfügung stehenden Pflanzen dieser Art leider früh eingingen, mußte ich die Pollenmessungen, die ich an trockenem Pollen durchführen wollte, an Mikrotomschnitten von Blüten vornehmen, die kurz vor der Anthese mit Nawaschins Gemisch fixiert worden waren. Dies bringt nun allerdings den Vorteil mit sich, daß ich die so gemessenen Pollendurchmesser ohne Umrechnung direkt mit denen der nachher folgenden Auszählung während des Entwicklungsverlaufes vergleichen darf. Die erhaltene Kurve weist nur zwei Gipfel auf (Abb. 16). Der erste Gipfel bei zirka 14 μ rührt vom Zwergpollen her, während der zweite, hohe Gipfel (über 50 %) bei zirka 20 μ ausnahmslos degenerierte, zumeist leere Pollenkörner umfaßt. Unter den etwa 450 gemessenen Körnern fand ich einzig zwei gesunde, mehrkernige, die einen Durchmesser von rund 30 μ erreichten. Der Pollen von *Aster Thomsoni* hort. muß demnach sozusagen vollständig während des Wachstums vor der Teilung des Pollenkernes degenerieren. Die Auszählung des Pollens in den verschiedenen Entwicklungsphasen hat diese Annahme auch bestätigt (Abb. 17 *d*). Die Frequenz des Zwergpollens beträgt 13,2 %, etwas weniger als beim Sämling von *A. Amellus* « *Goliath* ». Keimversuche konnten nicht durchgeführt werden.

Aster Frikarti Silva Tarouca.

Die Diakinese der PMZ enthält so viele Chromosomen auf kleinem Raum, daß eine Zählung auch ohne die, bei allen hier untersuchten Astern üblichen, Verklebungen unmöglich wäre. In einem Karminessigsäure-Ausstrich konnte ich 54 Einheiten zählen, die teils allein waren,

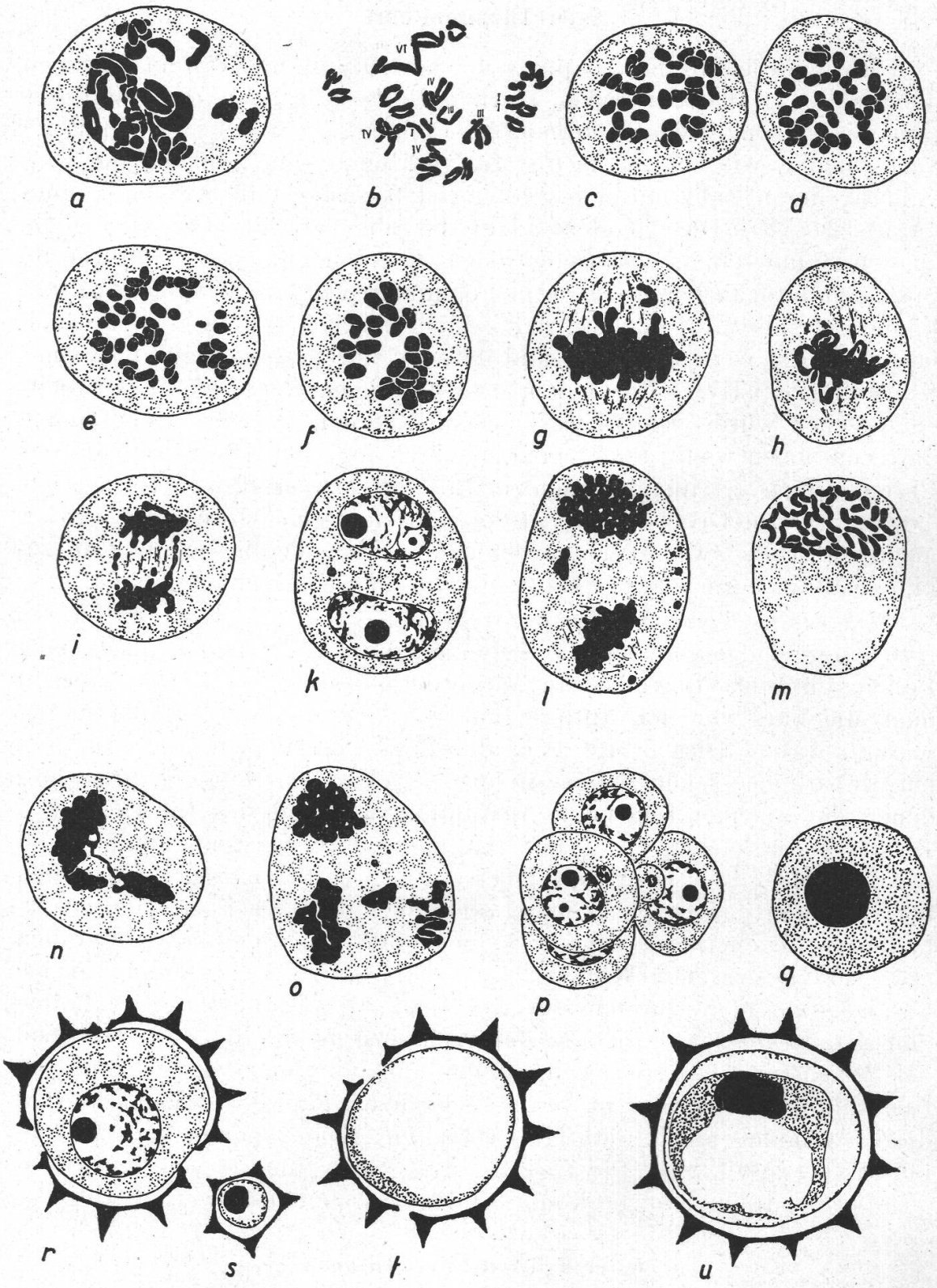


Abbildung 13.
A. Frikarti. b Ausstrich in Karminessigsäure, mit 54 Chromosomen; *c—f* Metaphase I mit 37, 40, 49 und 26 Gemini und Einzelchromosomen; *m* Metaphase II mit 41 Chromosomen; *q* degenerierte PMZ. Vergr. 1150 ×.

teils deutlich Paare oder Gruppen von anscheinend 3 bis 5 aneinanderhängenden Chromosomen bildeten. Dieser Chromosomensatz hat vermutlich folgende Konstellation : 1 VI + 3 IV + 2 III + 13 II + 4 I. Die Bildung Polyvalenter und die Verkettungen mehrerer Chromosomen sind häufige Erscheinungen. *A. Frikarti* muß ja 6 Genome enthalten, von denen sicher 4 unter sich homolog sind. Abb. 13 zeigt Metaphase-Platten von PMZ mit ganz verschiedenen Chromosomenzahlen. Bei *e*

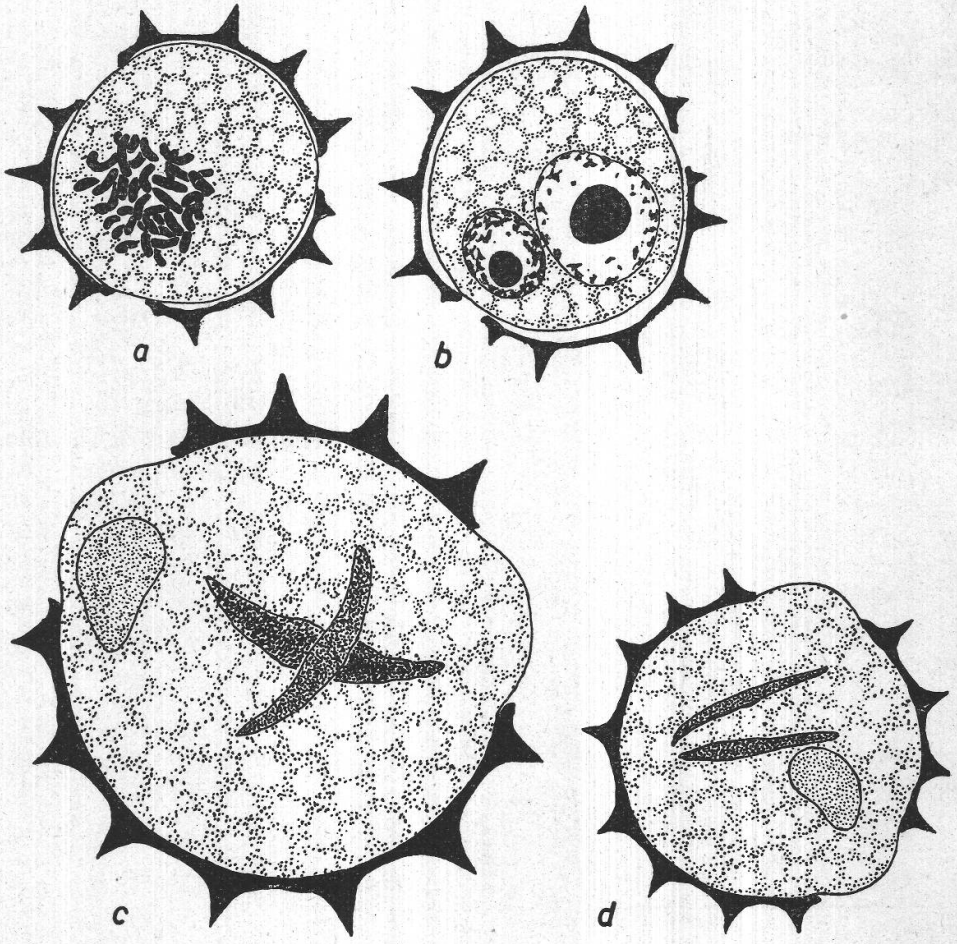


Abbildung 14.
A. Frikarti. a Teilung des Pollenkernes, 29—31 Chromosomen; *c, d* 2 reife Pollenkörner von ganz verschiedener Größe. Vergr. 1150 ×.

sind 49, meist kleine, Chromosomen zu zählen; vermutlich sind fast alle univalent. Bei *f* lassen sich dagegen nur 26, dafür aber meistens sehr große Chromosomen erkennen. Während 4 bis 6 kleinere wahrscheinlich Univalente darstellen, müssen unter den ganz großen Chromosomen sicher Polyvalente (×) zu finden sein. Die Paarungsfähigkeit der Chromosomen ist in den PMZ derselben Pflanze offensichtlich starken Schwankungen unterworfen. Die Meiose verläuft auch entsprechend mit verschiedenen Störungen, die aber immerhin bei weitem nicht so stark sind wie bei der Mutterform *A. Thomsoni* hort. Kleinkerne und Zwerg-

pollen treten als Folgen davon auf. Im Laufe der nächsten Entwicklung degeneriert ein großer Teil der Pollenkörner, und nur etwa 30 % erreichen das Stadium der Teilung des Pollenkerns (Abb. 17 *e*). Von diesen gelangen dann allerdings die meisten, wenn nicht alle, bis zur Reife. Ihre Funktionstüchtigkeit ist damit zwar noch nicht bewiesen; denn in der künstlichen Kultur keimten nur etwa 1%, und auch von diesen dürften nur wenige wirklich befruchtungsfähig sein.

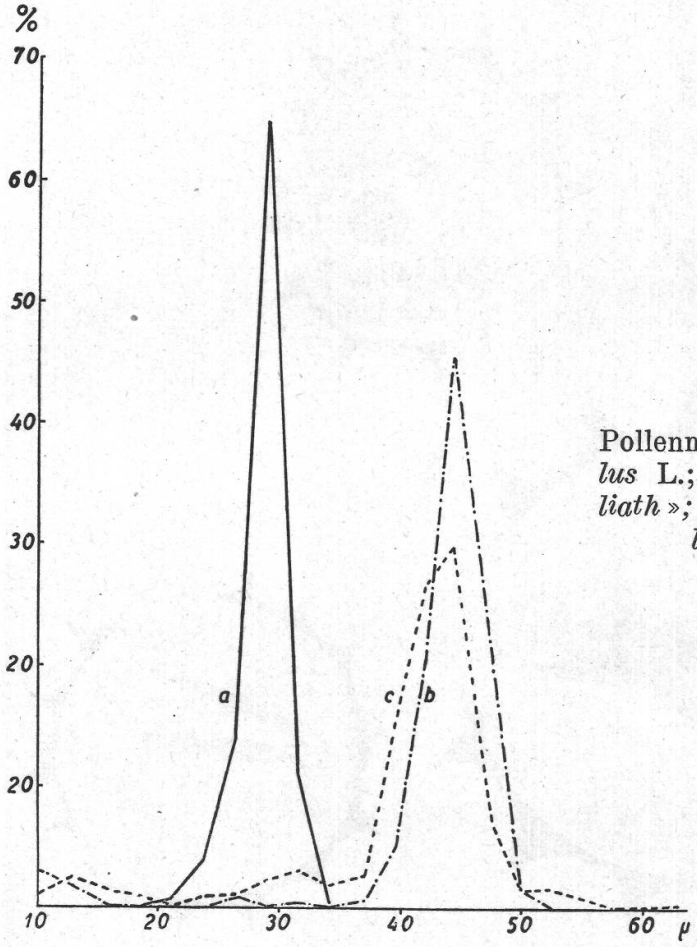


Abbildung 15.
Pollenmessungen. *a A. Amellus* L.; *b A. Amellus* « *Goliath* »; *c A.-Amellus-*« *Goliath* »-Sämling.

Die Kurve der Pollenmessungen (Abb. 16 *b, c*) zeigt drei ausgesprochene Maxima. Die beiden Pflanzen I und II, die ich untersuchte, gaben so stark verschiedene Kurvenbilder, daß ich sie getrennt aufzeichnete. Die Pflanze I wurde mir direkt von Stäfa geliefert; die Pflanze II stand bereits seit einigen Jahren im Institutsgarten. Das 1. Maximum, vom Zwergpollen herrührend, stimmt bei den beiden Kurven genau überein. Das 2. Maximum, vom früh degenerierten Pollen, entfällt bei beiden Kurven auf den Durchmesser von 26 μ, doch zeigen sich beträchtliche Höhenunterschiede. Bei Pflanze I ist es dem dritten Maximum untergeordnet; bei Pflanze II bildet es dagegen den Hauptgipfel der Kurve. Das 3. Maximum weist neben dem Höhenunterschied eine seitliche Verschiebung auf. Für Pflanze I ist es der Hauptgipfel und steht bei einem

Pollendurchmesser von 38—42 μ. Er umfaßt wahrscheinlich nicht nur gesunde, sondern auch spät degenerierte Pollenkörner. Der nach rechts — zwischen 44 und 46 μ — verschobene 3. Gipfel bei Pflanze II setzt sich dagegen vermutlich nur aus gesunden Körnern zusammen. Der Prozentsatz des gesunden Pollens wird bei Pflanze II wahrscheinlich etwas höher sein als bei Pflanze I. Der Verlauf der Kurve *c* läßt vermuten, daß dort aller Pollen, der aus irgendwelchen Gründen zur De-

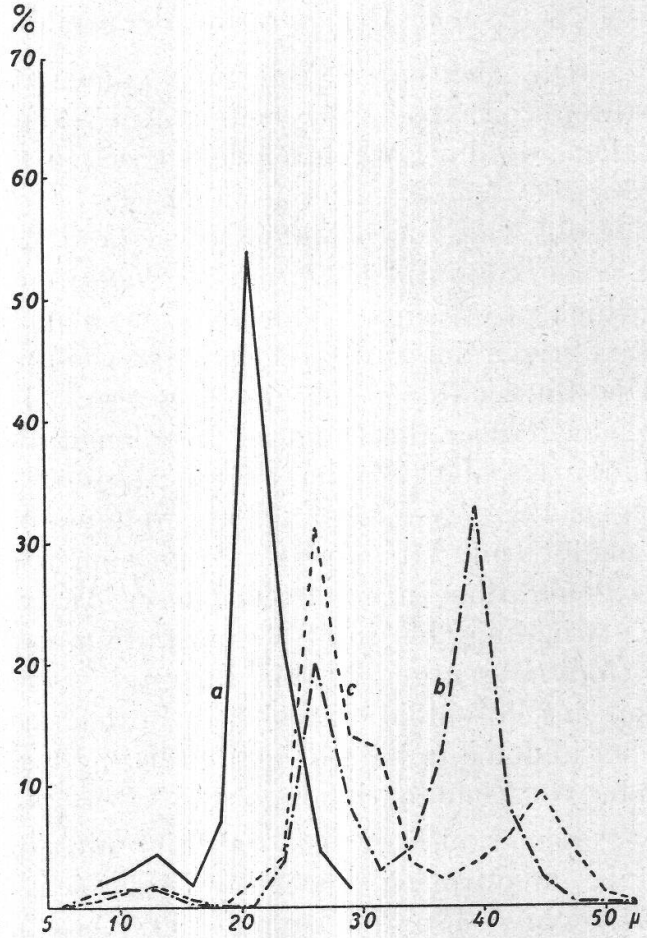


Abbildung 16.
Pollenmessungen. *a A. Thomsoni* hort. (fixierter Pollen); *b A. Frikarti* Pflanze I; *c A. Frikarti* **Pflanze II.**

generation vorgezeichnet ist, in der gleichen Phase der Entwicklung abstirbt. Dies stimmt mit den Auszählungen an den Mikrotomschnitten überein, die allerdings aus Material beider Pflanzen hergestellt wurden[1]: Die Kurve des guten Pollens (Abb. 17 *e*) fällt rasch bis auf etwa 30 % herab, um dann knapp vor der Teilung des Pollenkerns in eine Parallele zur Abszissenachse überzugehen, was soviel bedeutet, daß von diesem

[1] Da die beiden Pflanzen äußerlich und in der Chromosomenzahl keinerlei Unterschiede zeigten, entnahm ich die Blütenköpfchen zur Fixierung von beiden gemischt. Im fixierten Material überwiegt nun die Pflanze II stark, weil sie durch Wurzelstockerweiterung bereits zu einem ansehnlichen Busch herangewachsen war und daher weit mehr Blüten lieferte als Pflanze I. Erst die Pollenmessungen und die Pollenkeimversuche wurden getrennt durchgeführt. Die letzteren Versuche ergaben aber keinen Unterschied.

Punkte an keine weiteren Pollenkörner mehr degenerieren. Die Frequenz des Zwergpollens beträgt 5,4 %, also gleich viel wie bei *A. Amellus* « *Goliath* ».

D. Vergleich der Degenerationserscheinungen in der Embryosack- und Pollenentwicklung der untersuchten Aster-Arten.

a) Degeneration der weiblichen Komponente.

Die sichtbaren Zeichen können in verschiedenen Entwicklungsstufen in Erscheinung treten. Am frühesten sind sie bei *A. Frikarti* zu sehen, wo die EMZ durchwegs ganz zu Beginn der meiotischen Prophase abstirbt (Abb. 8). Hier ist auch *A. Amellus* « *Goliath* » zu erwähnen, bei der die eine von beiden EMZ sogar vorher degenerieren kann (Abb. 4). Ebenso kann die EMZ von *A. Thomsoni* in vereinzelten Fällen dasselbe Schicksal erleiden, wenn auch in einem späteren Stadium der Prophase. Im übrigen liefert diese Pflanze sonst stets normale Makrosporentetraden. Die Entwicklung geht noch weiter, bis zu einer gewissen Größe der Embryosackzelle. Dann ist aber auch hier die Grenze erreicht, und der junge ES abortiert im 1-Kern-Stadium (Abb. 7). Die Bildung eines fertigen ES (Abb. 7 *i*) muß als Seltenheit angesehen werden. Man wäre geneigt, mit steigender Chromosomenzahl ein früheres Einsetzen der Degeneration zu erwarten. Dieser Annahme steht aber die weitgehende Entwicklung bis ins 8-Kern-Stadium bei dem Sämling von *A. Amellus* « *Goliath* » entgegen. Wir dürfen diese Erscheinungen daher nicht allein mit der Polyploidie an sich in Beziehung bringen. Ihre Ursachen müssen eher in den durch diese bedingten ungünstigen Chromosomenverteilungen oder Genkombinationen gesucht werden.

Bemerkenswert ist, daß hier nie Anzeichen von aposporer ES-Bildung angetroffen werden, wie sie bei anderen Kompositen, z. B. bei *Hieracium* (Rosenberg, 1908) beschrieben worden sind. In diesem Beispiel abortiert der 1kernige ES, wird dann aber durch einen aposporen ersetzt, der aus einer Chalazazelle entspringt. Ich habe bereits oben erwähnt, daß Rosenberg das « Antipodal-Ei » von *Aster Novae-Angliae* (Chamberlain, 1895, und Opperman, 1904) als eine solche diploide Chalazazelle deuten will. Es erhebt sich nun noch die Frage, in welcher Weise die Veränderung der Chalaza, wie ich sie bei *A. Thomsoni* (Abb. 7 *g, h*) beschrieben habe, mit der Degeneration der EMZ oder des ES zusammenhängt. Die Tatsache, daß in alten, unbefruchteten Samenanlagen der wilden *A. Amellus* L. dieselbe Erscheinung auftritt, läßt vermuten, daß diese durch den absterbenden ES induziert wird. Bei *A. Thomsoni* hort., wo die Auflösung der chalazalen Zellen sehr früh erfolgt, müßte man die primäre Ursache ebenfalls in der inneren Veranlagung des ES zur Degeneration suchen, z. B. durch Bildung

von Fermenten oder Nekrohormonen. Anderseits aber könnte diese Erscheinung auch rein genisch bedingt sein. Die Fälle von *A. Amellus* « *Goliath* » und *A. Frikarti,* wo sie erst lange nach der Degeneration der EMZ auftritt, sprechen jedenfalls eher für die letzte Annahme.

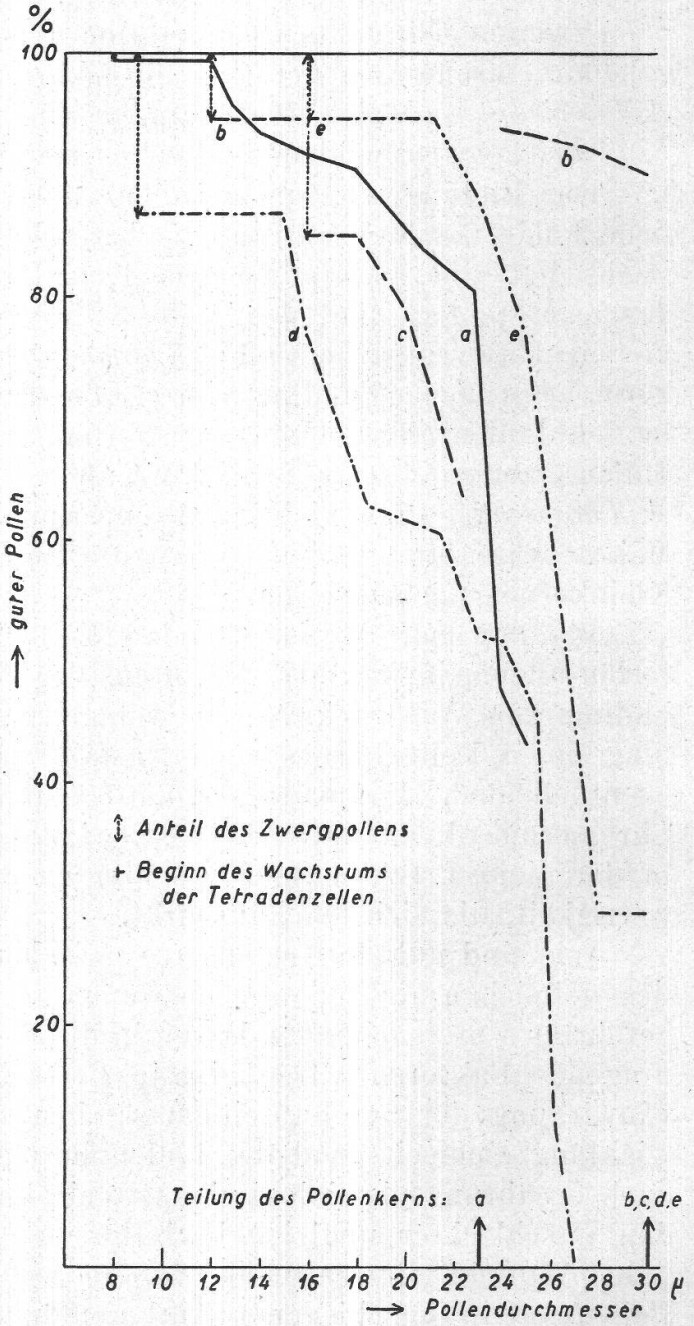


Abbildung 17.
Degeneration des Pollens im Laufe der Entwicklung von der Tetradenzelle bis zur Teilung des Pollenkerns. Ordinate: Anteil (in %) des gesunden Pollens von der Gesamtzahl der ausgezählten Pollenkörner von bestimmtem Durchmesser (s. Kap. C., b.), S. 97. Abszisse: Pollendurchmesser als Bezugsgröße für das Entwicklungsstadium. Kurven: *a A. Amellus* L., *b A. Amellus* « *Goliath* », *c A. Amellus* - « *Goliath* » - Sämling, *d A. Thomsoni* hort., *e A. Frikarti.* Der Anfangspunkt der Kurven entspricht dem Durchmesser der Tetradenzelle der betreffenden Art od. Sorte.

b) Degeneration der männlichen Komponente.

Pollendegeneration ist auch bei fertilen Wildarten in geringem Maße anzutreffen. Die vorliegende Untersuchung brachte nun das überraschende Ergebnis, daß die diploide Wildart *A. Amellus* L. einen stärkeren Ausfall aufweist als die polyploide Züchtung *A. Amellus*

« *Goliath* » (Abb. 17 *a, b*), während sich die beiden Pflanzen in der ES-Entwicklung erwartungsgemäß umgekehrt verhalten. Zwischen *A. Amellus* « *Goliath* » und seinem höherchromosomigen Sämling ist das Verhältnis gerade umgekehrt; beim ersten rasche Degeneration der weiblichen und geringe Degeneration der männlichen Komponente, beim zweiten sehr späte Degeneration der weiblichen und ziemlich weitgehende, rasche Degeneration der männlichen Komponente. Zwischen *A. Thomsoni* und *A. Frikarti* finden wir wiederum dasselbe Verhalten wie zwischen der wilden *A. Amellus* und ihrer Zuchtform.

Die Bildung von Zwergpollen und Kleinkernen muß als natürliche Folge der Meiosestörungen betrachtet werden. Auch Häfliger (1943) hat eine « klare, positive Korrelation » zwischen der Frequenz des Zwergpollens und den Meiosestörungen gefunden. Interessant ist vielleicht die Tatsache, daß *A. Thomsoni* fast in jeder Pollenzelle Kleinkerne zeigt; beim Sämling von *A. Amellus* « *Goliath* » sind Kleinkerne in den Pollenzellen selten anzutreffen. Es werden aber mehr Zwergpollen erzeugt, obschon seine PMZ nicht so starke Störungen zeigen wie *A. Thomsoni.* Eine richtige Proportionalität zu den Störungen der Meiose wäre offenbar nur durch die Summierung von Zwergpollen + Kleinkernen nachzuweisen.

Bei den normal aussehenden Pollenkörnern kommt die Degeneration allgemein während des intensiven Wachstums nach der Tetradenbildung zum Ausdruck. Nur in wenigen Fällen sind auch nach der Teilung des I. Pollenkernes noch Ausfälle zu beobachten (*A. Amellus* L., eventuell auch *A. Amellus* « *Goliath* » und deren Sämling). Ungünstige Chromosomenkombinationen, bedingt durch unregelmäßige Verteilung in der Meiose, führen hier offenbar zu einer physiologischen Minderwertigkeit, die sich letal auswirkt.

Wie sind nun die Gegensätze zwischen den Entwicklungsstörungen des weiblichen und männlichen Gametophyten zu erklären ? Die durchgeführten Untersuchungen lassen in dieser Beziehung keine Schlüsse zu. Folgende Faktoren wären hier in Betracht zu ziehen : eine ungleiche Einwirkung der zytologisch-genetischen Konstitution auf die ES-Entwicklung einerseits und die Pollenbildung anderseits. Es können aber auch ernährungsphysiologische Gründe im Spiele sein, welche die beiden Geschlechter ungleich beeinflussen. Für diese letzterwähnte Annahme spricht die Tatsache, daß in bezug auf die Degeneration des Pollens oft in verschiedenen Antherenfächern ein und desselben Blütenköpfchens erhebliche Unterschiede festgestellt wurden.

E. Die mutmaßliche Entstehung der besprochenen Gartenformen.

A. Amellus L. ist die einzige untersuchte, einwandfreie Wildform. *A. Thomsoni,* wie ich sie von Frikart erhalten habe, muß bereits als Zuchtform angesehen werden, obschon sie äußerlich mit der Beschrei-

bung von *A. Thomsoni* Clarke übereinstimmt. Die Triploidie und die fast völlige Sterilität sprechen durchaus für diese Annahme. Nun erhebt sich die Frage nach der Entstehung dieser triploiden Form. Die Entscheidung, ob es sich um Auto- oder um Allotriploidie handle, ist nicht sicher zu treffen. Für die erste Möglichkeit spricht außer der Ähnlichkeit mit der Wildform die Bildung von Trivalenten und entsprechend weniger Univalenten in der Metaphase I. Für die zweite Möglichkeit spricht das öftere Auftreten von 9 und mehr Univalenten.

A. Frikarti Silva Tarouca ist dagegen m. E. sicher aus der triploiden *A. Thomsoni* allein entstanden. Neben dem Gigaswuchs und der verlängerten Blütezeit sind die qualitativen Merkmale, wie Form, Behaarung, Nervatur der Blätter, Form des Hüllkelchs usw. so weitgehend übereinstimmend, daß die hexaploide Pflanze als Gigasvarietät der triploiden *A. Thomsoni* betrachtet werden kann. Irgendwelche Merkmale, die auf engere Verwandtschaft mit *A. Amellus* hinweisen würden, sind nicht zu finden (Abb. 18).

Schon die Chromosomenzahlen schließen die Annahme aus, daß *A. Frikarti* ein Bastard von *A. Thomsoni* und *A. Amellus* sei (wobei für beide Partner nur Zuchtformen in Frage stünden, denn die Wildformen waren gar nicht im Garten vorhanden). Wenn in *A. Frikarti* wirklich ein *Amellus*-Genom enthalten sein sollte, so müßte es bereits in *A. Thomsoni* hort. vorhanden gewesen sein, ohne daß es sich dort äußerlich manifestiert hätte. Nach den Befunden der kombinierten morphologischen und zytologischen Untersuchung zu urteilen, liegt keine Veranlassung vor, *A. Frikarti* als nova species zu betrachten (Silva Tarouca, 1927, zit. in Index Kewensis, Suppl. IX).

Wahrscheinlich ist *A. Frikarti* durch Vereinigung zweier unreduzierter Gameten von *A. Thomsoni* entstanden. Die Entstehung der Schwester, *A. Frikarti* «*Mönch*», die die gleiche Chromosomenzahl besitzt, sich aber durch den weniger buschigen Wuchs unterscheidet, ist nur mit Hilfe veränderter Genwirkung erklärbar, da ja jedenfalls der vollständige somatische Chromosomensatz vorhanden ist. Die dritte Varietät, *A. Frikarti* «*Jungfrau*», bietet der Erklärung kaum Schwierigkeiten, denn ihre geringere Üppigkeit und andere Blütenfarbe könnte mit dem Fehlen von 2 Chromosomen begründet werden.

A. Amellus «*Goliath*» ist eine der zahlreichen *Amellus*-Züchtungen und überrascht nicht durch ihre aneuploide Chromosomenzahl von 66. Die äußere Erscheinung steht zur Wildform in demselben Verhältnis wie *A. Frikarti* zu *A. Thomsoni*. Sie muß als polyploide Varietät der wilden *A. Amellus* L. betrachtet werden (Abb. 18). Es ist möglich, daß die Zahl 66 nicht die einzig vorkommende Zahl bei dieser *Amellus*-Züchtung darstellt, sondern daß verschiedene Zahlen vorkommen können. Die drei Sämlinge demonstrieren mit ihren 76 Chromosomen deutlich diese Möglichkeit. Die Frage nach ihrer Entstehung muß offen gelas-

sen werden. Die Blätter unterscheiden sich zwar nicht von denen der *A. Amellus* «*Goliath*». Der in Degeneration begriffene ES des einen Sämlings mit zirka 45 Chromosomen zeigt, daß Möglichkeiten offen stehen für verschiedene Zahlenkombinationen.

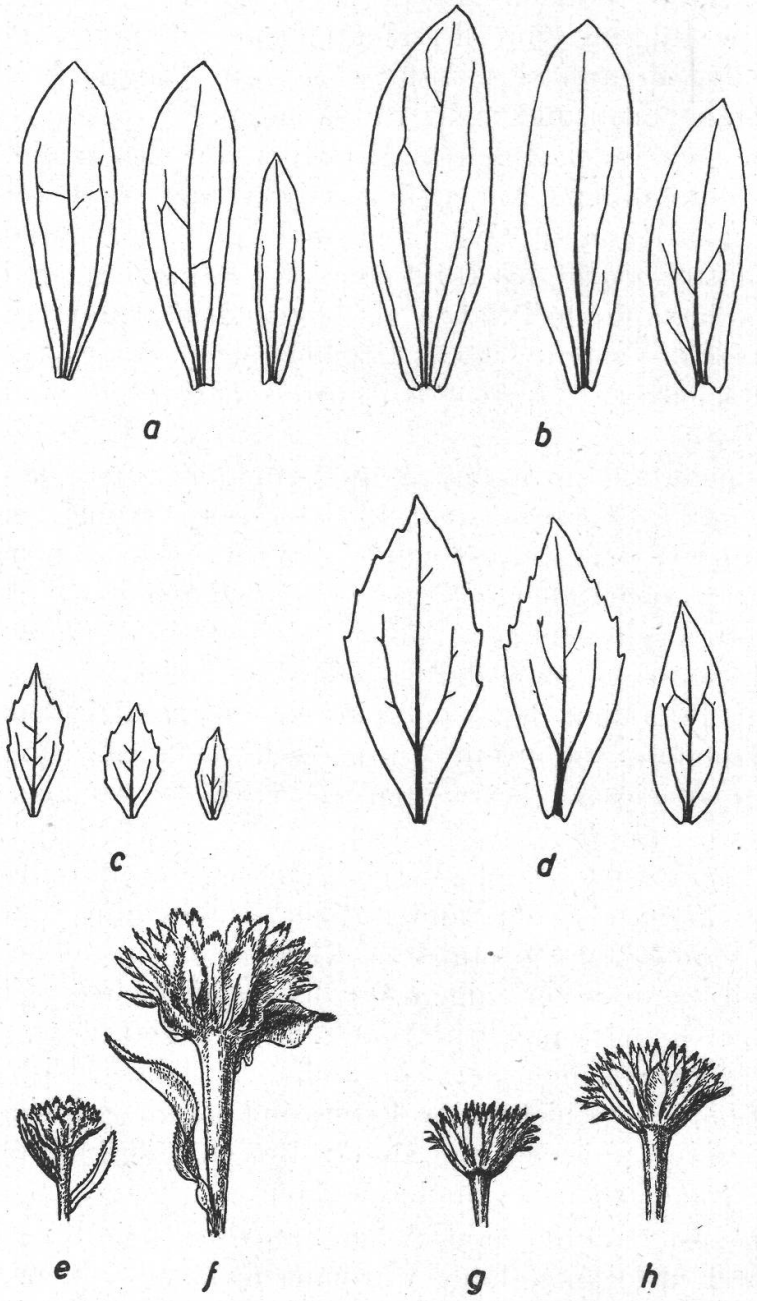


Abbildung 18.
Je drei Blätter von *a A. Amellus* L.; *b A. Amellus «Goliath»; c A. Thomsoni* hort.; *d A. Frikarti.* ½ nat. Gr. Hüllkelch von: *e A. Amellus* L.; *f A. Amellus «Goliath»; g A. Thomsoni* hort.; *h A. Frikarti.* Nat. Gr.

F. Die Chromosomenzahlen in der Gattung Aster L.

Die Gattung *Aster* umfaßt über 600 Arten, von denen kaum 20 zytologisch untersucht sind. Den größten Beitrag lieferten die Japaner Tahara und Shimotomai (1926), die sich aber nur mit Arten des asiatischen und europäischen Kontinents befaßten. Über die Chromo-

somenzahlen amerikanischer Astern sind in der Literatur nur spärliche Angaben zu finden (Delisle, 1937, Wetmore und Delisle, 1939). Ich habe selbst außer den vorher besprochenen Arten noch weitere auf die somatische Chromosomenzahl hin untersucht, so *Aster Linosyris* (L.) Bernh., die als Wildform in der Gegend von Eglisau vorkommt, und ferner einige Arten, die ich aus der Gärtnerei Frikart in Stäfa bezogen habe. Die letzteren wurden, soweit möglich, mit Hilfe von Bestimmungsbüchern auf ihre Echtheit geprüft. Bei *A. altaicus,* wo dies nicht möglich war, habe ich in der folgenden Tabelle 2 neben den Namen, der mir von der Gärtnerei angegeben wurde, ein Fragezeichen gesetzt.

Tabelle 2.

Die Chromosomenzahlen in der Gattung Aster.

a) Altweltliche Arten :

	n	2n	Autor
1. Aster Glehni	9		Tahara und Shimotomai (1926)
2. » fastigiatus . .	9		» » »
3. » scaber	9		» » »
4. » viscidulus . . .	9		» » »
5. » Tripolium . . .	9		» » »
6. » alpinus	9		Sakai (1935) zit. v. Tischler
7. » Amellus L. . .	9	18	Verf.
8. » Linosyris Cass (L.)		18	»
9. » altaicus (?) . .		18	»
10. » Thomsoni hort. .		27	»
11. » trinervius var. gen. . . .	18		Tahara und Shimotomai
12. » trinervius var. adustus .	18		» » »
13. » tataricus . . .	27		» » »
14. Callistephus chinensis .	9		» » »
15. Asteromoea indica . .	9		» » »
16. » Savatieri .	9		» » »

b) Neuweltliche Arten:

1. Aster Novae-Angliae L.	5	10	Delisle (1937), Verf.
2. » multiflorus Ait. .	5	10	Wetmore u. Delisle (1939)
3. » amethystinus Nutt.	5	10	» » »
4. » subulatus . . .	5	10	» » »
5. » sericeus Vent. .		10	Verf.
6. » amplexicaulis (var. von N. Angl.) .		10	»

In dieser Zusammenstellung fällt sofort auf, daß von den bisher untersuchten Arten die altweltlichen die Grundzahl 9, die neuweltlichen dagegen die Grundzahl 5 besitzen. Das Material ist allerdings noch viel zu klein, um eine Verallgemeinerung dieses Befundes zu rechtfertigen, wenn auch die Vermutung nahe liegt.

Die Gattung *Chrysanthemum* weist, soweit bis jetzt bekannt ist, eine einheitliche 9er Reihe auf, *Senecio* einheitlich die 5er Reihe (Afzelius, 1924). *Crepis* hingegen ist in dieser Hinsicht vielgestaltig. In dieser Gattung wurden die Zahlen 3, 4, 5, 6, 8, 9, 16, 20, 21 festgestellt. *Lactuca* enthält ebenfalls verschiedene Reihen, eine 4er, 5er und 9er Reihe. Rosenberg (1917) ist überzeugt, daß zwischen den verschiedenen Zahlenreihen eine enge Beziehung besteht, d. h. daß sie genetisch zusammenhängen. So könnte z. B. die 9er Reihe aus der Kombination der 4er und 5er Reihe entstanden sein. Bei den *Senecioneae* fand Afzelius (1924) eine ausgesprochene 5er Reihe, in der aber fast nur Vielfache von 5, vorwiegend 20, dann auch 25 und 30 vorkommen. *Arnica montana* fällt als einzige mit wahrscheinlich 18 aus der Reihe. Nur eine *Senecio*-Art von Zentralafrika und zwei *Emilia*-Arten, alles altweltliche Arten, besitzen die einfache Chromosomenzahl 5 und zugleich den offenbar ursprünglichen wenigzelligen Antipodenapparat. Die amerikanischen Vertreter zeichnen sich alle aus durch 20 oder 30 Chromosomen und einen vielzelligen Antipodenkomplex. Afzelius ist in der Beurteilung sehr vorsichtig und zieht daraus nicht voreilig den Schluß, daß die *Senecioneae* in der alten Welt beheimatet sein müssen. Er hält die Annahme von Small (1919), daß die Heimat in den südamerikanischen Anden zu suchen sei, immer noch für möglich.

Wenn auch die Untersuchungen über *Aster* noch bedeutend weniger umfangreich sind als bei den erwähnten Kompositengattungen, so kann doch gesagt werden, daß die Verhältnisse hier wahrscheinlich anders liegen. Wetmore und Delisle (1939) sind der Meinung, daß wahrscheinlich 5 die Grundzahl für die ganze Gattung *Aster* sein müsse. Die Verbreitung der beiden Reihen (5 und 9 Chr.) scheinen geographisch scharf getrennten Gebieten anzugehören, nämlich einerseits dem amerikanischen (5er Reihe), anderseits dem eurasiatischen Kontinent (9er Reihe). Der vielzellige Antipodenkomplex findet sich nicht nur bei den höherchromosomigen Arten, sondern ebenso bei denjenigen mit der einfacheren Grundzahl 5 (z. B. *A. Novae-Angliae*)[1]. Wir werden sicherlich in Verlegenheit geraten, wenn wir nach einer gemeinsamen Heimat aller *Aster*-Arten suchen wollten. Die Gattung ist sowohl in Amerika wie auch in Asien in zahlreichen Arten verbreitet. Nach meinen Beobachtungen scheinen sich die Arten der beiden Gebiete auch morphologisch zu

[1] Chamberlain (1895) fand zwar auch Individuen, die nur zwei oder drei Antipoden enthielten.

unterscheiden. Die asiatischen Arten sind mehr krautig und von niederem Wuchs, während die amerikanischen Arten vorwiegend hohe Stauden mit stark verholzten Stengeln bilden. Auch die Form der Blütenstände scheint mir im allgemeinen unterschiedlich zu sein. Im Bestimmungsschlüssel von Thellung (1913) sind denn auch die altweltlichen Arten von den nordamerikanischen geschieden.

Die starke Verbreitung der Gattung auf beiden Kontinenten läßt verschiedene Möglichkeiten der Entwicklung zu. Bei Annahme einer monophyletischen Entwicklung drängt sich sogleich die Frage nach dem Zusammenhang zwischen den Arten der beiden Florengebiete auf. Jedenfalls muß dann eine frühere Landverbindung angenommen werden, was übrigens auch mit dem geologischen Standpunkt übereinstimmt. Die frühzeitige Trennung der Kontinente hätte eine divergente Entwicklung zur Folge gehabt. Sind die Urformen nicht mehr zu finden, so ist natürlich eine genaue Beweisführung kaum oder nicht mehr möglich. Die zweite Möglichkeit muß vorderhand mit gleichem Recht erwogen werden, daß nämlich die Gattung gar keinen gemeinsamen Ursprung besitzt. Es wäre durchaus denkbar, daß durch Konvergenz in verschiedenen Ursprungsgebieten Formen geschaffen wurden, die sich in eine systematische Einheit einordnen lassen. In diesem Falle würde zwischen den beiden Genomen von 5 und 9 Chromosomen vielleicht gar kein genetischer Zusammenhang bestehen. Die eurasiatischen und amerikanischen Arten würden so zwei scharf getrennte Untergattungen bilden.

Zur Aufklärung dieser Fragen sind zytologische und morphologische Untersuchungen sowie Kreuzungsversuche notwendig, die alle Sektionen der Gattungen erfassen. Ferner hat Vavilov (1931) mit seinen Untersuchungen über die Genzentren der Kulturpflanzen einen Weg gewiesen, der ebenfalls zur Lösung dieser Probleme beitragen kann.

Zusammenfassung.

1. Es wurden die Chromosomenverhältnisse, die Embryosack- und die Pollenentwicklung untersucht bei der wilden *Aster Amellus* L. sowie bei den Gartenformen *Aster Thomsoni* hort., *A. Frikarti* Silva Tarouca, *Aster Amellus* « *Goliath* » hort. und Sämlingen davon.
2. *Aster Amellus* L. ist normal diploid; die andern sind alle polyploid.
3. Die ES-Entwicklung verläuft nach dem Normaltypus (monosporisch, 8- bzw. 7kernig).
4. Die Gartenformen bilden nur in seltenen Fällen einen reifen ES, meistens degeneriert die EMZ (*A. Amellus* « *Goliath* » hort., *A. Frikarti*) oder der junge ES (Sämling von *A. Amellus* « *Goliath* », *A. Thomsoni* hort.).

5. Die Pollenentwicklung verläuft normal. Die Tetradenbildung erfolgt simultan durch Furchung. Der reife Pollen ist dreikernig.
6. Bei allen untersuchten Arten zeigt sich eine mehr oder weniger starke Degeneration des Pollens, die — mit wenigen Ausnahmen — stets während der Wachstumsperiode unmittelbar vor der Teilung des primären Pollenkerns manifest wird.
7. Diese Degenerationserscheinungen sind wahrscheinlich auf ungünstige Chromosomenverteilungen oder Genkombinationen zurückzuführen.
8. *Aster Frikarti* Silva Tarouca ist entgegen den früheren Vermutungen kein Bastard aus *A. Thomsoni* hort. und *A. Amellus* hort., sondern muß aus der triploiden *A. Thomsoni* hort. allein durch Vereinigung unreduzierter Gameten entstanden sein. Sie ist m. E. nicht als nova species, sondern als polyploide Varietät der *A. Thomsoni* hort. zu bezeichnen.
9. Neben den oben genannten wurden noch einige weitere *Aster*-Arten auf ihre somatische Chromosomenzahl untersucht. In Tabelle 2 sind alle bis jetzt bekannten Chromosomenzahlen der Gattung *Aster* zusammengestellt.
10. Die Gattung *Aster* enthält zwei Chromosomenreihen mit den Grundzahlen 5 und 9. Es besteht die Möglichkeit, daß die Grundzahl 5 allein den amerikanischen, die Grundzahl 9 allein den eurasiatischen Arten zukommt.

Développement du sac embryonnaire et du pollen de quelques Aster de jardin polyploïdes comparé à l'espèce sauvage Aster Amellus L.

Résumé.

Dans ce travail, on a étudié le développement du sac embryonnaire et du pollen de quelques Aster de jardin polyploïdes, et celui de l'espèce sauvage, Aster Amellus L. La stérilité des espèces cultivées provient de phénomènes de dégénérescence lors de la formation des gamètes qui se traduisent par l'apparition de facteurs léthaux, en partie déjà avant la meïose (cellule-mère du sac embryonnaire de A. Frikarti et A. Amellus « Goliath »). Ces recherches montrent de plus que A. Frikarti ne descend très probablement que de A. Thomsoni par dédoublement du nombre des chromosomes, et n'est pas un bâtard de A. Thomsoni × A. Amellus.

Zitierte Literatur.

Afzelius, K. 1924. Embryologische und zytologische Studien in *Senecio* und verwandten Gattungen. Acta Horti Bergiani **8**, S. 123.

Bergman, B. 1941. Studies on the embryo sac mother cell and its development in *Hieracium* subg. *Archieracium*. Sv. Bot. Tidskr. **35**, p. 1—42.

Britton and Brown. 1936. An Illustrated Flora of the Northern United States, Canada and the British Possessions. 2nd ed. New York.

Carano, E. 1915. Ricerche sull'embriogenesi delle *Asteraceae*. Ann. di Bot. **11**.

— 1921. Nuove ricerche sulla embriologia delle *Asteraceae*. Ann. di Bot. **15**.

— 1924. Osservazioni sul meccanismo di divisione della cellula madre del sacco embrionale nelle piante apogame. Rendic. R. Accad. Nat. dei Lincei **33**, ser. 5a (zit. bei Chiarugi, 1927 a, und Rosenberg, 1927 b).

Chamberlain, C. J. 1895. The embryosac of *Aster Novae-Angliae*. Bot. Gaz. **20**, p. 205.

— 1918. The embryosac of *Aster* and *Solidago*. Bot. Gaz. **65**, p. 571.

Chiarugi, A. 1927 a. Il gametofito femmineo delle *Angiospermae* nei suoi vari tipi di sviluppo. Nuovo Giorn. Bot. Ital. nuova ser. **34**, p. 1—133.

— 1927 b. Ricerche sulla embriologia delle *Asteraceae*. Ibidem p. 717—777.

— 1927 c. L'evoluzione delle cellule del tappeto e la formazione del periplasmodio in alcune *Asteraceae*. Ibidem p. 783—828.

Clarke, C. B. 1876. *Compositae Indicae*. Calcutta.

Dahlgren, K. V. O. 1920. Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Embryobildung. Zt. f. Bot. **12**.

Delisle, A. 1937. Cytogenetical studies on the polymorphy of two species in *Aster*. (Kurze Notiz.) Amer. J. of Bot. **24**, n° 10.

Dobszhansky, Th. 1939. Die genetischen Grundlagen der Artbildung. (Deutsche Übersetzung durch Dr. W. Lerche, Berlin.) Verlag Fischer, Jena 1939.

Goldflus, M. 1898/99. Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées. Journ. de Bot. **13**.

Häfliger, E. 1943. Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln der *Auricomus*-Gruppe. Diss. ETH, Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. **53**, S. 317.

Heußer, C. 1914. Die Entwicklung der generativen Organe von *Himantoglossum hircinum* Spr. (= *Loroglossum hircinum* Rich.) Diss. ETH, Zürich.

Hofmeister, W. 1858. Neuere Beobachtungen über Embryobildung bei Phanerogamen. Jb. f. wiss. Bot. **1**, S. 82.

Index Kewensis. Suppl.Bd. IX.

Kuhn, Ekk. 1937. Zur Physiologie der Pollenkeimung bei *Matthiola*. Planta **27**, S. 304.

— Rich. 1943. Über die biologische Bedeutung der Borsäure. Wiener Chem.-Ztg. **46**, S. 1.

Maheshwari, P. 1937. A critical review of the types of embryosacs in Angiosperms. New Phytologist **36**, p. 359—417.

Martin, G. W. 1892. Development of the flower and embryosac in *Aster* and *Solidago*. Bot. Gaz. **17**.

Martinoli, G. 1939. Contributo all'embriologia delle *Asteraceae* I—III. Nuovo Giorn. Bot. Ital. nuova serie **46**, p. 259—298.

— 1940. Contributo all'embriologia delle *Asteraceae* IV—V. Ibidem **47**, p. 287—322.

Oehlkers, F. 1940. Über Chromosomenfärbungen mit Gentiana-Violett. Zt. f. Bot. **36**, S. 55.

Opperman, M. 1904. A contribution to the life-history of *Aster*. Bot. Gaz. **37**, p. 353.

Palm, B. 1914 a. Über die Embryosackentwicklung einiger Kompositen. (Vorläufige Mitteilung.) Sv. Bot. Tidskr. **8**.

— 1914 b. Zur Embryologie der Gattungen *Aster* und *Solidago*. Acta Horti Bergiani **5**.

— 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Diss. Stockholm.

Pareys Blumengärtnerei. Verlag Paul Parey, Berlin.

Poddubnaja-Arnoldi, W. A. 1933. Künstliche Kultur und zytologische Untersuchung des Pollenschlauches von *Senecio platanifolius* Benth. Planta **19**, S. 299.

— V. 1936. Beobachtungen über die Keimung des Pollens einiger Pflanzen auf künstlichem Nährboden. Planta **25**, S. 502.

Rosenberg, O. 1908. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. Bot. Tidskr. **28**, p. 143.

— 1909. Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* x *rotundifolia*. Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. **43**, S. 3.

— 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Sv. Bot. Tidskr. **11**, S. 145.

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

— 1927 b. Speziesbildung mit Vervielfältigung der Chromosomen. Verh. V. Int. Kongr. Vererb. Berlin 1927; Zt. Abst. u. Verbl. Suppl.Bd. I.

— 1928. Homoeotypic division in uninuclate pollen mother cells. Hereditas **9**, p. 285—288.

Sakai, K. 1935. Jap. J. of Gen. **11**. (Zit. in Tischler, 1938.)

Schmucker, Th. 1934. Über den Einfluß der Borsäure auf Pflanzen, insbesondere keimende Pollenkörner. Planta **23**, S. 264.

Schnarf, K. 1929. Embryologie der Angiospermen. Hdb. Pfl.Anat. Bd. X, **2**, (hrg. v. Linsbauer).

— 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Verlag Bornträger, Berlin.

— 1941. Vergleichende Cytologie des Geschlechtsapparates der Kormophyten. Monogr. vgl. Cytol., hrg. v. Geitler, Bd. **1**. Verlag Bornträger, Berlin.

Shimotomai, N. 1933. Zur Karyogenetik der Gattung *Chrysanthemum*. J. Sc. Hiroshima Univ. Ser. B, Div. 2, Vol. **2**.

Small, J. K. 1933. Manual of the Southeastern Flora. New York 1933.

Suita, N. 1937. On the mature Pollen Grains in Angiosperms. Bot. Mag. Tokyo **51**, p. 524.

Tahara, M. und Shimotomai, N. 1926. Chromosomenpolyploidie bei *Aster* und dessen verwandten Gattungen. (Jap. m. deutscher Zusammenfassung.) Bot. Mag. Tokyo **40**, S. 132.

Tarouca, S. 1927. *A. Frikarti;* in Schneider: « Unsere Freilandstauden ». Ed. 4, 122, Hort. (zit. in Index Kewensis, Suppl.Bd. IX).

Thellung, A. 1913. Die in Mitteleuropa kultivierten und verwilderten *Aster*- und *Helianthus*-Arten nebst einem Schlüssel zur Bestimmung derselben. Allg. Bot. Zt., hrg. von Kneucker, Karlsruhe **19**. Jrg.

Tischler, G. 1938. Pflanzliche Chromosomenzahlen. IV. Tabulae Biol. **16**, Pars 3.

— 1942. Allgemeine Pflanzenkaryologie. 2. Hälfte. Kernteilung und Kernverschmelzung. Hdb. Pfl.Anat., hrg. v. Linsbauer, 2. Aufl.

Vavilov, N. J. 1931. The problem of the origin of the world's agriculture in the light of the latest investigations. Science at the cross roads. London 1931.

Wehrhahn. Die Gartenstauden. Verl. Paul Parey, Berlin.

Wetmore and Delisle. 1939. Studies in the Genetics and Cytology of two Species in the Genus *Aster* and their polymorphy in Nature. Amer. J. of Bot. **26**, p. 1.

Wettstein, F. v. 1940. Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem II. Zur Frage der Polyploidie als Artbildungsfaktor. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **58**, S. 374.

Wulff, H. D. 1933. Zur Zytologie des männlichen Gametophyten der Angiospermen. Planta **19**.

— 1934. Beiträge zur Kenntnis des männlichen Gametophyten der Angiospermen. Planta **21**.

— 1939. Die Entwicklung der Pollenkörner von *Triglochin palustris* und die verschiedenen Typen der Pollenentwicklung der Angiospermen. Jb. f. wiss. Bot. **88**, S. 141.

Yamaha, G. 1926. Über die Zytokinese bei der Pollentetradenbildung, zugleich weitere Belege zur Kenntnis der Zytokinese im Pflanzenreiche. Jap. J. of Bot. **3**, S. 139.