Untersuchungen über die Embryologie pseudogamer und sexueller Rubusarten

Autor(en): **Christen, Hans Rudolf**

Objekttyp: **Article**

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

Band (Jahr): **60 (1950)**

PDF erstellt am: **02.05.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-42127

Nutzungsbedingungen

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

Haftungsausschluss

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

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

http://www.e-periodica.ch

Untersuchungen über die Embryologie pseudogamer und sexueller Rubusarten

Von *Hans Rudolf Christen,* dipl. rer. nat.

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut
der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich

Eingegangen am 28. Februar 1950

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	153
I. Zytologisch-embryologische Untersuchungen	155
1. Material und Methoden	155
2. Die somatischen Chromosomenzahlen	157
3. Archespor- und Embryosackentwicklung pseudogamer Arten	157
a) Rubus caesius	157
b) Rubus suberectus	166
c) Rubus Mercieri	170
d) Rubus thyrsoideus	174
e) Rubus bifrons	174
f) Rubus vestitus	176
g) Rubus bregutiensis	181
4. Archespor- und Embryosackentwicklung sexueller Arten	182
II. Besprechung der Ergebnisse	186
1. Die Entwicklung des Archespors	186
2. Diplosporie und Aposporie	190
3. Pseudogamie bei *Rubus*	195
Zusammenfassung	196
Literaturverzeichnis	197

Einleitung

Die Gattung *Rubus* gehört neben einigen anderen Rosaceen *(Alchemilla, Potentilla, Rosa)* und manchen Kompositen zu den systematisch schwierigsten Angiospermengattungen, da sie sich durch eine außerordentliche Polymorphie auszeichnet. Im Zusammenhang damit vermutete man schon früh, daß auch bei *Rubus* apomiktische Fortpflanzung vorliegen könnte. Tatsächlich zeigten umfangreiche Kreuzungsversuche von Lidforss (1914), später von Darrow und Waldo (1933), Gustafsson (1930, 1933), Rozanova (1934) und schließlich Crane und Thomas (1940), daß viele Brombeeren nach Bestäubung neben echten Bastarden in wechselnder Anzahl auch vollkommen metromorphe

Nachkommen lieferten. Schon Lidforss war der Ansicht, daß diese sog. falschen Bastarde aus unreduzierten Eizellen auf den Bestäubungsreiz hin, also pseudogam, entstanden seien. Bewiesen wurde diese Ansicht durch Gustafsson (1930), welcher zeigte, daß kastrierte und unbestäubte Blüten niemals Samen ansetzen, daß also keine autonome Apomixis vorliegen kann. Merkwürdigerweise scheint das Phänomen der Pseudogamie auf die europäischen Arten der Sektion *Moriferi* der Untergattung *Eubatus* (unsere Brombeeren im eigentlichen Sinn) beschränkt zu sein (Gustafsson, 1939 *b*). Die Kreuzungsversuche ergaben auch, daß fast alle Arten partiell pseudogam sind, also auch noch reduzierte Eizellen bilden. Ausschließlich metromorphe Nachkommen wurden bloß von *R. caesius* erhalten. Als rein sexuell haben sich im Experiment lediglich zwei unserer mitteleuropäischen *Moriferi* erwiesen: *R. tomentosus* und *R. ulmifolius*. Von einigen andern Arten wird dasselbe vermutet, ist aber experimentell nicht erwiesen.

Im Gegensatz zu den meisten apomiktischen Gattungen beschränken sich die bisherigen zytologischen Untersuchungen bei *Rubus* auf Feststellung der Chromosomenzahlen und Untersuchung der Meiose in den PMZ. So kommt es, daß wir über die Pollenentwicklung bei verhältnismäßig zahlreichen Arten recht gut unterrichtet sind, daß hingegen die Entstehung des diploiden Embryosackes im einzelnen völlig unabgeklärt ist. Es existieren zwar einige embryologische Arbeiten oder Notizen über *Rubus* (Péchoutre, 1902; Strasburger, 1905; Thomas, 1940). Die beiden ersten untersuchten aber offenbar nur sexuelle Arten, welche zudem teilweise nicht eindeutig benannt sind. Thomas gibt Aposporie an. Bei dem Wirrwarr, der leider immer noch in der Terminologie der Apomixisprozesse herrscht, ist aber eine genaue Umschreibung dieses Begriffes unbedingt notwendig. Zudem fehlen bei ihm jegliche Angaben über den Bau und die Entwicklung des Archespors. Daher stellt sich die vorliegende Arbeit die Aufgabe, die genaue Entwicklung des Archespors und des Embryosackes abzuklären. Auf das Studium der Pollenentwicklung wurde absichtlich verzichtet, da diese, wie erwähnt, von vielen Arten genügend bekannt ist. Wir beschränkten uns ferner ausschließlich auf die Sektion *Moriferi*. *Rubus Idaeus* und seine Bastarde mit *R. caesius*, welche ziemlich häufig spontan auftreten, sollen später untersucht werden, ebenso die Embryo- und Endospermentwicklung.

An dieser Stelle sei die zur Verwendung gelangende Terminologie kurz zusammengefaßt.

Diploide Embryosäcke können aus generativen (Archespor-)Zellen oder aus somatischen Zellen entstehen. Ersteren Fall nennen wir in Übereinstimmung mit Edman (1931), Gustafsson (1939 *a*) und andern *Diplosporie*, letztern *Aposporie*. Es ist klar, daß im Fall von Diplosporie die generativen Zellen keine Chromosomenreduktion durchmachen, daß die Meiose also irgendwie umgewandelt wird oder überhaupt unterbleibt.

Diplosporie und Aposporie können als *Apomeiose* (Renner, 1916) zusammengefaßt werden: Entstehung eines Embryosackes ohne normale Meiose. Neuerdings wurde von Fagerlind (1944) auch eine Präzisierung in der Bezeichnung des Archespors und seiner Zellen vorgeschlagen. Nach ihm werden nur solche Zellen als EMZ bezeichnet, deren Kerne typisch meiotische Eigenschaften aufweisen. Diese Beschränkung des Begriffes EMZ auf eine in Meiose befindliche Zelle scheint mir zweckmäßig und für eine detaillierte Beschreibung der Entwicklung des Archespors gut brauchbar. Bisher wurde meist nicht zwischen sekundären Archesporzellen und EMZ unterschieden, sondern alle generativen Zellen wurden einfach als EMZ bezeichnet.

Folgende Abkürzungen werden in dieser Arbeit häufig verwendet:

I. AZ: primäre Archesporzelle
II. AZ: sekundäre Archesporzelle
EMZ: Embryosackmutterzelle (= Sporenmutterzelle)
EZ: Embryosackzelle
ES: Embryosack

Endlich möchte ich allen, welche mich bei meiner Arbeit unterstützt haben, meinen herzlichen Dank aussprechen; vor allem meinen verehrten Lehrern Herrn Prof. Dr. A. Frey-Wyßling und Herrn Prof Dr. F. Kobel, Direktor der Versuchsanstalt Wädenswil, für ihr Interesse, das sie der Arbeit entgegenbrachten, und Herrn Dr. A. Rutishauser, P.-D. an der Universität Zürich, von dem ich in vielen Kolloquien mancherlei Anregungen und Ratschläge erhalten durfte. Ferner bin ich Herrn Lehrer Oberholzer in Samstagern, dem ausgezeichneten Kenner der schweizerischen Rubusflora, welcher mir mit größter Bereitwilligkeit die verschiedenen Rubusarten zeigte, sehr zu Dank verpflichtet. Dank schulde ich auch Herrn Prof. Dr. W. Koch für seine wertvollen Ratschläge, und Herrn Dr. W. Bantle, Lehrer für Physik am Technikum in Winterthur, für die Erlaubnis zur Benützung der dortigen Mikrophotoeinrichtung.

I. Zytologisch-embryologische Untersuchungen

1. Material und Methoden

Als Untersuchungsmaterial wurden ausschließlich wild wachsende Pflanzen verwendet, welche alle der Sektion *Moriferi* der Untergattung *Eubatus* angehören. Über die untersuchten Arten und ihre systematische Stellung (nach Keller, 1919) orientiert folgende Zusammenstellung:

	Subsektion	Herkunft
R. suberectus And. (= R. nessensis Hall)	*Suberecti*	Samstagern
R. thyrsoideus Wimm.	*Senticosi-Thyrsoidei*	Wollerau

	Subsektion	Herkunft
R. Mercieri Genev.	*Senticosi-Thyrsoidei*	Wollerau
R. bifrons Vest	*Senticosi-Discolores*	Samstagern
R. tomentosus Borkh.	*Senticosi-Tomentosi*	Baltenswil/ Effretikon
R. vestitus Whe.	*Senticosi-Vestiti*	Schindellegi
R. bregutiensis Kerner (aus dem Formenkreis von *R. Menkei Whe.*)	*Senticosi-Vestiti*	Samstagern
R. caesius L.	*Triviales*	Samstagern, Winterthur

Die meisten Arten stammen aus der Umgebung von Samstagern (Wollerau, Schindellegi), wo mir die betreffenden Stöcke von Herrn Lehrer Oberholzer bezeichnet wurden. Von den meisten Arten (mit Ausnahme von *R. caesius, R. tomentosus* und *R. bregutiensis*) wurde eine einzige Pflanze untersucht. Die verschiedenen Pflanzen der drei genannten Arten zeigten aber in ihrem embryologischen Verhalten keine nennenswerten Unterschiede.

Zur Untersuchung der Embryologie ist ein sehr umfangreiches Material notwendig, da die Entwicklung nur durch Aneinanderreihen verschiedener Bilder abgeklärt werden kann. Im ganzen gelangten über 1200 Knospen mit einigen 10 000 Fruchtknoten zur Verarbeitung. — Als Fixiermittel diente größtenteils das Gemisch von Carnoy (abs. Alkohol/ Eisessig 3 : 1), welches meist gute Resultate ergab. Alle Knospen wurden nach der üblichen Paraffintechnik verarbeitet. Die oft ziemlich harten Blütenachsen und besonders die bei einigen Arten zwischen den Fruchtknoten vorkommenden spröden Haare gestalteten das Schneiden oft ziemlich schwierig. Etwas Abhilfe konnte durch die Entwässerung und Durchtränkung mit tertiärem Butylalkohol nach Johansen erreicht werden. Diese Methode verdient bei schwer zu behandelndem Material unbedingt den Vorzug vor allen andern Entwässerungsmethoden (Benzol, Xylol, Dioxan u. a.), da das Material dabei nur wenig spröde wird und die Schrumpfung gering bleibt. Als Färbemittel kam ausschließlich Eisenhämatoxylin zur Verwendung.

Sämtliche Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates nach Abbe auf Tischhöhe entworfen und mit Tusche genau ausgeführt. Die Mikrophotographien wurden alle mit Immersionsobjektiven (Zeiß Apochromat 90 1,30 und Wild Achromat 85 1,25) auf Agfa-Isochrom-Kinofilm (Bildgröße 24 × 36 mm) aufgenommen und nachträglich noch vergrößert. Als Kamera dienten Contax, Leica und Praktiflex, die mittels besonderer Ansätze am Mikroskop befestigt wurden.

2. Die somatischen Chromosomenzahlen

Dank den ausgedehnten Untersuchungen von Gustafsson u. a. sind von sehr vielen *Rubi* die Chromosomenzahlen bereits bekannt. In der Gattung kommen die somatischen Zahlen 14, 21, 28, 35, 42 und bei außereuropäischen oder Kulturformen auch 56, 84 und noch höhere vor. In der Sektion *Moriferi* gibt es verhältnismäßig wenige diploide Arten. Zytologisch als solche nachgewiesen sind *R. tomentosus* und *R. ulmifolius*. Bei einigen andern Arten schließt Gustafsson (1943) aus ihrer Pollengröße auf die Diploidzahl. Die überwiegende Mehrheit aller *Moriferi* ist tetraploid. Einige Artgruppen, wie die *Thyrsoidei* und *R. nitidus*, sind wahrscheinlich triploid. Pentaploid ist neben einigen Kleinarten der verbreitete *R. Bellardii*. Hexaploide Arten kommen offenbar nur unter den *Corylifolii* vor, die Kreuzungsprodukte von *R. caesius* mit andern Arten darstellen.

Wir haben von allen untersuchten Arten die Chromosomenzahl festgestellt. Am besten gelingt die Zählung an Mitosen aus Wurzelspitzen von sich frisch bewurzelnden Ausläufern. Auch Mitosen im Nuzellus können zur Verwendung gelangen, nur verklumpen die Chromosomen dort häufig, so daß die genaue Zahl oft nicht leicht erkannt werden kann. Tabelle 1 gibt die Chromosomenzahlen unserer Arten und orientiert zugleich über frühere Untersuchungen.

Tabelle 1

Chromosomenzahlen der embryologisch untersuchten Rubusarten

R. suberectus	28	Gustafsson, 1939 *b*
R. thyrsoideus	21	Longley, 1924
R. Mercieri	21	—
R. bifrons	28	—
R. vestitus	28	Gustafsson, 1939 *b*
R. bregutiensis	28	—
R. tomentosus	14	Gustafsson, 1939 *b*
R. caesius	28	Longley, 1924; Vaarama, 1939; Gustafsson, 1942

Da die Chromosomen der meisten Arten auch in den Wurzelspitzen sehr klein und verhältnismäßig kurz sind, kann ihre Morphologie nicht gut genauer untersucht werden. Ob bei *R. caesius* oder den andern Arten Trabantenchromosomen vorkommen (wie dies Vaarama angibt), kann nicht mit Bestimmtheit erkannt werden.

3. Archespor- und Embryosackentwicklung pseudogamer Arten

a) Rubus caesius

Die Samenanlagen werden gleich gebildet wie bei der Gattung *Potentilla*. Sie entstehen als kleine Höcker an den Rändern der Frucht-

blätter, wachsen dann etwas in die Fruchtknotenhöhlung hinein und biegen nach oben um (Abbildung 1 *a*—*c*). Es entsteht ein einziges Integument, welches als Verwachsungsprodukt zweier ursprünglicher Integumente aufzufassen ist (S c h n a r f, 1931). In jedem Fruchtknoten werden stets zwei hängende Samenanlagen ausgebildet, die sich anfänglich gleich entwickeln. Erst während dem Auswachsen der ES beginnt die obere zu degenerieren. Manchmal kann sie zwar länger erhalten bleiben, doch ist ihr dann kleiner ES ziemlich sicher funktionsunfähig. Die reifen Früchte enthalten jedenfalls immer bloß einen Samen.

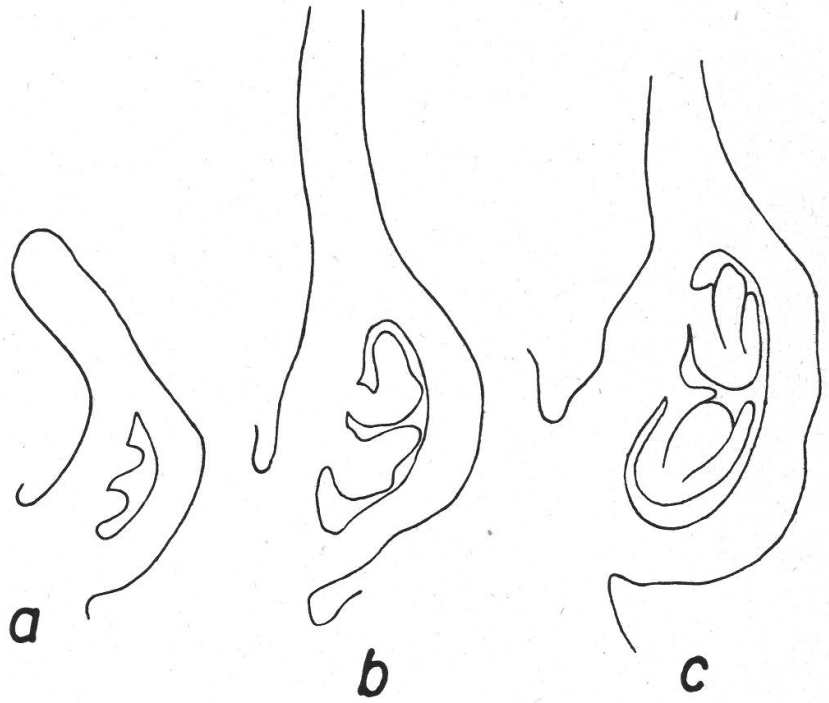


Abbildung 1
Entwicklung der Samenanlagen von *R. caesius*
zirka 60mal vergr.

Im Stadium der Abbildung 1 *a* fallen an der Spitze der jungen Samenanlage unter der Epidermis einige längere Zellen auf (Abbildung 2 *a*). Das sind die primären Archesporzellen. Im Gegensatz zu vielen andern Arten unterscheiden sich aber diese Zellen bei *R. caesius* (und auch bei allen andern *Rubus*arten) im Aussehen ihres Plasmas und ihres Kernes nicht von den umliegenden Zellen der Epidermis und des Gewebes im Innern der Samenanlage. Auch nimmt die Größe der subepidermalen Zellen nach hinten ganz allmählich ab (Abbildung 2 *a*). Die I. AZ stellen also keinen abgeschlossenen Zellkomplex dar; das primäre Archespor von *Rubus* ist nicht scharf abgegrenzt.

Während sich die Samenanlage streckt und nach oben umbiegt, strecken sich auch die vordern subepidermalen Zellen. Einige teilen sich durch eine perikline Wand in eine größere untere und eine kleinere obere

Tochterzelle. Diese stellt eine Deck- oder Schichtzelle dar. Sie kann sich durch weitere perikline (später auch durch antikline) Wände wiederum in Tochterzellen teilen. Aus diesen Zellen sowie den Teilungsprodukten der Epidermiszellen entsteht die bei den Rosaceen verbreitete Epidermiskalotte. Sie ist aber bei allen Rubusarten bedeutend schwächer ausgebildet als beispielsweise bei *Potentilla.*

Die untern, größern Tochterzellen sind die sekundären Archesporzellen. Ihre Gesamtheit bildet das mehrzellige sekundäre Archespor (Abbildung 2 *b*). In der Regel sind 4—6 II. AZ vorhanden. Die Entstehung von II. AZ ist der erste feststellbare Schritt einer Differenzierung in generativer Richtung. Eine der II. AZ, meistens eine zentral, seltener eine seitlich gelegene Zelle, wird zur EMZ, d. h. sie tritt in Meiose ein. Sie erfährt also als erste eine weitere generative Differenzierung. Später entwickeln sich auch die anderen II. AZ weiter. Oft werden auch diese Zellen zu EMZ, beginnen also die Meiose (Abbildung 2 *d*). Meistens teilen sie sich aber mitotisch, hie und da sogar mehrfach, so daß neben der zentralen EMZ mehrere kleinere Zellen entstehen (Abbildung 2 *c*). Diese sind in einer Reihe angeordnet und ungefähr gleich groß. Sie besitzen ebenfalls generativen Charakter, denn häufig werden auch sie zu EMZ (Abbildung 2 *e, f*). Sogar die innersten Deckzellen können schließlich zu EMZ werden. Besonders häufig ist dies bei der über der zentralen EMZ gelegenen Deckzelle der Fall. Wie erwähnt, sind die Deckzellen Schwesterzellen der II. AZ. Es ist deshalb nicht besonders verwunderlich, daß auch sie eine gewisse generative Tendenz aufweisen können. (Nach Häfliger [1943] zeigen die homologen Zellen der Antheren, die Tapetenzellen, manchmal dasselbe Verhalten. Bei Arten der Gruppe *Ranunculus auricomus* konnten nämlich in ihnen Diakinesen festgestellt werden.) Auf diese Weise entsteht schließlich ein typisches vielzelliges Archespor mit vielen EMZ (bis 10), die aber verschiedenen Ursprunges sind: aus langen II. AZ, aus Tochterzellen von II. AZ und aus Deckzellen (Abbildung 2 *f*; Tafel I, Figur 1).

Die EMZ befinden sich meistens in Synapsis. Die Chromosomen der meiotischen Prophase sind durch Einwirkung des Fixiermittels zu einem Knäuel zusammengeballt. Das Plasma der EMZ unterscheidet sich im Aussehen oft deutlich von dem der benachbarten Nuzelluszellen. Es ist ziemlich dünn und oft von feinen Vakuolen durchsetzt. Doch können manchmal auch typisch somatische Zellen das gleiche, den EMZ eigentümliche Aussehen des Plasmas besitzen, wie umgekehrt sich EMZ in manchen Fällen in ihrem Plasma von somatischen Nuzelluszellen nicht im geringsten unterscheiden.

Die Abgrenzung des II. Archespors ist in der Regel ziemlich deutlich, vor allem gegen die Chalaza hin. Die Chalazazellen unterscheiden sich von den II. AZ gut durch ihr häufig dunkleres Plasma und durch ihre isodiametrische, relativ kleine Form. Es besteht bei genau median ge-

schnittenen Archesporen nie ein Zweifel, welche Zellen Chalazazellen und welche Abkömmlinge von II. AZ sind. Allerdings kann manchmal durch unregelmäßige Teilung der Chalazazellen eine gewisse Verkeilung von Archespor und Chalaza zustande kommen. Trotzdem ist auch dann eine Abgrenzung der beiden Gewebe in der Regel gut möglich.

Alle EMZ können die Meiose ganz durchführen. In der Diakinese treten, wie auch in den PMZ, 14 bivalente Chromosomen auf (Abbildung 2 *k*). Auch in der Interkinese werden in jedem Kern 14 Chromosomen sichtbar. Die entstandenen Tetraden sind regelmäßig gebaut und zeigen keine Spur irgendwelcher Funktionsunfähigkeit. Die vier Makrosporen liegen in einer Geraden hintereinander, wenn auch die Spindeln der zweiten meiotischen Teilung in einer Geraden lagen (Abbildung 2 *h*). Bildeten diese aber einen mehr oder weniger großen Winkel, so entstehen T-förmige Tetraden (Abbildung 2 *i*). Dies ist ziemlich häufig der Fall.

Die obersten drei Makrosporen degenerieren ziemlich bald. Die unterste entwickelt sich zur haploiden Embryosackzelle (« haploid » im Sinn von reduziert), indem sie etwas wächst und sich ihr Plasma vakuolisiert. Sie kann zu einem haploiden ES auswachsen. Daß haploide ES auftreten, steht einwandfrei fest. In einer Anaphase der dritten Teilung im ES gelang es, eindeutig 12—13 Chromosomen zu zählen (Abbildung 2 *l*). Andere Teilungsstadien, welche eine Zählung erlaubt hätten, konnten nicht beobachtet werden, da die Teilungen offenbar sehr rasch ablaufen.

Ziemlich häufig kommen mehrere Tetraden nebeneinander vor (Abbildung 2 *g, m*). Sehr oft degenerieren aber später eine oder mehrere von ihnen, so daß schließlich nur ein einziger haploider ES entsteht. Doch wurden hie und da mehrere ES (auch mehrere sicher reduzierte) nebeneinander gesehen.

Das Vorkommen von reduzierten ES bei *R. caesius* ist sehr überraschend. Nach Lidforss (1914) und Gustafsson (1943) sollte *R. caesius* ja die einzige total pseudogame Art der Gattung sein. (Lidforss erhielt nur metromorphe Nachkommen aus Kreuzungen, wo *R. caesius* als Samenpflanze diente.) Bei allen untersuchten Pflanzen überwiegen haploide deutlich über diploide (d. h. unreduzierte) EZ. Offenbar verhalten sich die schweizerischen Rassen von *R. caesius* anders als

---

Abbildung 2

a bis *f* Archesporentwicklung von *R. caesius*

a «primäres» Archespor; *b* sekundäres Archespor; *c* seitliche II. AZ in Tochterzellen geteilt; *d* EMZ aus langen II. AZ; *e, f* EMZ aus Tochterzellen

g bis *m* Meiose von *R. caesius*

g, m Archespor mit mehreren Tetraden und EMZ; *h* normale Tetrade; *i* T-förmige Tetrade; *k* Diakinese mit 14 Bivalenten; *l* Anaphase aus reduziertem ES

a bis *i, m* 600mal vergr.; *k, l* 1000mal vergr.

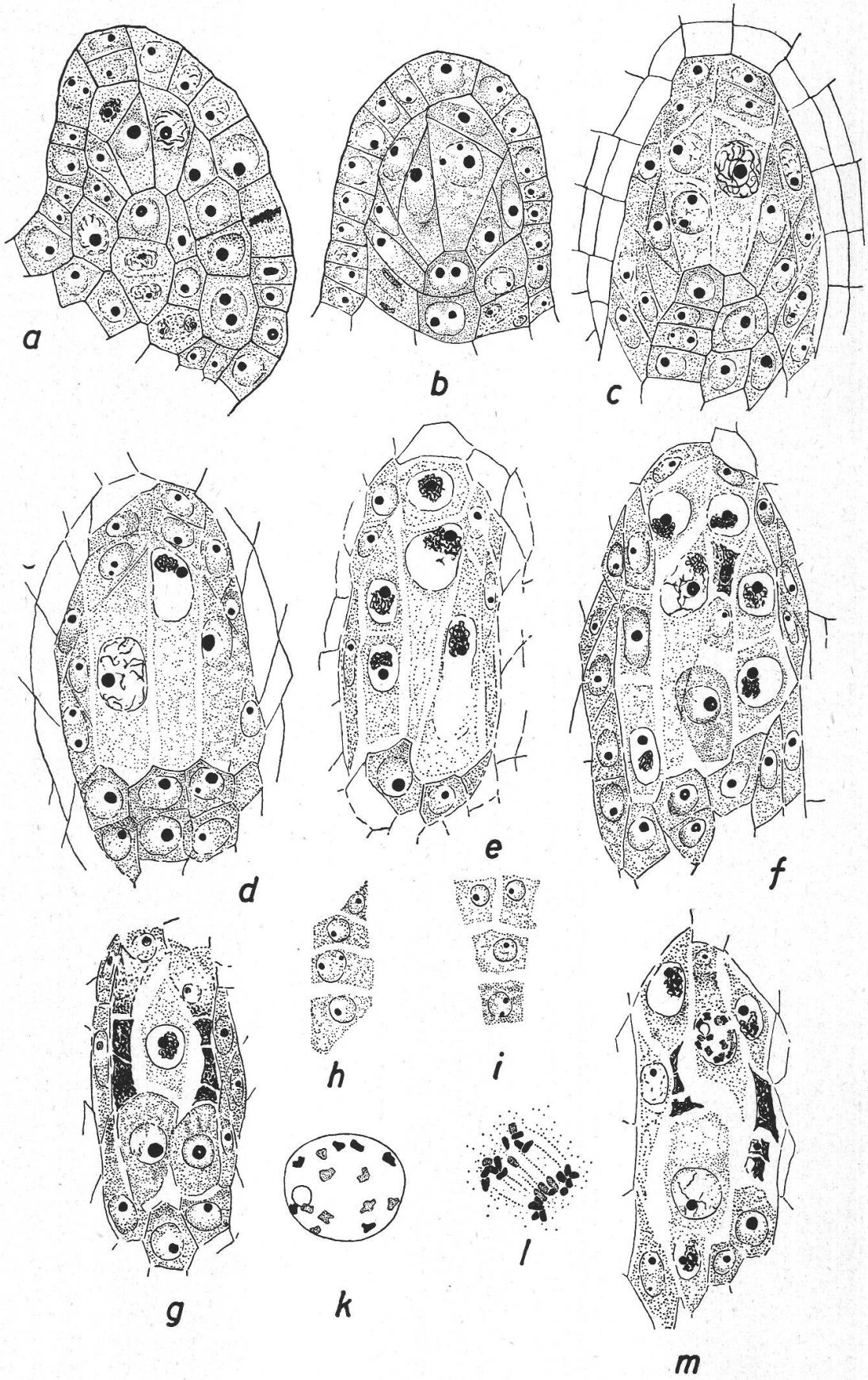


Abbildung 2

die schwedischen. Es besteht natürlich auch die Möglichkeit, daß die haploiden Eizellen befruchtungsunfähig sind und sich lediglich aus diploiden ES Samen entwickeln. Ob diese Vermutung zutrifft, kann nur durch Kreuzungsexperimente entschieden werden.

Neben der Fähigkeit der II. AZ und ihrer Tochterzellen, zu EMZ zu werden oder lange im Ruhestadium zu verharren, besitzen sie auch noch eine andere Entwicklungsmöglichkeit. Sie bleiben dann ebenfalls zunächst in Ruhe. Bald aber wächst ihr Kern und vor allem ihr Nukleolus ansehnlich. Oft bildet sich im Nukleolus noch eine kleine Vakuole. Hie und da wird das Plasma solcher Zellen feinkörniger und dichter. Bald aber beginnt es an jedem der Zellenden eine Vakuole zu bilden. Nach weiterem, sehr starkem Zell- und Kernwachstum tritt eine typische Mitose ein. Das Resultat ist ein zweikerniger ES.

Solche Umwandlungsstadien zeigen die Abbildungen 3 *a* bis *d*. Es besitzen prinzipiell alle Zellen im Archespor die Fähigkeit, sich zu ES zu entwickeln. Am häufigsten entstehen EZ aber aus hinteren seitlichen Tochterzellen von II. AZ (Abbildung 3 *a*, *b*), weniger häufig aus langen II. AZ (Abbildung 3 *c*) und Deckzellen (Abbildung 3 *d*). Umwandlungsstadien von AZ werden ziemlich häufig beobachtet. Viel seltener können einwandfrei diploide EZ festgestellt werden. Oberhalb oder seitlich von EZ findet man nämlich oft kleine Zellreste, welche in manchen Fällen als Reste von Tetradenzellen betrachtet werden könnten, so daß man im Zweifel ist, ob eine diploide oder haploide EZ vorliegt. Die Herkunft einer EZ kann also nur in ganz frühen Stadien eindeutig bestimmt werden. EZ, die sicher aus AZ ohne Chromosomenreduktion entstanden sind, zeigen die Abbildungen 3 *e* bis *i*. Es können in vereinzelten Fällen auch mehrere diploide EZ nebeneinander (Abbildungen 3 *f*, *h*), sowie diploide neben haploiden EZ (Abbildungen 3 *c*) entstehen.

Die Teilungen der EZ und später des ES erfolgen ebenfalls äußerst rasch. Trotz Untersuchung eines sehr großen Materials konnte deshalb keine einzige Metaphase beobachtet werden, welche eine Chromosomenzählung erlaubt hätte. Prophasen traten hie und da auf, aber die Chromosomen sind viel zu lang und zu verschlungen, als daß eine Zählung möglich wäre. In einer Antipode eines fertigen ES konnte aber mit Sicherheit festgestellt werden, daß die Chromosomenzahl größer ist als 23, daß dieser ES also « diploid » sein muß.

Abbildung 3

Entwicklung der unreduzierten EZ von *R. caesius*

a, b Umwandlung hinterer seitlicher Tochterzellen in EZ; *c* Umwandlung einer II. AZ neben Tetrade; *d* Umwandlung einer Deckzelle neben degenerierter und normaler Tetrade; *e, i* diplospore EZ, vermutlich aus zentralen II. AZ; *g* EZ aus seitlicher II. AZ; *f, h* zwei EZ aus langen II. AZ nebeneinander; zirka 750mal vergr.

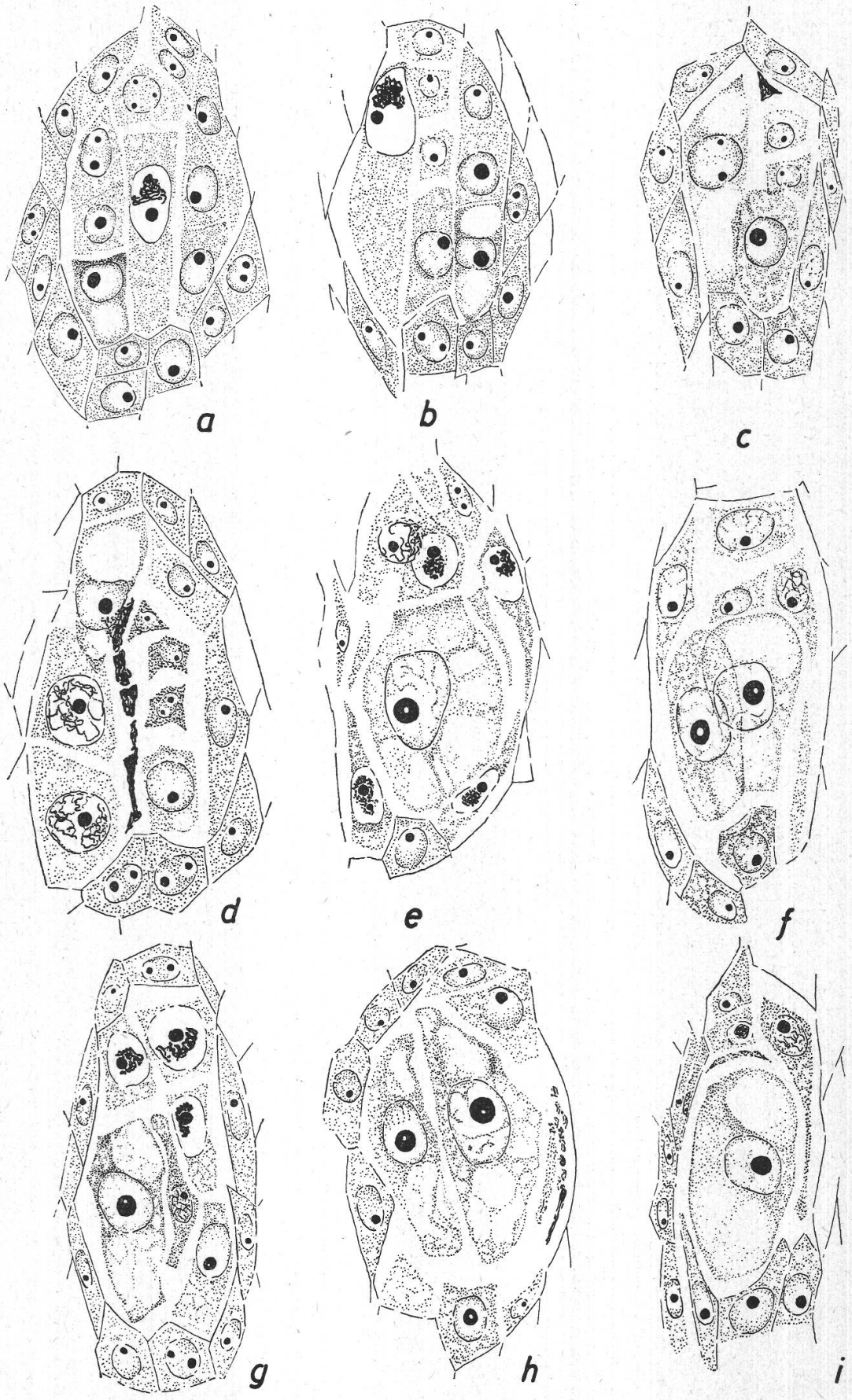


Abbildung 3

Tafel I

Figur 1
R. caesius. Mehrzelliges Archespor, EMZ aus langen II. AZ, Tochterzellen und Deckzellen. 480mal vergr.

Figur 2
R. suberectus. Archespor. Zentrale II. AZ zur EMZ geworden, seitliche II. AZ geteilt. Tochterzellen in Ruhe. 520mal vergr.

Figur 3
R. tomentosus. Archespor mit zwei langen EMZ in Synapsis und rechts und links davon somatisierten II. AZ. 650mal vergr.

Figur 4
R. vestitus. Archespor. Eine EMZ, jederseits davon eine II. AZ und gestreckte I. AZ. Abgrenzung deutlich. 480mal vergr.

Figur 5
R. bregutiensis. Archespor, enthält neben II. auch gestreckte I. AZ. 450mal vergr.

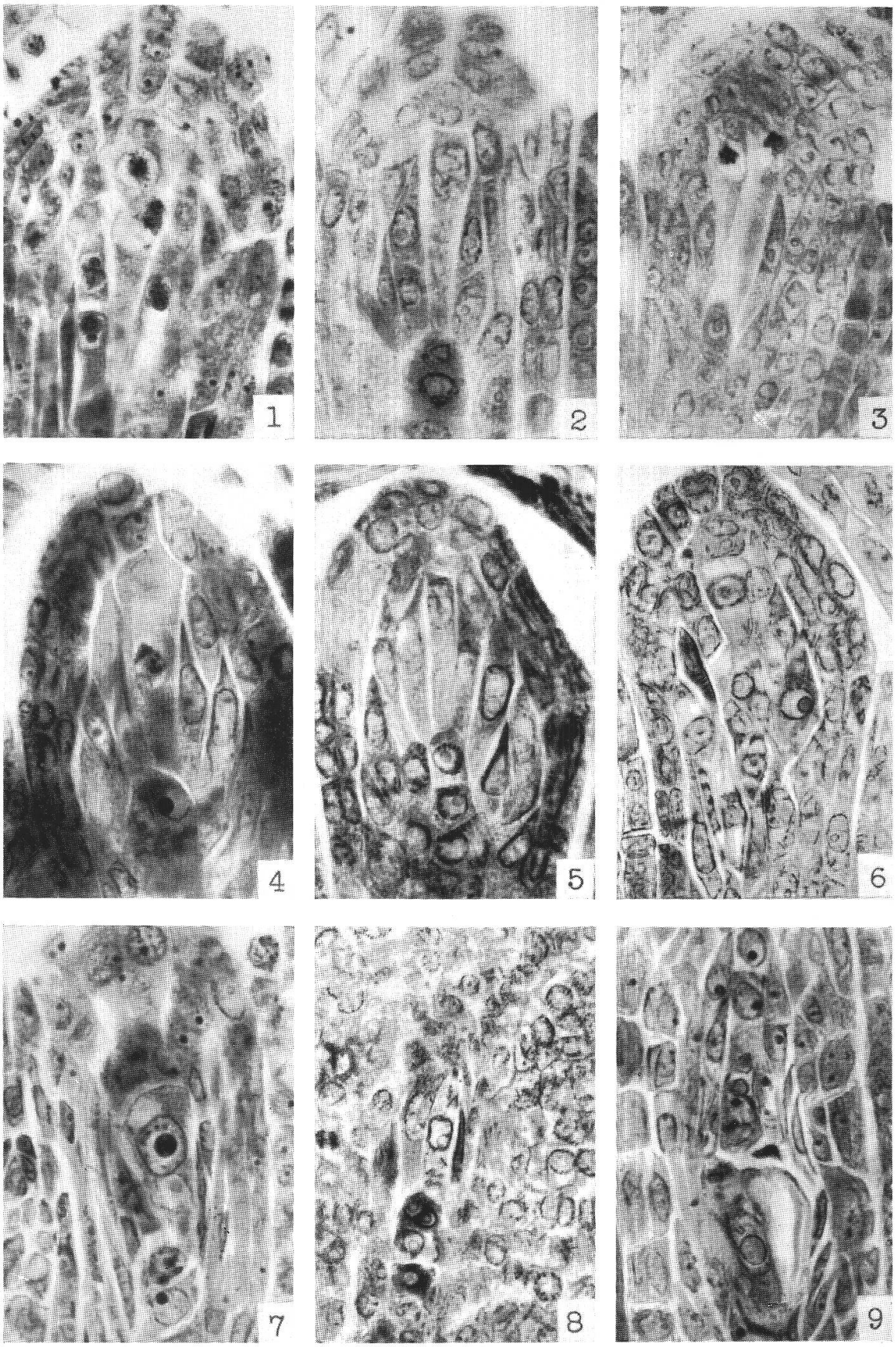
Figur 6
R. bregutiensis. Somatisiertes, vakuolisiertes Archespor. Eigentliche AZ kaum erkennbar: « undifferenzierter Nuzellus ». 450mal vergr.

Figur 7
R. suberectus. Diplospore EZ aus zentraler II. AZ. Längliche, schmale II. AZ liegen daneben. 480mal vergr.

Figur 8
R. thyrsoideus. Junge apospore Initialen in der Chalaza, unterhalb der langen II. AZ. 480mal vergr.

Figur 9
R. Mercieri. Apospore EZ, darüber somatisiertes Archespor mit kurzen, schmalen II. AZ. 480mal vergr.

Tafel I



Leere Seite
Blank page
Page vide

Der diploide ES von *R. caesius* entsteht also aus typisch generativen Zellen nach dem sogenannten *Antennariaschema* (Diplosporie). Die Archesporzelle (« EMZ ») entwickelt sich direkt, ohne weitere Teilungen, zur unreduzierten EZ. In seltenen Ausnahmefällen scheint auch das Chalazagewebe zur Bildung von ES befähigt zu sein (Aposporie), doch wurden bloß zwei, zudem nicht eindeutige Fälle beobachtet.

Sowohl bei reduzierten wie bei unreduzierten EZ erfolgt die Entwicklung zum fertigen ES in gleicher Weise (Abbildung 4 *a* bis *c*). Während der Telophase der ersten Teilung bilden sich beiderseits der Teilungsspindel zwei anfänglich noch kleine Vakuolen. Diese wachsen

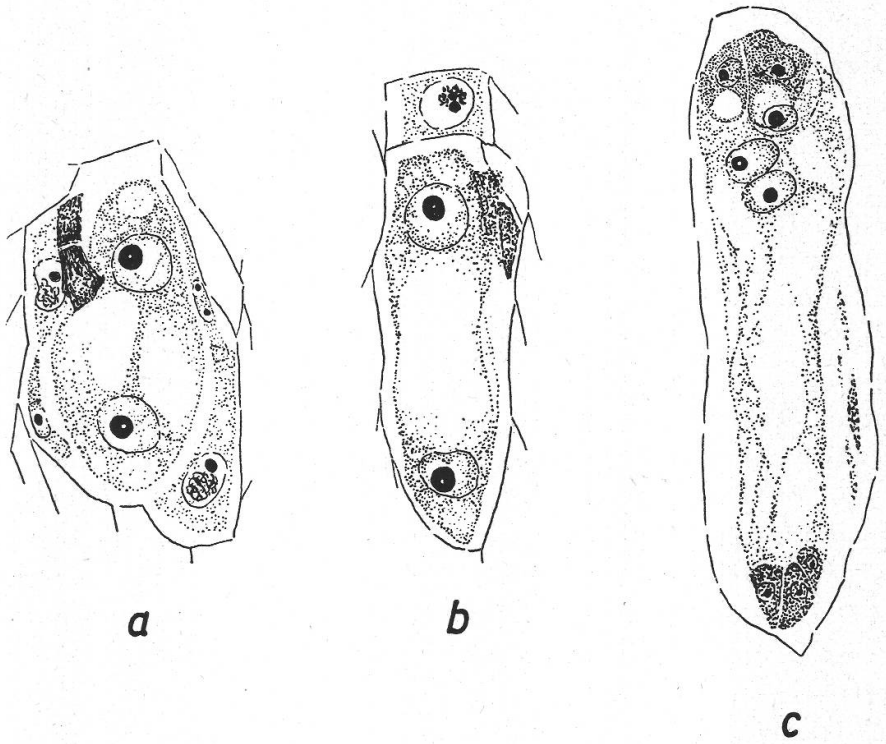


Abbildung 4
R. caesius: Entwicklung des Embryosackes
a, b zweikerniger ES; *c* fertiger achtkerniger ES; *a, b* 700mal vergr.; *c* 450mal vergr.

immer mehr zwischen die beiden Kerne hinein (Abbildung 4 *a*) und verschmelzen schließlich zu einer einzigen großen Vakuole (Abbildung 4 *b*). Die Vakuolen an den Enden der EZ werden immer kleiner und verschwinden schließlich. Schon in diesem Stadium ist zumeist nicht mehr zu erkennen, ob ein diploider oder haploider ES vorliegt. Tetradenreste können nur selten einwandfrei festgestellt werden (Abbildung 4 *a*).

Nach der dritten Teilung ordnen sich die acht Kerne zum Eiapparat (Eizelle, zwei Synergiden), den Antipoden und den beiden Polkernen (Abbildung 4 *c*). Die Eizelle ist in der Regel sehr gut zu erkennen. Sie ist etwas länger und besitzt oft helleres Plasma als die Synergiden. Auch befindet sich bei ihr meist der Kern an der Spitze der Zelle, während die

Synergiden an der Spitze eine Vakuole aufweisen und der Kern weiter hinten zu liegen pflegt. Die beiden Polkerne bleiben immer getrennt, verschmelzen also auch in sehr alten Samenanlagen nie zum sekundären Embryosackkern.

b) Rubus suberectus

Das sekundäre Archespor entwickelt sich im wesentlichen gleich wie bei *R. caesius*. Das primäre Archespor ist auch hier kein abgegrenzter Zellkomplex. Einige vordere subepidermale Zellen geben Deckzellen ab und werden zu II. AZ. Meistens sind etwas weniger dieser Zellen vorhanden als bei *R. caesius* (3—5). Die Samenanlage streckt sich manchmal ziemlich stark nach vorne, so daß die II. AZ dann recht langgestreckt werden. Die hintern subepidermalen Zellen strecken sich ebenfalls, geben dabei aber keine Deckzellen ab, sondern teilen sich eher unregelmäßig und auch später als die vordern Zellen. Eine mittlere II. AZ wird in der Regel zuerst zur EMZ (Abbildung 5 *a*). Benachbarte II. AZ können nach ihr ebenfalls direkt zu EMZ werden, allerdings nicht sehr häufig. Mehr als zwei lange EMZ nebeneinander wurden nie beobachtet. Oft bleiben die II. AZ in Ruhe; häufiger jedoch teilen sie sich mitotisch in zwei kleinere Tochterzellen (Abbildung 5 *b;* Tafel I, Figur 2). Diese können (sehr selten) auch zu EMZ werden, müssen also eine gewisse, wenn auch schwach ausgeprägte generative Tendenz besitzen. Vielfach bleiben sie aber in Ruhe und erfahren keine Weiterentwicklung. Die äußersten (hinteren) II. AZ bleiben immer ungeteilt und werden auch niemals zu EMZ. Oft sind sie kürzer und schmäler als die innern AZ und machen dann den Eindruck somatisierter Zellen. Vor allem in ältern Samenanlagen, wenn die Deckzellen nicht mehr genau erkannt werden können, ist eine genaue Abgrenzung des Archespors gegen die Seiten zu nicht immer möglich. Hingegen sind Chalazagewebe und Archespor in guten Schnitten wie bei *R. caesius* immer deutlich voneinander geschieden. Häufiger als bei *R. caesius* unterscheiden sich die echten EMZ im Aussehen des Plasmas von somatischen Zellen nur wenig. Auf Grund des Plasmas allein kann daher eine AZ nicht unbedingt als somatisiert betrachtet werden.

Das fertig entwickelte Archespor von *R. suberectus* enthält also stets viel weniger EMZ als das Archespor von *R. caesius*. Es ist ferner

---

Abbildung 5
Embryosackentwicklung von *R. suberectus*

a sekundäres Archespor, erst zentrale II. AZ zur EMZ geworden; *b* seitliche II. AZ in Tochterzellen geteilt; *c* Diakinese mit 11 Bivalenten und 6 Univalenten; *d* Tetrade; *e, f* Umwandlung von seitlichen II. AZ und Tochterzellen in EZ; *g* diplospore EZ aus seitlicher II. AZ; *h* EZ aus zentraler II. AZ; *i* zwei diplospore EZ; *k* 1. Teilung einer diplosporen EZ; *l* apospore EZ; *m* apospore EZ aus Chalazazelle neben zwei diplosporen EZ aus langen II. AZ
a 600mal vergr.; *b, d* bis *m* 750mal vergr.; *c* 1300mal vergr.

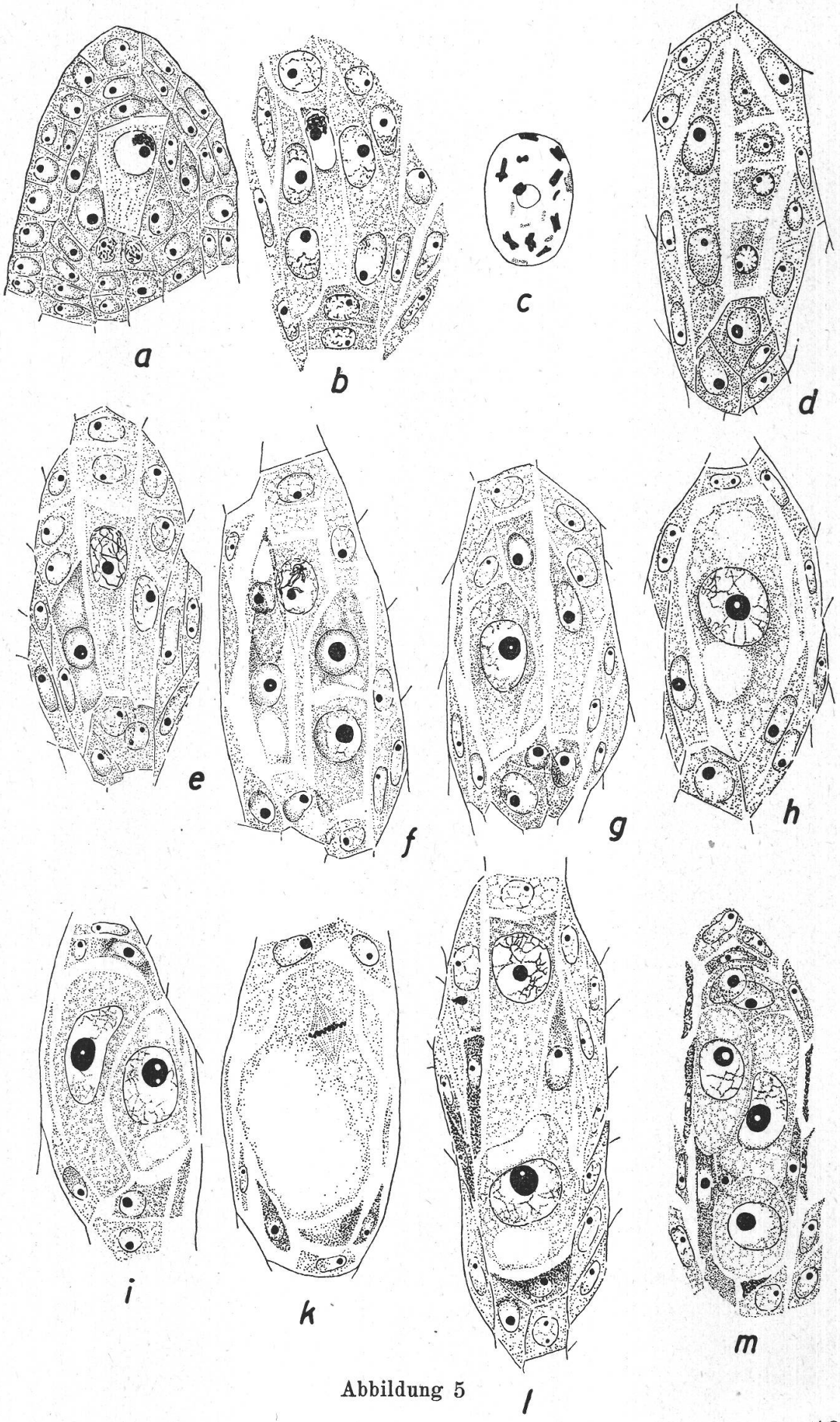


Abbildung 5

Tafel II

Figur 1

R. suberectus. Diplospore EZ, aus langer seitlicher II. AZ entstanden. Die Deckzelle darüber ist noch erkennbar. 480mal vergr.

Figur 2

R. suberectus. Apospore EZ unterhalb des Archespors. Eine EMZ und zwei Tochterzellen einer II. AZ deutlich erkennbar. 480mal vergr.

Figur 3

R. thyrsoideus. Zwei diplospore EZ nebeneinander, beide aus langen II. AZ entstanden. Darüber eine Deckzelle in Umwandlung. 480mal vergr.

Figur 4

R. thyrsoideus. Apospore EZ aus somatischer Chalazazelle. Das Archespor ist noch nicht degeneriert: eine EMZ und zwei II. AZ deutlich. 480mal vergr.

Figur 5

R. bifrons. Drei diplospore EZ aus langen II. AZ nebeneinander. Bei zweien liegt auch die Deckzelle im Schnitt. 480mal vergr.

Figur 6

R. bifrons. Diplospore EZ, darunter junge apospore EZ aus somatischer Zelle. 480mal vergr.

Figur 7

R. bifrons. Diplospore und apospore EZ in derselben Samenanlage. Über der diplosporen EZ ist die Deckzelle noch erkennbar, links davon liegt eine schmale II. AZ. Zwischen den beiden EZ einige somatische Chalazazellen. 480mal vergr.

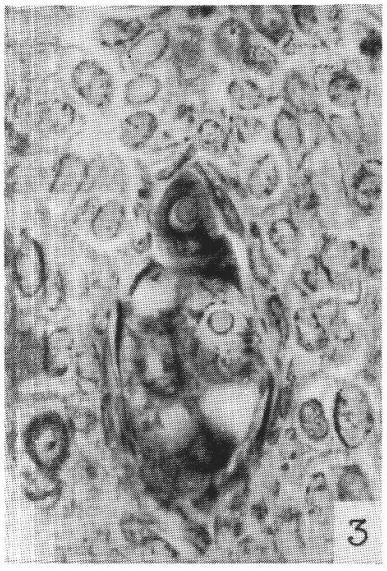
Figur 8

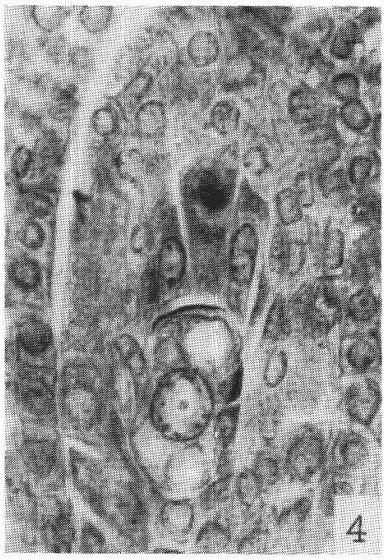
R. Mercieri. In derselben Samenanlage diplospore EZ aus seitlicher II. AZ (eine weitere II. AZ in Degeneration daneben) und typische apospore EZ aus Chalazazelle. 480mal vergr.

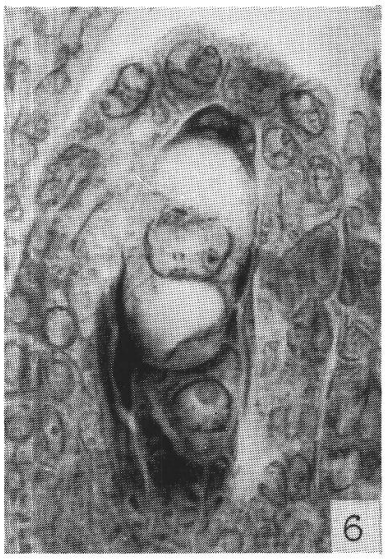
Figur 9

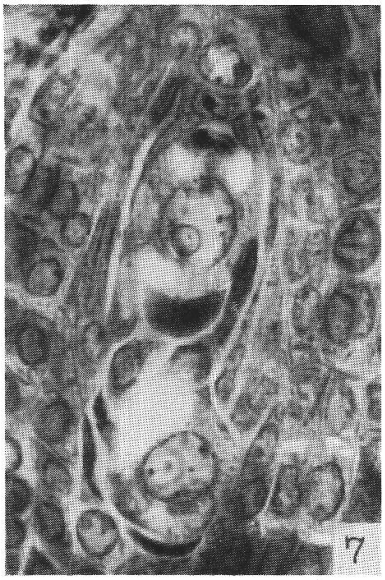
R. vestitus. Typische gestreckte I. AZ in Umwandlung zur EZ begriffen. Links daneben schwächlich aussehende Tetrade. 480mal vergr.

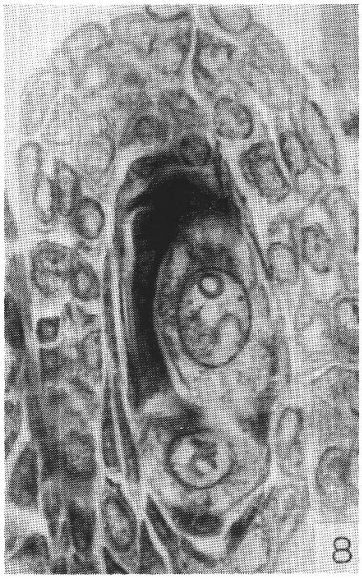
Tafel II

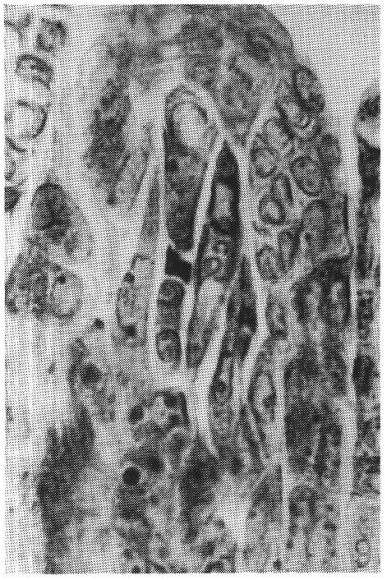












Leere Seite
Blank page
Page vide

auffallend, daß später oft Archesporzellen degenerieren. In ältern Archesporen lassen sich daher oft Reste degenerierter Zellen beobachten.

Die EMZ können die Meiose ganz zu Ende führen. Spätere Meiosestadien wurden in zentralen und seitlichen langen EMZ beobachtet, nicht aber in Tochterzellen. Auch dies ist ein Hinweis auf ihren weniger generativen Charakter. Die Chromosomenpaarung ist nicht vollständig. In einer Diakinese konnten 11 Bivalente und 6 Univalente festgestellt werden (Abbildung 5 *c*). Während der Anaphase scheinen die Chromosomen jedoch nicht allzu unregelmäßig verteilt zu werden, denn die öfters vorkommenden Tetraden sind immer normal gebaut (Abbildung 5 *d*). Wahrscheinlich machen sich die Störungen während der Meiose später bemerkbar, denn reduzierte EZ entwickeln sich nur aus wenigen Tetraden, während die meisten vorher degenerieren.

Die EZ von *R. suberectus* entwickeln sich vor allem durch Diplosporie. Alle Zellen des Archespors vermögen sich in unreduzierte EZ umzuwandeln, doch zeigt es sich, daß diejenigen Zellen, welche ihren generativen Charakter am besten bewahrt haben, am häufigsten zu EZ werden: zentrale (Abbildung 5 *h;* Tafel I, Figur 7) und lange seitliche II. AZ (Abbildung 5 *e, g, i;* Tafel II, Figur 1). Seltener entstehen EZ aus Tochterzellen von II. AZ (Abbildung 5 *f*) oder aus Deckzellen, welche wie die Tochterzellen ebenfalls nur selten zu EMZ werden. Das Plasma solcher Archesporzellen wird dann anfänglich feinkörniger und dichter und läßt sich dunkler anfärben. Später bildet sich an jedem Ende der Zelle eine Vakuole (Abbildung 5 *e*), und der Kern und vor allem sein Nukleolus wachsen stark. Dieses auffallende Kernwachstum ist besonders typisch und setzt oft schon vor der Vakuolisierung ein. (Darin sind junge EZ in der Regel gut von solchen Zellen zu unterscheiden, welche im Begriffe sind zu degenerieren, da diese dann ebenfalls dunkles Plasma, aber keinen so großen Kern besitzen.) Nach weiterem starkem Zell- und Kernwachstum tritt die erste Teilung der EZ, eine Mitose, ein. Teilungsstadien wurden hie und da gesehen (Abbildung 5 *k*), doch ließ sich die Chromosomenzahl nie genau ermitteln. Die Entwicklung zum fertigen achtkernigen ES erfolgt gleich wie bei *R. caesius.* Unregelmäßigkeiten wurden nicht festgestellt.

Wie bei *R. caesius* treten auch hier manchmal zwei diplospore EZ nebeneinander auf (Abbildung 5 *i*). Ob aber beide zu funktionsfähigen ES werden, ist unsicher.

In manchen Samenanlagen fallen in der Chalaza besonders dunkel gefärbte Zellen auf (Tafel I, Figur 2). Diese Zellen sind, wie sicher das ganze Chalazagewebe, rein somatische Zellen, da sie niemals das geringste Anzeichen dafür zeigen, daß sie zu EMZ werden können. Diese dunkeln Zellen können sich zu ganz typischen EZ entwickeln, indem sie Vakuolen bilden und ihr Kern sowie ihr Nukleolus dabei stark wachsen. Im Gegensatz zu den diplosporen liegen diese apospor gebildeten EZ unterhalb

der langen II. AZ (Abbildung 5 *l;* Tafel II, Figur 2). Die aposporen EZ entwickeln sich in der gleichen Weise wie die reduzierten und diplosporen zu fertigen ES. Das Archespor behält dabei anfänglich seinen generativen Charakter; die AZ können zu EMZ werden und die Meiose zu Ende führen, so daß Tetraden entstehen. Ob sich aber aus solchen Tetraden noch ES zu entwickeln vermögen, ist zweifelhaft. Die AZ und wohl auch die Tetraden werden vielmehr später von den auswachsenden EZ verdrängt und degenerieren.

Neben Diplosporie tritt bei *R. suberectus* also auch Aposporie auf. Unreduzierte ES können aus generativen und aus somatischen Zellen entstehen. Diplosporie überwiegt zwar sehr stark (90 % aller « diploiden » ES stammen aus dem Archespor), doch kann Aposporie nicht bloß als Ausnahmeerscheinung aufgefaßt werden, wie es für *R. caesius* sicher zutreffend ist. Hie und da können in derselben Blüte, manchmal sogar in derselben Samenanlage, diplospore neben aposporen EZ beobachtet werden. So zeigt Abbildung 5 *m* ein Archespor, neben dessen zwei diplosporen EZ aus langen II. AZ eine apospore EZ aus einer Chalazazelle entstanden ist. Ob sich aber alle EZ zu fertigen ES entwickeln, kann nicht sicher bestimmt werden.

c) Rubus Mercieri

Das sekundäre Archespor entsteht in der gleichen Weise wie bei *R. suberectus* (Abbildung 6 *a*). Eine zentrale II. AZ wird zuerst zur EMZ. Die ihr benachbarten Zellen können ebenfalls direkt zu EMZ werden (Abbildung 6 *c*), teilen sich aber häufiger in zwei Tochterzellen. In seltenen Fällen können diese in Meiose eintreten (Abbildung 6 *b*). Die seitlichsten, hie und da auch mittlere II. AZ sind oft lang und schmal und gleichen im Aussehen generativen Zellen nicht (Abbildung 6 *c*; die AZ rechts der Tetrade), sind also ± somatisiert. Auch die Tochterzellen von II. AZ scheinen meist etwas somatischen Charakter anzunehmen.

Die Meiose kann von den langen EMZ zu Ende geführt werden. Die Syndese ist aber sehr schwach. In einer Diakinese wurden viele Univalente, jedoch keine Trivalente festgestellt (Abbildung 6 *d*). Die Meiose ist offenbar stark gestört. Trotzdem sind die Tetraden normal gebaut, und es kommen in den Makrosporen keine Kleinkerne vor (Abbildung 6 *c*).

Abbildung 6

Embryosackentwicklung von *R. Mercieri*

a sekundäres Archespor mit geteilten seitlichen II. AZ; *b* EMZ aus Tochterzelle; *c* Archespor mit Tetrade, langer EMZ und somatisierten II. AZ; *d* Diakinese mit 5 Bivalenten und 11 Univalenten; *e* reduzierte EZ; *f, g* diplospore EZ; *h* apospore EZ neben Tetrade; *i, k* apospore EZ neben somatisiertem Archespor; *l, m* diplospore und apospore EZ in derselben Samenanlage nebeneinander

a bis *c, e* bis *l* 750mal vergr.; *d* 1300mal vergr.; *m* 600mal vergr.

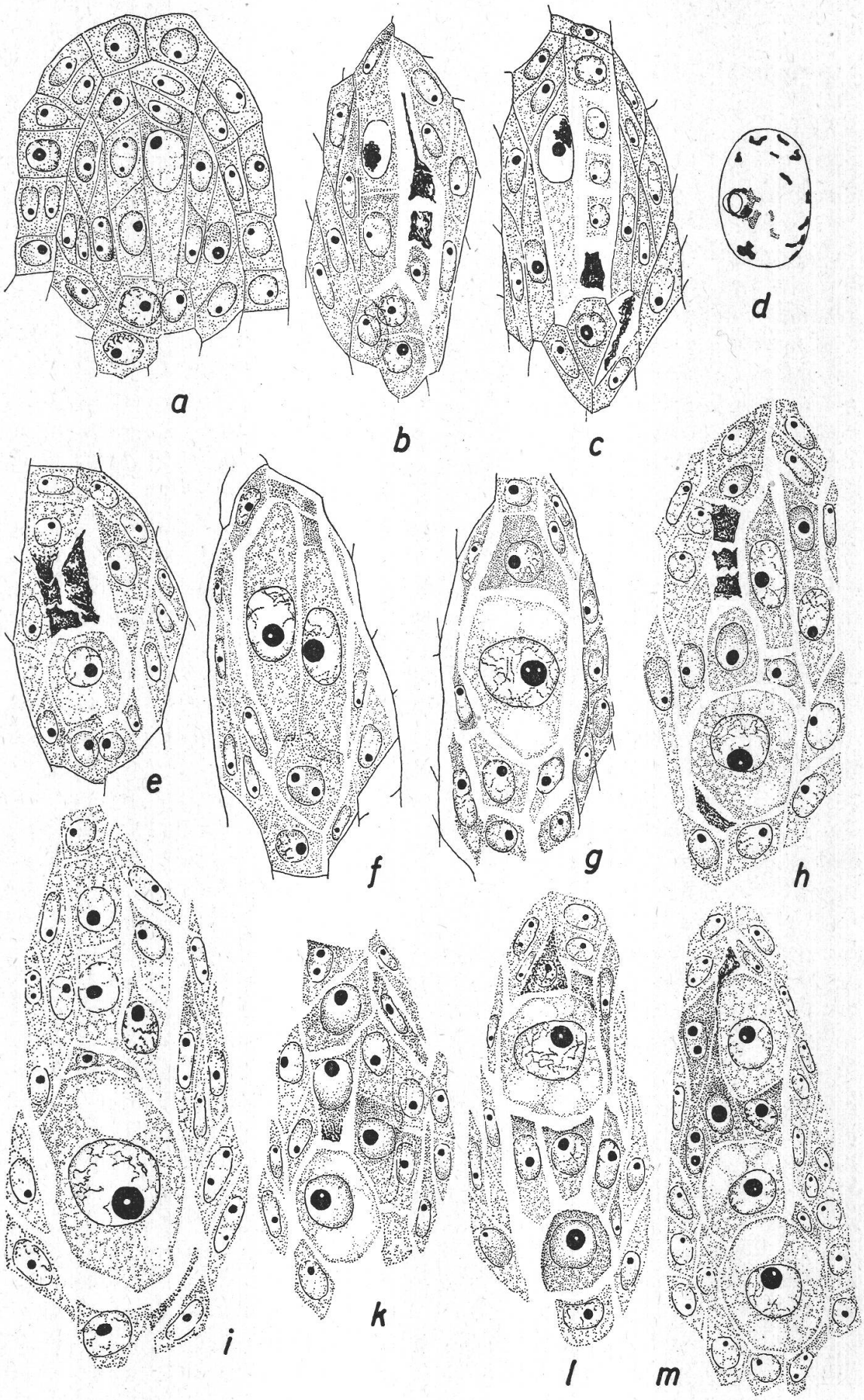


Abbildung 6

Die chalazale Makrospore vermag sich hie und da zur EZ zu entwickeln (Abbildung 6 *e*). ES mit ± reduzierter Chromosomenzahl müssen also vorkommen.

Die unreduzierten ES entstehen sowohl aus Archespor- wie aus Chalazazellen. Es sind vorwiegend zentrale oder der zentralen AZ benachbarte Zellen, welche sich in diplospore Initialen umzuwandeln vermögen (Abbildung 6 *f, g*). Aus Tochterzellen entstehen nur selten und aus ganz seitlichen somatisierten AZ wohl nur ausnahmsweise EZ. Hie und da kommen mehrere diplospore EZ nebeneinander vor (Abbildung 6 *f*). Neben Diplosporie ist bei *R. Mercieri* Aposporie auffallend häufig. 42 % aller unreduzierten ES stammen aus Chalazazellen und 58 % aus dem Archespor. Diplosporie überwiegt also nur wenig. In vielen Fällen von Aposporie werden die AZ kurz und manchmal schmal (Abbildung 6 *k;* Tafel I, Figur 9). Hie und da tritt vermehrte Teilung von AZ, besonders der mittleren Zelle, ein. Manchmal ist ihr Plasma grob vakuolisiert, wie das sonst für Derivate der Epidermis- und Deckzellen, also für rein somatische Zellen typisch ist (Abbildung 6 *i*). Das Archespor scheint deutlich somatisiert zu werden. Ob diese Somatisierung eine Folge der Entwicklung aposporer EZ ist oder umgekehrt, kann nicht sicher entschieden werden, doch halte ich das erstere für wahrscheinlicher. Viel weniger häufig kann man beobachten, daß der generative Charakter der AZ erhalten bleibt, auch wenn apospore EZ gebildet werden. So zeigt Abbildung 6 *h* ein Archespor, wo neben einer aposporen EZ noch eine Tetrade entstanden ist.

Oft treten auch in derselben Samenanlage diplospore und apospore EZ nebeneinander auf (Abbildungen 6 *l, m;* 7 *a, b;* Tafel II, Figur 8). Manchmal entwickeln sich dann eine ganze Anzahl EZ, so daß man nur in frühen Entwicklungsstadien sicher entscheiden kann, welche aus AZ und welche aus Chalazazellen entstanden sind. In der auf Abbildung 6 *l* dargestellten Samenanlage beobachtet man eine große, sicher aus dem Archespor (wahrscheinlich aus zentraler Zelle) entstandene EZ. Darunter liegen einige somatische Zellen und unter diesen eine typische apospore Initiale. In solchen Fällen handelt es sich um echte Diplosporie neben Aposporie. Die obere EZ der Samenanlage von Tafel II, Figur 8 ist ebenfalls aus einer normalen II. AZ entstanden. Eine weitere II. AZ daneben ist in Degeneration begriffen. Die kleinere, ± isodiametrische EZ hat sich hingegen aus einer somatischen Chalazazelle entwickelt. Die junge diplospore Initiale, welche sich in Abbildung 7 *a* über der großen aposporen EZ bildet, ist aber aller Wahrscheinlichkeit nach aus einem somatisierten Archespor entstanden (Form, Aussehen der übrigen AZ). Möglicherweise sind auch einige der AZ, die sich in dem auf Abbildung 6 *m* dargestellten Archespor in diplospore Initialen umwandeln, als somatisierte AZ zu betrachten. Die beiden großen EZ stammen aber sicher aus rein somatischen Zellen. — Eine Entwicklung von EZ aus somatisierten

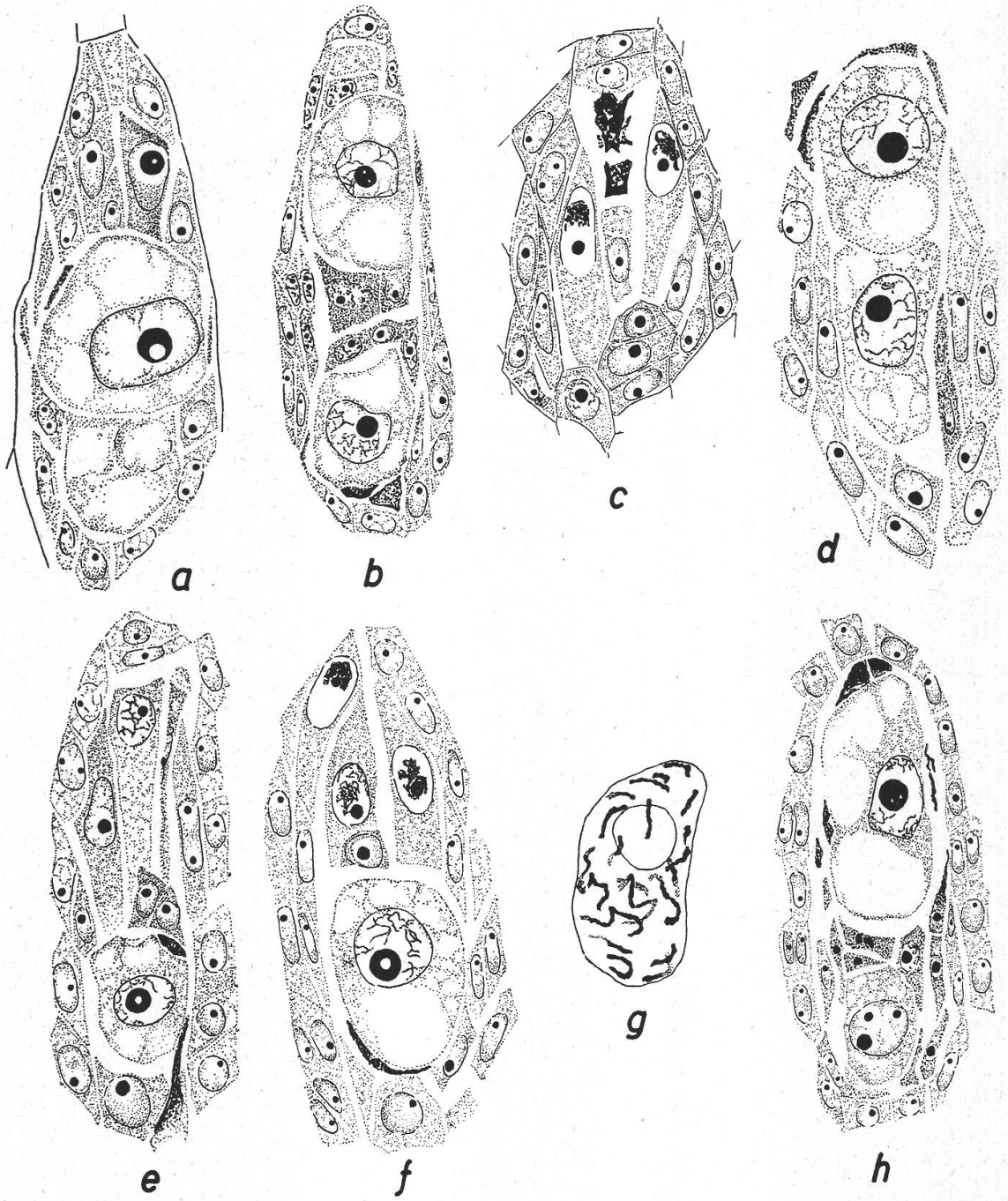


Abbildung 7

a, b R. Mercieri: diplospore neben aposporen EZ

a zwei apospore EZ, darüber « diplospore » EZ, wahrscheinlich aus somatisierter AZ entstanden; *b* diplospore über aposporer EZ, dazwischen somatische Zellen

c bis *h* Embryosackentwicklung von *R. thyrsoideus*

c Archespor mit EMZ und Tetrade; *d* zwei diplospore EZ übereinander (obere aus Deckzelle); *e, f* apospore EZ neben normalem Archespor; *h* apospore neben diplosporer EZ; *g* Telophase aus unreduziertem ES (2n = 21)

a, b, h 600mal vergr.; *c* bis *f* 750mal vergr.; *g* 1300mal vergr.

AZ kann kaum mehr als echte Diplosporie aufgefaßt werden. In den meisten Fällen von gleichzeitiger Diplosporie und Aposporie entstehen jedoch die EZ einerseits aus generativen Archespor- sowie anderseits aus somatischen Chalazazellen.

d) Rubus thyrsoideus

Aus den vordersten subepidermalen Zellen entstehen durch Abgabe der Deckzellen mehrere (3—5) II. AZ. Eine zentrale Zelle entwickelt sich wie immer zuerst zur EMZ. Häufiger als bei andern Arten werden die ihr benachbarten II. AZ ebenfalls direkt zu EMZ. Teilung der II. AZ tritt seltener ein, doch besitzen auch hier die Tochterzellen noch einen geringen generativen Charakter. Seitlichste AZ können auch somatisiert werden. Öfters werden auch Deckzellen noch zu EMZ. Deren Anzahl ist deshalb meist etwas größer als bei den andern Arten (Abbildung 7 *c*).

Die langen EMZ können die Meiose zu Ende führen und Tetraden von Makrosporen liefern. Über die Paarungsverhältnisse kann leider nichts ausgesagt werden, da keine Diakinese gefunden wurde. Doch ist auch hier infolge der ungeraden Chromosomenzahl die Meiose sicher nicht regelmäßig. Die Tetraden sind aber immer normal gebaut, und es entstehen hie und da reduzierte ES aus ihnen.

ES mit der unreduzierten Chromosomenzahl entstehen sowohl diplospor als auch apospor. Aposporie überwiegt, allerdings nur schwach (54 %). In Fällen aposporer Entwicklung bleibt das Archespor meist ziemlich lange erhalten und scheint, im Gegensatz zu *R. Mercieri,* seinen generativen Charakter in der Regel nicht zu verlieren (Abbildung 7 *e, f;* Tafel II, Figur 4). Im Archespor der Abbildung 7 *f* sind 3 EMZ in Synapsis vorhanden, wovon eine aus einer Deckzelle entstanden ist, und unter diesen langen EMZ hat sich eine große apospore EZ gebildet. Auch Tetraden können neben aposporen EZ ziemlich oft festgestellt werden. — Diplospore EZ entstehen vorwiegend aus langen zentralen oder seitlichen II. AZ (Tafel II, Figur 3) und sind dann oft sehr lang. Hie und da werden auch Tochterzellen und Deckzellen zu diplosporen EZ. Abbildung 7 *d* zeigt zwei diplospore EZ: die obere hat sich aus einer Deckzelle entwickelt, die untere aus einer zentralen II. AZ. Neben dieser untern EZ liegen weitere lange, schmale, z. T. degenerierende II. AZ. Öfters kommen auch bei *R. thyrsoideus* diplospore und apospore EZ nebeneinander vor (Abbildung 7 *h*). Die diplosporen EZ entstehen dabei wohl meist aus wirklich generativen Zellen (echte Diplosporie). Die Entwicklung der EZ zum fertigen ES erfolgt in der normalen Weise. Eine späte Telophase einer Teilung im ES mit 21 Chromosomen zeigt Abbildung 7 *g*.

e) Rubus bifrons

Die frühe Entwicklung des Archespors verläuft auch bei *R. bifrons* gleich wie bei den meisten Arten. Das II. Archespor besteht immer aus

mehreren (3—5), oft sehr langen Zellen (Abbildung 8 *a*). Eine zentrale, hie und da auch eine seitliche Zelle wird zuerst zur EMZ, doch geschieht dies manchmal auffallend spät. Die benachbarten AZ bleiben vielfach in Ruhe, können aber später hie und da auch zu EMZ werden. Nur selten entstehen aus ihnen zwei Tochterzellen, die aber ausnahmsweise noch zu EMZ werden können. Offenbar haben sie ihren generativen Charakter nicht vollständig verloren. Im Ruhestadium zeigen die mittlern langen II. AZ oft ein EMZ-ähnliches Aussehen (Größe der Zellen und des Kernes; auf Abbildung 8 *a* die links und rechts der EMZ liegenden Zellen). Manchmal nehmen sie auch eine schmälere, kürzere oder längere Form an, wie sonst nur die seitlichsten II. AZ (Abbildung 8 *b*). Sie machen dann kaum mehr den Eindruck generativer Zellen. Die Tendenz zur Somatisierung des Archespors ist also bei *R. bifrons* eher etwas größer als bei *R. thyrsoideus* und andern Arten.

Die Meiose wird von den langen EMZ weniger häufig als bei andern Arten zu Ende geführt. Spätere Meiosestadien (Metaphase, Anaphase, homöotypische Teilung) wurden jedenfalls nur selten beobachtet. Leider fand ich auch hier keine Diakinese, welche Aufschluß über die Paarungsverhältnisse gegeben hätte. Tetraden entstehen sowohl aus seitlichen wie aus zentralen EMZ. Reduzierte ES entwickeln sich jedoch aus ihnen nur sehr selten.

Der ES wird auch bei *R. bifrons* durch Diplosporie und Aposporie gebildet. Wie bei *R. Mercieri* überwiegt Diplosporie, aber nur schwach (58 % der « diploiden » ES sind diplospor). Am häufigsten entstehen auch hier aus zentralen und benachbarten II. AZ diplospore Initialen, also aus den am ehesten noch generativen Zellen (Abbildung 8 *c, d, e:* aus zentralen AZ entstandene EZ). Öfters treten auch mehrere aus langen II. AZ entstandene diplospore EZ nebeneinander auf (Tafel II, Figur 5). Außerdem können auch aus Tochterzellen von II. AZ sowie aus seitlicher gelegenen AZ hie und da Initialen hervorgehen. Ob in diesen Fällen Entwicklung einer somatisierten Zelle vorliegt oder ob die Initialzelle eine wirklich generative Zelle war, kann nicht immer mit Sicherheit entschieden werden. Doch kann man aus dem Aussehen und der Lage der betreffenden Zelle manchmal ziemlich sicher schließen, daß es sich um Entwicklung einer somatisierten Zelle handelt. Meistens entwickeln sich somit tatsächlich generative, selten auch somatisierte II. AZ zu EZ.

Apospore EZ entstehen häufig und auf gleiche Weise wie bei den andern Arten. Das Archespor ist dann, wie bei *R. Mercieri,* häufig stark somatisiert. Besonders auffallend ist die starke Vakuolisierung, die dann eintreten kann. Öfters teilen sich die AZ vermehrt, und die Vakuolisierung kann auch auf benachbarte Nuzelluszellen übergreifen (Abbildung 8 *g*). Auch im Archespor der Abbildung 8 *h* machen die AZ teilweise den Eindruck somatischer Zellen. Seltener treten EZ neben normal ausgebildetem Archespor auf (Abbildung 8 *f*).

Abbildung 8
Embryosackentwicklung von *R. bifrons*
a Archespor mit einer EMZ, benachbarte II. AZ machen den Eindruck generativer Zellen; *b* seitliche II. AZ somatisiert; *c* Umwandlung einer zentralen AZ zur EZ; *d, e* diplospore EZ aus zentralen II. AZ; *f* apospore EZ neben normal ausgebildetem Archespor; *g, h* somatisiertes Archespor mit aposporer EZ; *i* reduzierte, diplospore und apospore Initialen nebeneinander; *k, m* diplospore neben aposporen EZ; *l* viele Initialen, z. T. unbekannter Herkunft
a bis *f, h, i, l, m* 750mal vergr.; *g, k* 600mal vergr.

Bei *R. bifrons* kommen diplospore und apospore EZ ebenfalls häufig in derselben Samenanlage nebeneinander vor. In der auf Abbildung 8 *i* dargestellten Samenanlage ist sogar neben einer diplosporen und zwei aposporen eine junge reduzierte EZ vorhanden. Viele der diplosporen EZ sind aus generativen II. AZ (aus mittlern Zellen) entstanden (Abbildung 8 *m*; Tafel II, Figuren 6, 7). Es steht jedoch fest, daß sich auch Initialen aus somatisierten AZ entwickeln können, während oder nachdem apospor EZ entstehen oder entstanden sind. Oft wird ein ganzer Komplex von Initialen gebildet (Abbildung 8 *l*), deren Herkunft nicht immer genau erkannt werden kann. Ob beispielsweise die drei übereinanderliegenden jungen Initialen rechts im Archespor von Abbildung 8 *l* aus Tochterzellen einer AZ oder aus mehreren AZ mit Deckzellen entstanden sind, kann nicht eindeutig entschieden werden. Aposporie hat offenbar wie bei *R. Mercieri* eine vermehrte Tendenz zur Somatisierung des Archespors zur Folge, und wenn dann die AZ oder deren Derivate somatischen Charakter angenommen haben, können sich auch solche (ursprünglich generativ determinierte) somatische Zellen apospor weiterentwickeln. Wenn sich im Archespor neben größern aposporen EZ auch noch AZ umwandeln, sind dies meistens somatisierte AZ. Entwickeln sich aber apospore Initialen neben größern diplosporen EZ (Tafel II, Figur 6), so ist meist recht gut zu erkennen, daß letztere aus normalen (generativen) II. AZ entstanden sind.

f) Rubus vestitus

Das primäre Archespor ist, wie bei allen *Rubi,* nach hinten nicht scharf abgegrenzt. Trotzdem läßt sich erkennen, daß mehr I. AZ vorhanden sind als bei den bisher besprochenen Arten (Abbildung 9 *a:* an der Spitze der Samenanlage liegen unter der Epidermis 5—6 größere [I. Archespor-]Zellen). Entsprechend dem Wachstum der Samenanlage strecken sich die subepidermalen Zellen ziemlich stark. Dabei teilen sich die vordern Zellen in Deckzelle und II. AZ (Abbildung 9 *b*). Die hintern Zellen ordnen sich oft parallel an, ohne sich zu teilen, so daß dann nach hinten eine Reihe gleichartiger, länglicher, somatischer (ursprünglich auch subepidermal gelegener) Zellen an die Archesporzellen anschließt.

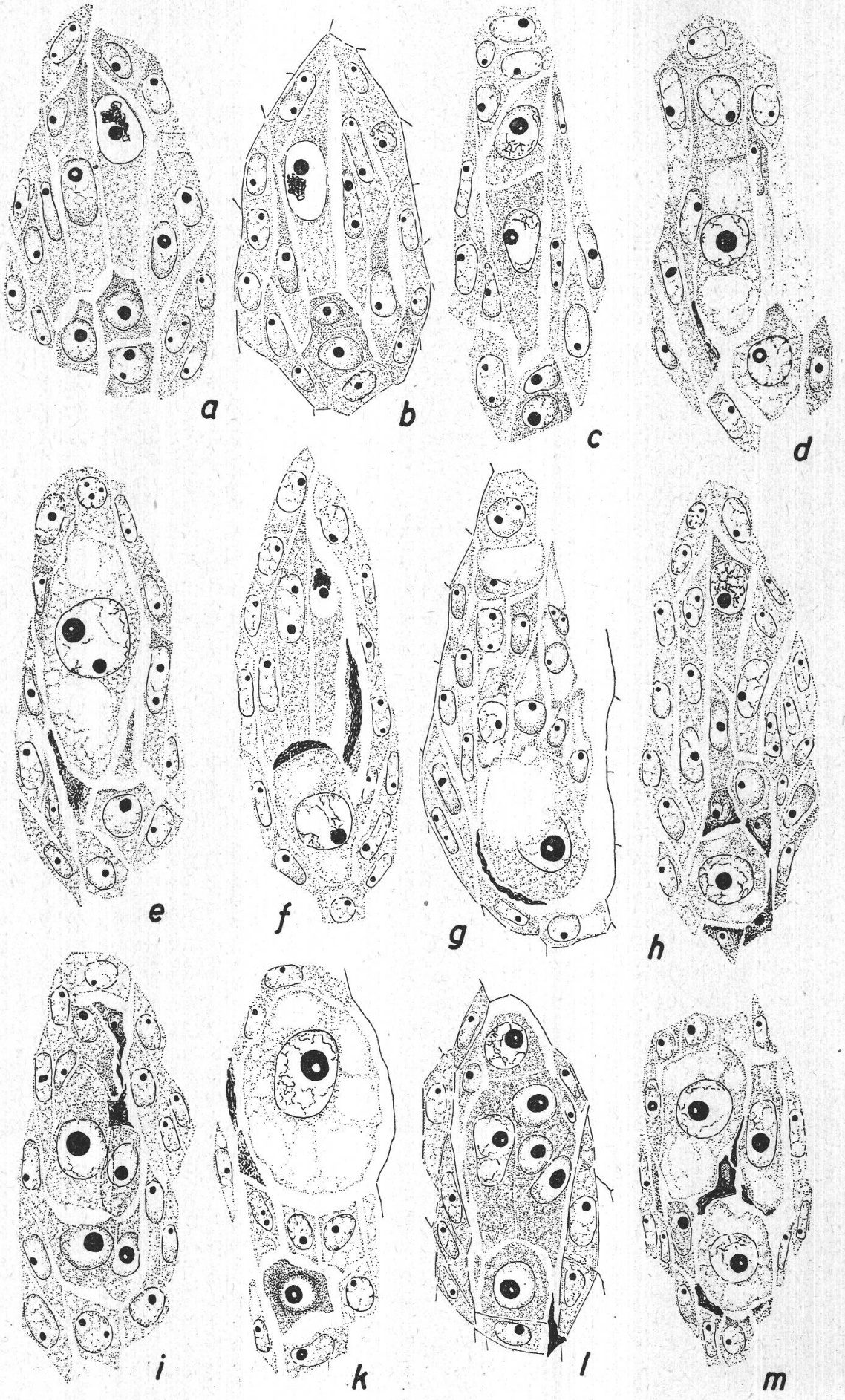


Abbildung 8

Neben den II. AZ beobachtet man häufig ebenfalls lange Zellen, die jenen im Aussehen stark gleichen, aber keine Deckzellen abgegeben haben (Abbildung 9 *c, d, e, h;* Tafel I, Figur 4). Da die Zahl II. AZ immer kleiner ist als die Anzahl der ursprünglich vorhandenen I. AZ, stellen diese langen Zellen I. AZ dar, welche die Deckzellenbildung unterlassen haben. Sie haben somit gar keine generative Differenzierung erfahren. Nach hinten gehen sie, wie auch das ursprüngliche primäre Archespor, kontinuierlich in gestreckte somatische Zellen über. Im Archespor der Abbildung 9 *d* sind 3—4 II. AZ vorhanden (die mittlere in Meiose), und daran schließen rechts einige gestreckte somatische, ursprünglich auch subepidermale Zellen an. Die erste längere dieser Zellen darf als gestreckte I. AZ betrachtet werden. Auch die Zellen rechts neben der rechten EMZ in Abbildung 9 *e* und links der EMZ in Abbildung 9 *h* stellen solche I. AZ dar.

Gewöhnlich wird eine mittlere II. AZ zuerst zur EMZ. Seitliche II. AZ treten später öfters auch in Meiose ein (Abbildung 9 *e*). Häufig verharren sie in Ruhe und machen dann oft den Eindruck generativer Zellen. Manchmal ist aber eine gewisse Somatisierung unverkennbar. Nur ganz ausnahmsweise teilen sich II. AZ in zwei Tochterzellen (ein einzigesmal beobachtet!). Die I. AZ gleichen in ihrem Plasma und der Größe ihres Kerns oft sehr stark den II. AZ (Tafel I, Figur 4: die Zellen rechts und links der II. AZ), doch werden sie niemals zu EMZ. Sehr häufig degenerieren später einzelne Zellen im Archespor. Durch ungeregelte Teilungen und Vakuolisierung der AZ kommt manchmal eine weitere Somatisierung zustande. Die eigentlichen AZ sind dann oft kaum mehr zu erkennen, besonders wenn sich auch umliegende Nuzelluszellen ähnlich verhalten.

Die Meiose kann von allen EMZ zu Ende geführt werden. Trotz der offensichtlichen Somatisierungstendenzen im Archespor entstehen Makrosporentetraden geradezu häufig. Die Paarung ist nicht vollkommen; in einer Diakinese konnten 11^{II} und 6^{I} festgestellt werden (Abbildung 9 *f*). Die Tetraden sind aber immer normal gebaut. T-Tetraden sind sehr selten. Manche Tetraden degenerieren aber bald, so daß reduzierte EZ (Abbildung 9 *g*) weniger häufig zu beobachten sind. Trotzdem kommen bei *R. vestitus* wohl ziemlich oft reduzierte ES vor.

EZ aus II. AZ werden öfters gebildet (Abbildung 10 *a*), doch entwickeln sich manche « diplospore » EZ aus somatisierten II. AZ. Ziem-

---

Abbildung 9

Embryosackentwicklung von *R. vestitus*

a « primäres » Archespor mit zirka 5 I. AZ; *b* sekundäres Archespor mit 2 II. AZ; *c* bis *e* fertig entwickelte Archespore mit EMZ und gestreckten I. AZ; *f* Diakinese mit 11 Bivalenten und 6 Univalenten; *g* reduzierte EZ; *h* Umwandlung einer gestreckten I. AZ zur EZ; *i* apospore EZ aus Chalazazelle; *k* apospore EZ aus I. AZ
a bis *c, e, g* bis *k* 750mal vergr.; *d* 600mal vergr.; *f* 1300mal vergr.

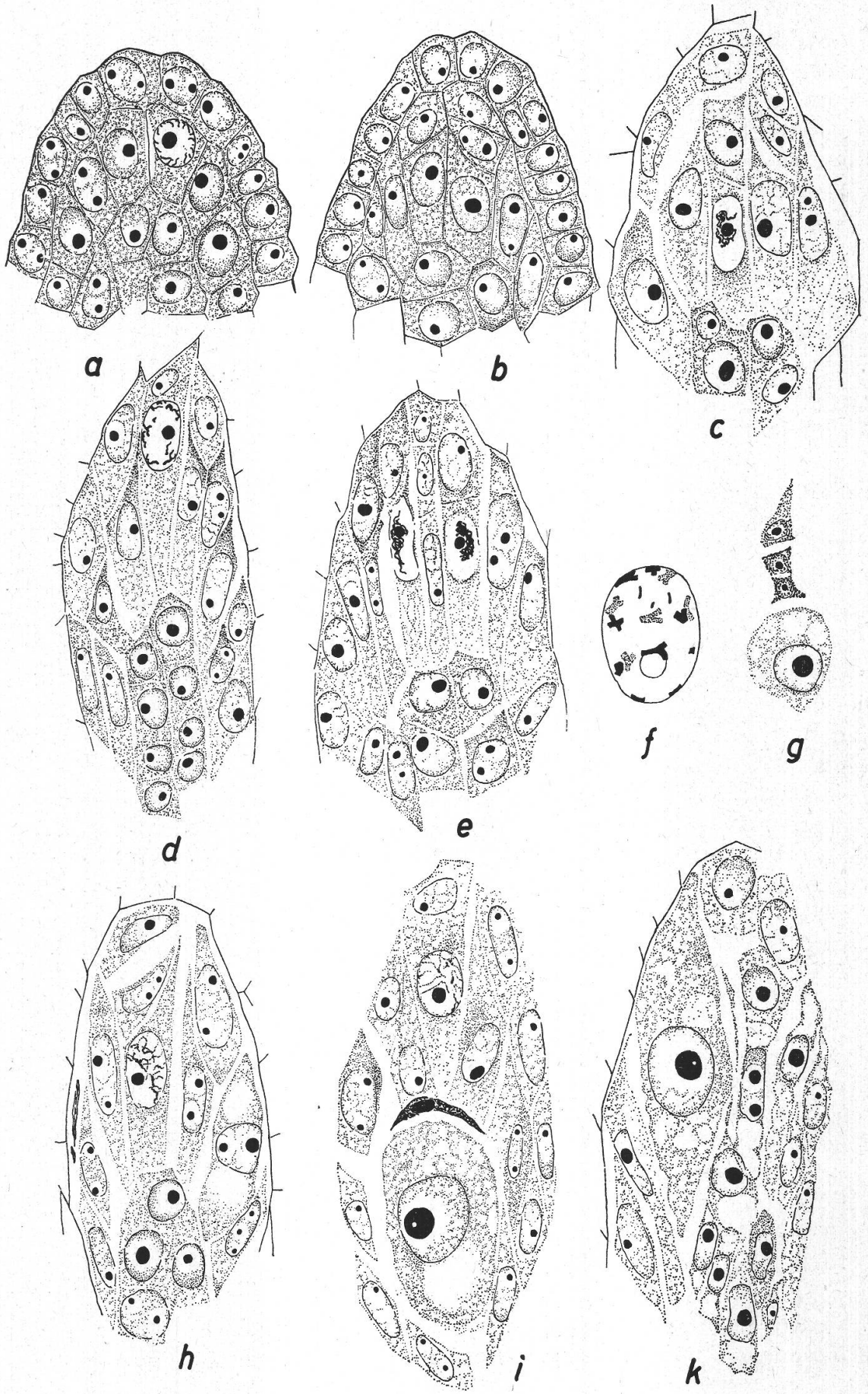


Abbildung 9

lich häufig werden auch gestreckte I. AZ zu EZ (Abbildung 9 *h, k*). Tafel II, Figur 9, zeigt eine typische, in Umwandlung zur EZ begriffene gestreckte I. AZ. Ältere solche EZ lassen ihren Ursprung allerdings nicht immer sicher erkennen, da dann das Fehlen oder Vorhandensein von Deckzellen manchmal nicht eindeutig festzustellen ist. Da die gestreckten I. AZ als somatisierte Zellen aufzufassen sind, kann die Entwicklung von EZ aus ihnen als Aposporie bezeichnet werden. Aus hintern, gestreck-

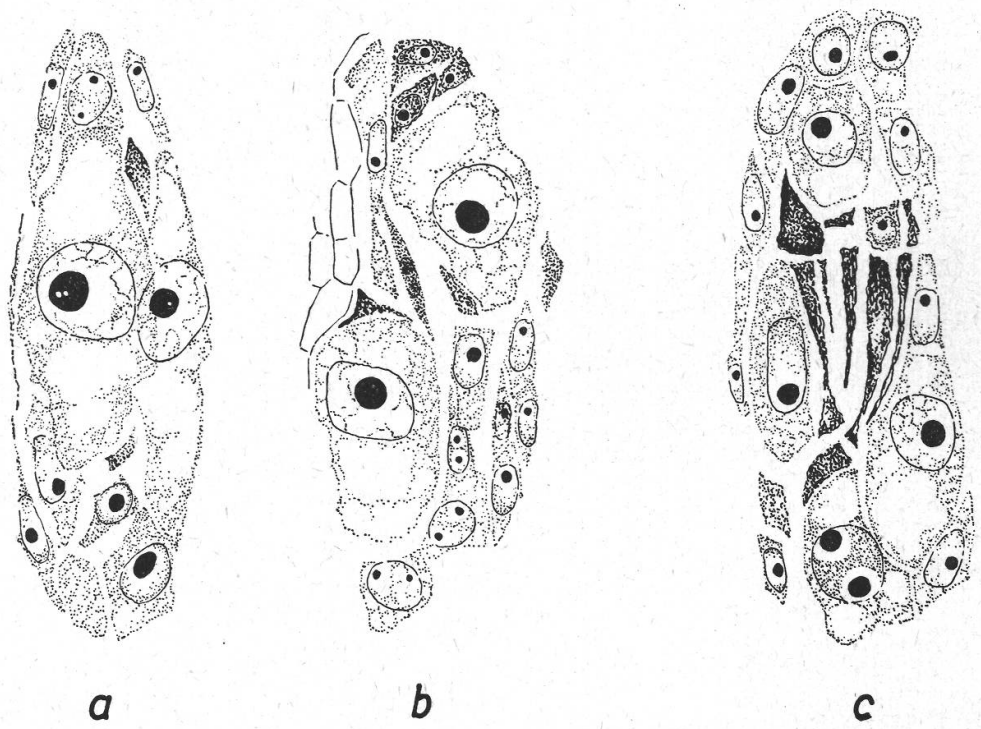


Abbildung 10
Embryosackentwicklung von *R. vestitus*
a diplospore EZ aus langen II. AZ; *b* diplospore EZ, wahrscheinlich aus zentraler AZ, neben aposporer EZ aus seitlicher Chalazazelle; *c* apospore EZ aus zentralen und seitlichen Chalazazellen, langen I. AZ und Derivaten von Deckzellen. Archespor vollkommen degeneriert. *a* 1000mal vergr.; *b, c* 800mal vergr.

ten, ursprünglich auch subepidermalen, somatischen Zellen entstehen ebenfalls häufig apospore EZ. Die zentralen Chalazazellen hingegen entwickeln sich nur selten zu ES (Abbildung 9 *i*), obschon sie in frühen Entwicklungsstadien oft initialenartig aussehen. Derivate von Deck- oder Epidermiszellen können schließlich ebenfalls zu aposporen EZ werden. In der Samenanlage von Abbildung 10 *c* erkennt man vier lange degenerierte II. AZ. Darum herum entwickeln sich eine ganze Anzahl apospore ES: aus zentralen und seitlichen Chalazazellen, aus gestreckter I. AZ und aus vorderer Nuzelluszelle.

R. vestitus ist vorwiegend apospor (ungefähr 62 %; die Zahl ist nicht genau bestimmbar). Die aposporen EZ entstehen aber vorwiegend nicht aus zentralen Chalazazellen wie bei den übrigen Arten. Es ist deshalb nicht sicher, ob die Aposporie von *R. vestitus* der Aposporie anderer Arten gleichwertig ist. Diplospore und apospore EZ werden ziemlich häufig nebeneinander gefunden (Abbildung 10 *b*). Viele dieser « diplosporen » Initialen dürften aber aus somatisierten II. AZ entstanden sein; es würde dann reine Aposporie vorliegen. Die diplospore EZ der Abbildung 10 *b* ist aber wahrscheinlich aus einer zentralen AZ entstanden (das Archespor liegt etwas schief), während sich die apospore EZ aus einer hintern Chalazazelle entwickelt hat. Neben der diplosporen EZ liegt noch eine degenerierte lange II. AZ.

g) Rubus bregutiensis

Das Archespor von *R. bregutiensis* entwickelt sich sehr ähnlich wie bei *R. vestitus*. Im primären Archespor sind 4—6 Zellen vorhanden. Aus ihnen entstehen aber in der Regel nur 2—4 II. AZ. Die andern I. AZ strecken sich, bleiben aber « somatisch », d. h. sie geben keine Deckzellen ab (Abbildung 11 *a*). Nur in seltenen Fällen entwickeln sich alle I. zu II. AZ (Abbildung 11 *b*). An die gestreckten I. AZ schließen nach hinten oft weitere gestreckte, ± parallel angeordnete Zellen an, die subepidermalen, aber nicht archesporialen Ursprunges sind.

II. und I. AZ sind öfters auffallend kurz und breit, haben also die Form somatischer Zellen. Ziemlich häufig können sie sich dabei vakuolisieren, doch wächst ihr Kern nicht auffallend. Meistens werden auch Nuzellus- und Chalazazellen von diesen Veränderungen erfaßt (Abbildung 11 *c*). Hie und da kann auch vermehrte Teilung von AZ eintreten. Die ganze Samenanlage ist dann voll kleiner vakuolisierter Zellen, und die echten AZ sind kaum mehr zu erkennen (Tafel I, Figur 6). Diese Vorgänge müssen als Zeichen einer weitgehenden Somatisierung betrachtet werden.

Aus allen EMZ können nach meiotischen Teilungen Tetraden entstehen, allerdings weniger häufig als bei *R. vestitus*. Nur wenige Meiosestadien wurden beobachtet, fertige Tetraden dagegen etwas häufiger (Abbildung 11 *d, e)*. Reduzierte ES entstehen aus ihnen aber nur selten.

Die unreduzierten ES werden in gleicher Weise wie bei *R. vestitus* gebildet: aus II. AZ, I. AZ, Deckzellen, seitlichen und zentralen Chalazazellen sowie aus andern Nuzelluszellen. Die Umwandlung II. AZ erfolgt in der normalen Weise. Sicher sind es in vielen Fällen wirklich generative Zellen, welche sich zu Initialen entwickeln (Abbildung 11 *f*). Diplosporie (Abbildung 11 *g, h*) ist also häufiger als bei *R. vestitus*. Hie und da entstehen auch aus Deckzellen EZ. Da Deckzellen, allerdings sehr selten, auch zu EMZ werden können, darf man diese Entwicklung vielleicht noch

als Diplosporie bezeichnen. Aus somatisierten II. AZ und in somatisierten, vakuolisierten Archesporen können ebenfalls EZ entstehen (Abbildung 12 *b*). Es ist in solchen Fällen allerdings oft schwierig, zu entscheiden, ob vakuolisierte Zellen den Charakter von Initialen besitzen oder ob die Vakuolen bloß ein Zeichen starker Somatisierung darstellen. Hie und da kann aber aus dem Aussehen des Plasmas (dunklere Färbung) und der Größe des Kernes mit ziemlicher Sicherheit geschlossen werden, daß junge EZ vorliegen.

I. AZ und die nach hinten anschließenden gestreckten somatischen Zellen können ebenfalls oft zu EZ werden (Abbildung 11 *k, l*). Aus zentralen Chalazazellen entstehen viel weniger häufig Initialen (Abbildung 11 *i*) und noch seltener entwickeln sich vordere Nuzelluszellen zu EZ. Aposporie ist bei *R. bregutiensis* weniger häufig als Diplosporie, im Gegensatz zu *R. vestitus*. Ziemlich oft findet man EZ aus dem Archespor neben solchen, die aus somatischen Zellen entstanden sind (Abbildungen 11 *m*; 12 *a, c, d*). Manchmal befinden sich II. AZ, I. AZ sowie Chalazazellen zugleich in Umwandlung (Abbildung 12 *a*), auch können gleichzeitig EZ aus II. AZ, aus Deckzellen und Chalazazellen entstehen (Abbildung 12 *c*). Auch apospore EZ verschiedener Herkunft können neben diplosporen gebildet werden. So zeigt Abbildung 12 *d* zwei EZ aus AZ, darunter zwei EZ aus mittleren Chalazazellen und schließlich rechts noch eine EZ aus einer seitlichen Chalazazelle. Manche der « diplosporen » EZ neben aposporen dürften aus somatisierten II. AZ stammen, doch tritt sicher auch echte Diplosporie neben Aposporie auf (Abbildung 11 *m;* über der rechten, kleineren EZ ist noch ein ganz kleiner Rest einer Zelle [Deckzelle?] vorhanden, während die große, lange EZ sicher aus zentraler, generativer II. AZ entstanden ist). Oft ist die ganze Samenanlage voll durcheinanderwachsender EZ und ES, so daß deren Herkunft nicht mehr genau bestimmt werden kann.

4. Archespor- und Embryosackentwicklung sexueller Arten

Als einzige in unseren Gegenden vorkommende sexuelle Art der Sektion *Moriferi* wurde auch *R. tomentosus* embryologisch untersucht. Aus dem nicht scharf abgegrenzten primären Archespor entwickeln sich 4—6 II. AZ, welche alle ohne Teilung zu EMZ werden können. Gewöhnlich

---

Abbildung 11

Embryosackentwicklung von *R. bregutiensis*

a Archespor mit EMZ und einer II. AZ und ferner mit I. AZ; *b* Archespor mit 5 II. AZ; *c* somatisiertes Archespor (AZ vakuolisiert); *d* Tetrade; *e* reduzierte EZ; *f* Umwandlung einer zentralen II. AZ zur diplosporen Initiale; *g, h* diplospore EZ; *i* apospore EZ aus zentraler Chalazazelle, weitere Zellen in Umwandlung; *k* apospore EZ aus seitlicher Chalazazelle; *l* apospore EZ aus I. AZ; *m* diplospore EZ neben aposporen Initialen

a bis *h, k* bis *m* 750mal vergr.; *i* 600mal vergr.

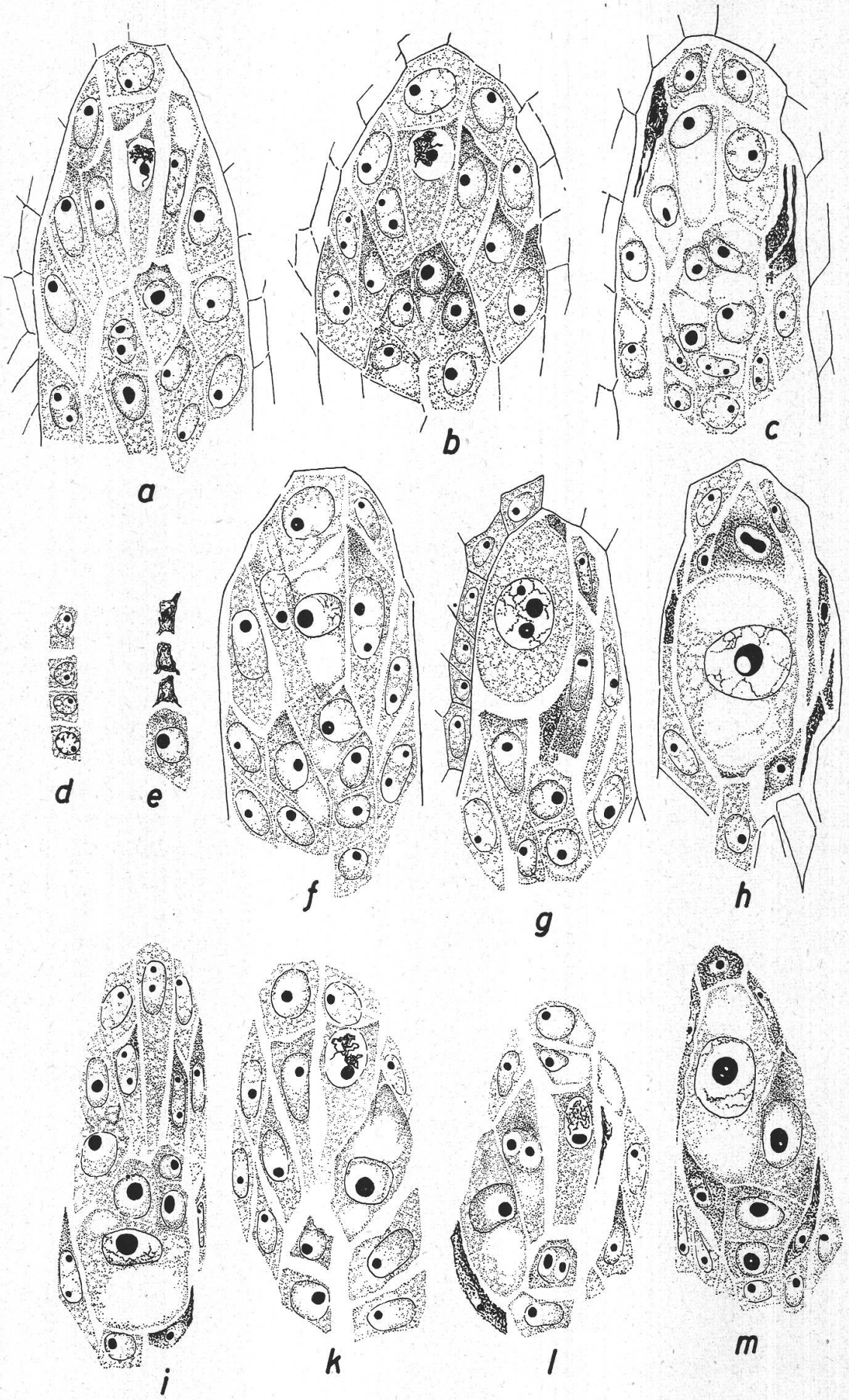


Abbildung 11

tritt eine zentrale Zelle zuerst in Meiose ein. Erst später werden auch die andern Zellen zu EMZ. In ältern Archesporen sind meist mehrere lange EMZ vorhanden (Abbildung 12 *e*; Tafel I, Figur 3). Teilung seitlicher II. AZ ist selten, doch besitzen die Tochterzellen noch deutlich generativen Charakter. Ziemlich oft werden auch Deckzellen zu EMZ (Abbildung 12 *f, i*). Die EMZ unterscheiden sich durch ihr helleres, weniger färbbares Plasma meist sehr gut von somatischen Zellen. Oft besitzen auch II. AZ im Ruhestadium das gleiche Aussehen. Seitliche II. AZ können jedoch hie und da auch das Aussehen somatischer Zellen annehmen (Tafel I, Figur 3: die den EMZ links und rechts benachbarten II. AZ). Somatisierungsvorgänge treten also auch bei sexuellen *Rubus*arten auf. (Ähnlich wurden sowohl bei der apomiktischen *Sorbus fennica* wie bei der sexuellen *Sorbus aucuparia* somatisierte AZ beobachtet; Liljefors, 1934).

Im Gegensatz zu den pseudogamen Arten befinden sich die EMZ häufiger in normalem Pachytän als in Synapsis. Wahrscheinlich sind die Kerne der EMZ der pseudogamen Arten irgendwie geschwächt und werden durch das Fixiermittel leichter verändert. Die Meiose verläuft normal. In der Diakinese (Abbildung 12 *g*) treten sieben Bivalente auf, welche in der Anaphase regelmäßig auf die Tochterkerne verteilt werden. In der Interkinese beobachtet man in jedem Kern sieben Chromosomen (Abbildung 12 *h*). Tetraden entstehen häufig und aus allen langen EMZ (Abbildung 12 *e, f*). Die unterste, chalazale Makrospore wird zur haploiden EZ, indem zuerst ihr Plasma dichter und dunkler wird, ihr Kern stark wächst und später Vakuolen entstehen (Abbildung 12 *i*). In normaler Weise entsteht aus ihr ein haploider ES. Hie und da kommen mehrere haploide ES oder Tetraden nebeneinander vor.

Selten wurden in der Chalaza einzelne auffallend dunkle Zellen gefunden, welche stark aposporen Initialen glichen. Apospore EZ entwickeln sich aber nicht aus diesen Zellen. Ähnlich können Tochterzellen von II. AZ vereinzelt das Aussehen (diplosporer) Initialen annehmen. Offenbar sind bei *R. tomentosus* schwache Tendenzen zu Diplosporie und Aposporie vorhanden, doch kommt es, soweit wir aus unserm großen Material schließen können, nie zur Bildung diploider ES.

Abbildung 12

a bis *d R. bregutiensis*

a Umwandlung von I. und II. AZ sowie von zentralen Chalazazellen; *b* EZ in vakuolisiertem Archespor; *c* EZ aus II. AZ und Deckzelle neben aposporen Initialen; *d* diplospore und apospore EZ verschiedener Herkunft

e bis *i* Embryosackentwicklung von *R. tomentosus*

e, f Archespor mit langen EMZ und Tetraden (in *f* auch EMZ aus Deckzelle); *g* Diakinese mit 7 Bivalenten; *h* Interkinese; *i* haploide EZ, darüber Deckzelle in Meiose

a bis *d* 750mal vergr.; *e, f, i* 900mal vergr.; *g, h* 1300mal vergr.

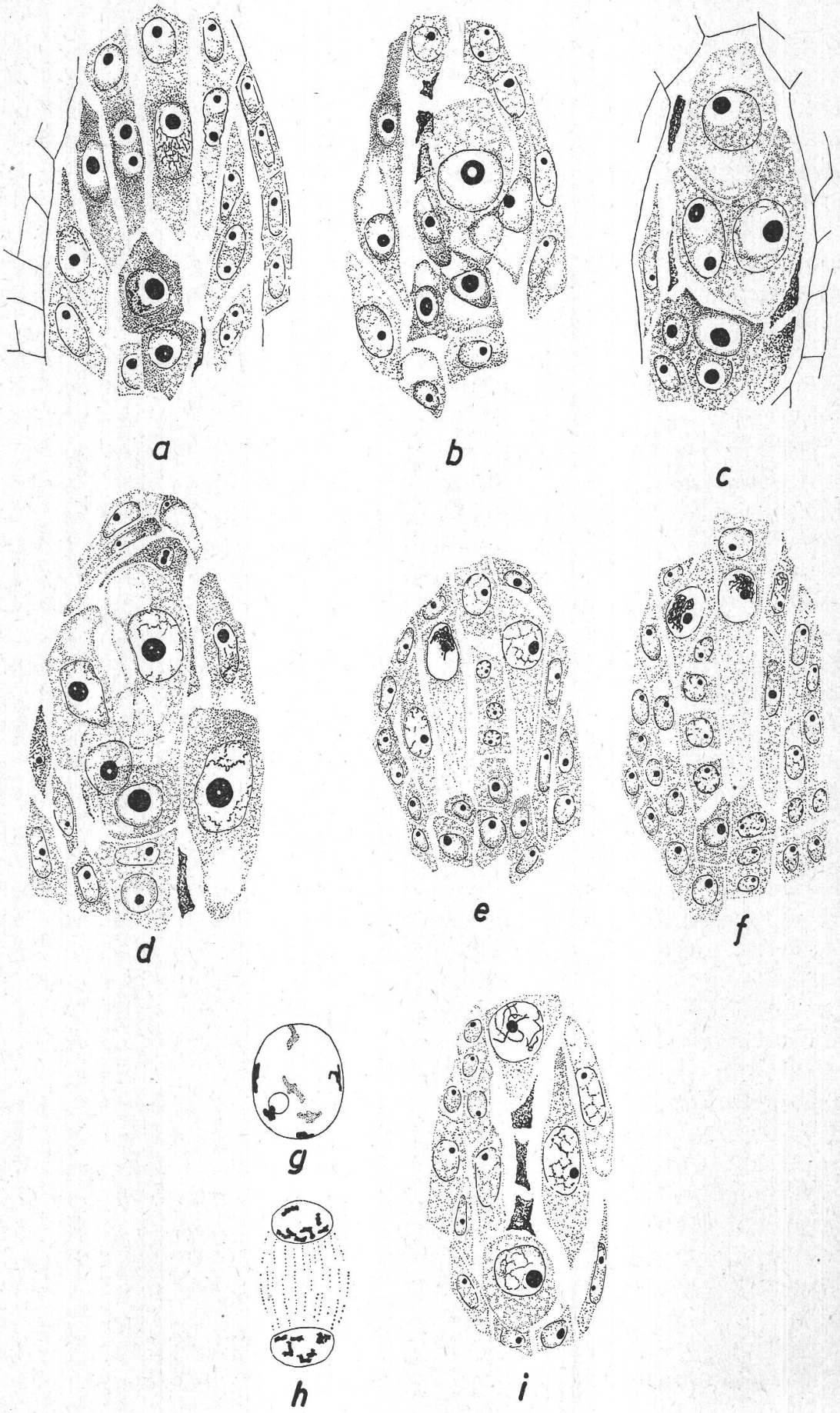


Abbildung 12

II. Besprechung der Ergebnisse

1. Die Entwicklung des Archespors

Die Entwicklung eines vielzelligen Archespors, wie es bei Rosaceen, manchen Polygonaceen und Urticaceen vorkommt, verläuft in mehreren Schritten und deshalb oft ziemlich unübersichtlich. Sie muß aber gerade bei apomiktischen Arten genau bekannt sein, damit entschieden werden kann, ob unreduzierte ES aus Archespor- oder aus somatischen Zellen entstehen. Im Zusammenhang mit der Untersuchung apomiktischer Formen wurden deshalb stets auch die Entwicklungsverhältnisse des Archespors diskutiert. In neuester Zeit geschah dies durch Fagerlind (1944) und Rutishauser (1948). Deren Ansichten gingen dabei teilweise erheblich auseinander. In diesem Abschnitt sollen die Verhältnisse bei *Rubus* kurz zusammengefaßt und mit andern Arten verglichen werden.

Ausgangspunkt für die Entwicklung des Archespors sind in allen Fällen subepidermale Zellen an der Spitze der Samenanlage. Dieses «primäre Archespor» ist aber bei allen untersuchten *Rubus*arten nach hinten nicht scharf abzugrenzen. Offenbar gilt dasselbe auch für *Potentilla;* denn nach Rutishauser (1948) besteht das primäre Archespor aus «mehreren Zellen, welche Übergänge zum seitlichen vegetativen Gewebe aufweisen». Die erste deutlich feststellbare Differenzierung ist jedenfalls die Abgabe einer Deckzelle, und man kann, in Übereinstimmung mit der Auffassung von Schnarf (1929) (Archesporzelle = durch Größe und Inhalt als Ausgangspunkt für die ES-Entwicklung gekennzeichnete Zelle), erst in diesem Zeitpunkt von eigentlichem Archespor sprechen.

Dieses (sekundäre) Archespor besteht bei *Rubus* ebenfalls immer aus mehreren Zellen. Die II. AZ können sich verschieden verhalten. Teilweise können sie eine weitere generative Differenzierung erfahren: sie werden «meiotisiert», d. h. werden zu EMZ. Bei allen Arten schlägt eine zentral gelegene AZ meistens diese Entwicklungsrichtung ein und eilt dabei den übrigen Zellen voraus. Überall können später auch laterale II. AZ zu EMZ werden. Im Archespor treten dann mehrere aus II. AZ entstandene, lange EMZ auf. Bei den meisten Arten, allerdings in verschiedener Häufigkeit, können sich die der zentralen EMZ benachbarten AZ zunächst mitotisch in gewöhnlich zwei Tochterzellen teilen (bei *R. vestitus* und *R. bregutiensis* nur je ein einzigesmal beobachtet, also dort Ausnahme!). Bei *R. caesius* werden diese Tochterzellen in der Regel zu EMZ. Dies ist auch bei den andern Arten möglich, tritt aber selten ein. Die äußersten II. AZ teilen sich nie und werden auch niemals zu EMZ, nehmen also offenbar ± somatischen Charakter an. Daß sich auch mittlere AZ somatisieren können, steht fest; doch ist diese Erscheinung seltener und bei manchen Arten vor allem dann festzustellen, wenn sich in der Chalaza apospore EZ entwickeln. Infolge der Somatisierung der seitlichsten Zellen ist die Abgrenzung des Archespors nach den Seiten hin nicht

immer scharf. Hingegen läßt sich die Grenze zwischen Derivaten der II. AZ und somatischen Zellen der Chalaza meist sehr deutlich erkennen. Sporenbildendes und somatisches Gewebe sind bei allen *Rubus*arten, wie auch bei den von Rutishauser untersuchten *Potentillen* (vgl. aber Håkansson, 1946) ziemlich deutlich voneinander geschieden. Es ist kein Grund vorhanden, alle Zellen innerhalb der Epidermis als potentielle Sporenmutterzellen zu betrachten, wie dies Fagerlind tut. EMZ entstehen immer nur aus II. AZ und niemals aus vegetativen Zellen.

Bei den *Vestiti* liegen die Verhältnisse insofern etwas anders, als dort anscheinend nicht alle primären zu sekundären AZ werden. Neben den echten II. AZ liegen häufig ebenfalls gestreckte Zellen, welche den AZ sehr ähnlich sehen, aber keine Deckzellen abgegeben haben. Trotzdem sich auch hier in frühen Stadien die I. AZ von den umliegenden somatischen Zellen nicht deutlich unterscheiden (ihre Zahl also nicht mit Bestimmtheit festgestellt werden kann), darf man doch annehmen, daß die langen Zellen ohne Deckzellen wenigstens z. T. somatisierte I. AZ darstellen. Bei den *Vestiti* ist auch die Tendenz zur Somatisierung des sekundären Archespors etwas stärker ausgeprägt, da die II. AZ öfters das Aussehen gewöhnlicher somatischer Zellen annehmen können (Vakuolen, Größe).

In manchen Zügen verläuft offenbar die Entwicklung des Archespors bei *Oxyria digyna* (Edman, 1929) sehr ähnlich wie bei *Rubus*, doch sind die Verhältnisse zu wenig eingehend untersucht, um einen klaren Vergleich mit *Rubus* ziehen zu können.

Das Archespor von *Alchemilla* und *Elatostema* (Urticacee) entwickelt sich teilweise ebenfalls sehr ähnlich wie in der Gattung *Rubus*. Das primäre Archespor von *Elatostema* und der verwandten Gattung *Procris* (Fagerlind, 1944) ist immer mehrzellig, geht aber am Rande allmählich in somatisches Gewebe über. Die Anzahl II. AZ variiert bei den verschiedenen Arten, ist aber immer kleiner als die Zahl I. AZ. Stets wird bloß eine einzige Zelle zur EMZ. Die übrigen II. AZ teilen sich mitotisch, und es entstehen Tochterzellen von ausgeprägt somatischem Charakter. Bei einzelnen Arten *(El. penninerve, El. insigne* u. a.) wachsen die I. AZ ± gleichförmig und teilen sich gleichartig, so daß sich die « II. AZ » von Nuzelluszellen kaum unterscheiden. Eine dieser somatisierten Zellen kann später zur EMZ werden. Die Grenzen zwischen somatischem und generativem Gewebe sind offenbar bei diesen Arten stark verwischt.

Im Gegensatz zu *Elatostema* können bei *Alchemilla* die Tochterzellen seitlicher II. AZ bei gewissen Arten manchmal noch zu EMZ werden. Sie besitzen dort noch einen gewissen generativen Charakter, verhalten sich also ähnlich wie die entsprechenden Zellen mancher *Rubus*arten *(R. suberectus, R. Mercieri)*. Mit Ausnahme der zentralen Zelle werden aber lange II. AZ nie direkt zu EMZ.

Bei *Potentilla* schließlich können lange II. AZ sowie Teilungsprodukte dieser Zellen zu EMZ werden. Da die Zahl II. AZ oft etwas größer ist als bei manchen *Rubi,* ist auch die Zahl der EMZ meist größer. Im Gegensatz zu *Rubus* und auch *Alchemilla* läuft eine zentrale Zelle in der Entwicklung den andern im allgemeinen nicht voraus (vgl. aber Abbildung 11 *a* [Rutishauser, 1948, S. 315], wo in einer jungen Samenanlage erst die zentrale II. AZ zur EMZ geworden ist). Nach den Abbildungen von Rutishauser in seiner letzten Arbeit kommen auch bei *Potentilla* gestreckte primäre AZ (lange AZ ohne Deckzellen) vor, welche aber zu EMZ werden können und offenbar sogar Tetraden ergeben (Rutishauser, 1948, Abbildung 30 *b,* S. 364). Unsere Ansicht, daß die langen Zellen ohne Deckzellen, wie sie im Archespor der *Vestiti* auftreten, mindestens teilweise als I. AZ zu betrachten sind, wird dadurch gestützt. Doch werden diese langen I. AZ bei *Rubus* niemals zu EMZ, da hier Deckzellenbildung als erster Schritt einer generativen Differenzierung dem Eintritt in die Meiose immer vorausgeht. Die Abgrenzung des Archespors von *Potentilla* gegen die Chalaza ist meist deutlich, vor allem bei aposporen Arten. Weniger deutlich ist oft die seitliche Grenze. Undifferenzierte Nuzelli wie bei *Elatostema* und seltener bei den *Vestiti* treten bei Potentilla nie auf.

Fagerlind (1944) stellt nun fest, daß bei Rosaceen, Polygonaceen und Urticaceen Reduktionsreihen existieren, ausgehend von Formen mit vielzelligem primärem und dementsprechend mehrzelligem sekundärem Archespor und vielen EMZ *(Potentilla),* zu solchen, wo das primäre allerdings noch aus mehreren, das sekundäre Archespor nur noch aus einer einzigen Zelle besteht *(Elatostema).* Die seitlichen Derivate der I. AZ werden dabei immer mehr somatisiert. In diese Reihen ordnet sich auch *Rubus* ein. Innerhalb der Gattung kann hier eine ähnliche Reduktion des sekundären Archespors beobachtet werden.

Den Ausgangspunkt bildet *R. caesius.* Soweit bestimmbar, werden alle primären zu sekundären AZ. Diese alle und ihre Tochterzellen, die häufig entstehen, sowie Deckzellen können zu EMZ werden. Deren Anzahl ist deshalb verhältnismäßig hoch. An *R. caesius* lassen sich Formen wie *R. suberectus* und *R. Mercieri* anreihen, wo die seitlichen II. AZ weniger oft direkt zu EMZ werden, sich aber häufig noch in zwei Tochterzellen teilen. Die Tochterzellen werden aber ebenfalls nur noch selten zu EMZ. Weitere Glieder bilden *R. thyrsoideus, R. bifrons* und *R. tomentosus.* Teilung von II. AZ ist selten, doch haben die Tochterzellen noch eine, z. T. sehr geringe, generative Tendenz. Bei *R. bifrons* nehmen die der zentralen EMZ benachbarten II. AZ zudem öfters etwas somatischen Charakter an. Die *Vestiti* schließen diese Reihe unserer Arten ab. Hier werden meist nicht mehr alle I. zu II. AZ. Tochterzellen seitlicher AZ werden nur äußerst selten gebildet, und sie werden nie zu EMZ. Das ganze Archespor kann somatisiert werden, so daß manchmal beinahe

undifferenzierte Nuzelli entstehen. Doch können noch ziemlich oft mehrere lange EMZ beobachtet werden.

Eine Zusammenfassung der verschiedenen Reduktionsmöglichkeiten, wie sie im Archespor von *Rubus* auftreten, gibt Abbildung 13.

An die *Vestiti* lassen sich Formen von *Elatostema* und *Procris* anschließen, wo nur noch eine einzige echte II. AZ aus dem vielzelligen

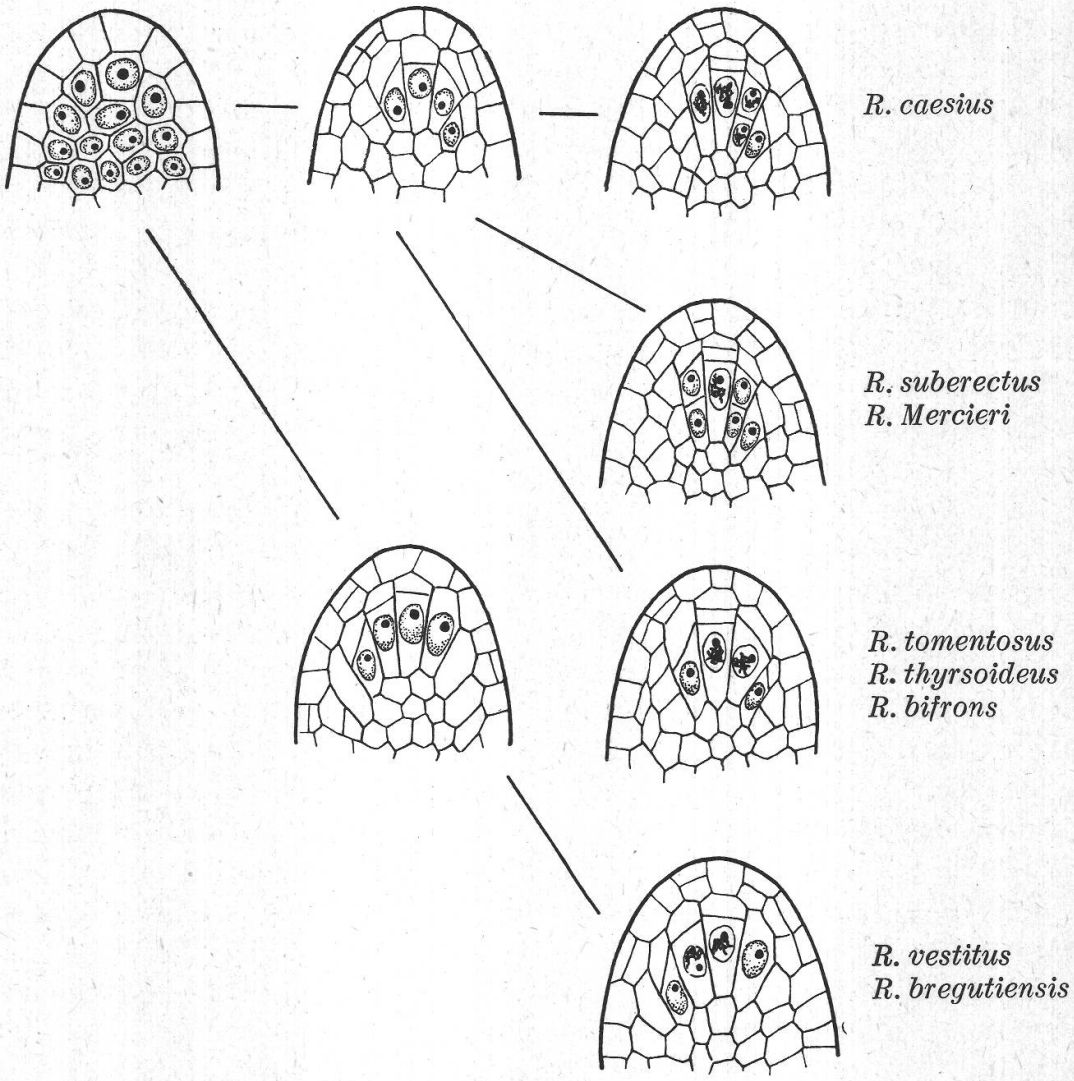


Abbildung 13
Archesporentwicklung bei *Rubus*

primären Archespor entsteht. Vielleicht tritt diese starke Rückbildung auch bei *Rubus* auf. Es würde sich so in der Gattung ziemlich deutlich die wohl auch in der Phylogenie (wahrscheinlich sogar mehrmals) aufgetretene Reduktion des weiblichen Archespors beobachten lassen. Diese Reihe führt vom vielzelligen Archespor von *Casuarina* zu den syndermalen Sympetalen. Hier ist noch eine einzige I. AZ vorhanden, welche ohne Deckzellenabgabe direkt zur EMZ wird.

2. Diplosporie und Aposporie

Die unreduzierten ES apomiktischer Arten können, wie schon mehrfach erwähnt, aus zwei verschiedenen Geweben hervorgehen: aus dem Archespor (Diplosporie) und aus somatischen Zellen des Nuzellus (Aposporie). Ziemlich leicht zu unterscheiden sind die beiden Typen bei tenuinuzellaten Formen (Kompositen) oder wenn bloß eine einzige II. AZ auftritt (Ranunculaceen). Bei crassinuzellaten Arten mit vielzelligem II. Archespor ist dagegen die Entscheidung, welcher Entwicklungstypus vorliegt, oft nicht leicht und mit einiger Sicherheit nur während der Bildung der ES-Initialen zu treffen. Später verwischen sich die Grenzen zwischen Archespor und Nuzellus derart, daß die Herkunft älterer Gametophyten nur selten genau bestimmt werden kann. Bei manchen Formen schließlich wird das Erkennen des Entstehungstypus dadurch noch erschwert, daß im Archespor auch somatisierte AZ auftreten, die sich in gewissen Fällen ebenfalls zu EZ entwickeln können *(Rubus, Potentilla, Elatostema).*

Bevor näher auf die Verhältnisse bei *Rubus* eingetreten wird, soll kurz über die Ergebnisse an Formen mit ähnlichem Archespor referiert werden.

Die EZ der apomiktischen *Elatostema-* und *Procrisarten* (Fagerlind, 1944) entstehen aus II. AZ *(El. eurhynchum = El. sessile),* aus somatischen Tochterzellen primärer AZ *(El. acuminatum)* und aus umliegenden Nuzelluszellen *(El. penninerve, Procris frutescens).* Fagerlind betrachtet die Entwicklung bei *El. eurhynchum* als typische Diplosporie, da sich eine echte II. AZ (diejenige Zelle, welche bei sexuellen Arten als einzige im Archespor noch zur EMZ werden kann) zur Initiale entwickelt. Die andern beiden Fälle werden als Aposporie aufgefaßt, da sowohl die Tochterzellen von I. AZ wie auch Nuzelluszellen niemals zu EMZ werden. — *Alchemilla* bildet « diploide » ES aus Tochterzellen seitlicher II. AZ. In der Untergattung *Eualchemilla* besitzen diese Tochterzellen rein vegetativen Charakter (Murbeck, 1901). Es liegt hier also Aposporie vor. Bei *Alchemilla vulgaris* ist hingegen eine gewisse generative Tendenz dieser Zellen vorhanden (Böös, 1924). Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Sorbus fennica* (Liljefors, 1934). — In der Gattung *Potentilla* schließlich tritt neben normaler Diplosporie *(P. verna)* Entwicklung somatischer Zellen auf, die unterhalb des Archespors in der Chalaza liegen (Aposporie). Die Aposporie von *Potentilla* ist also verschieden von der Aposporie von *Alchemilla* und *Elatostema acuminatum,* wo sich vegetativ gewordene Derivate des Archespors apospor entwickeln. Diplosporie und Aposporie treten bei *Potentilla* bei den meisten Arten nicht in ein und derselben Pflanze nebeneinander auf (über *P. verna 15,* die davon scheinbar eine Ausnahme macht, siehe S. 192).

Wie bei *Potentilla* kommt auch bei *Rubus* sowohl Diplosporie wie

Aposporie vor. Dies entspricht den Vermutungen von Rutishauser (1948). Bei der Kreuzung von *R. caesius* (pseudogam) mit *R. thyrsanthus* (partiell pseudogam) hatte Lidforss nämlich neben über 100 metromorphen Nachkommen auch einen sexuellen echten Bastard erhalten. Ein ähnliches Resultat ergab *Potentilla verna 3* (diplospor) × *P. canescens* (apospor), weshalb Rutishauser zur Annahme geführt wurde, daß sich auch *R. caesius* und *R. thyrsanthus* im Entwicklungstypus der ES unterscheiden, daß bei *Rubus* also beide Apomeiosetypen vorliegen könnten. Die Verhältnisse sind tatsächlich aber wesentlich komplizierter. Darauf deutet schon die Angabe von Gustafsson (1943) hin, daß alle F_1-Bastarde von Lidforss (auch die aus andern Kreuzungen erhaltenen) sexuell gewesen seien, während bei Artkreuzungen von Rutishauser nur zwischen Elternpflanzen mit verschiedenem Apomeiosetypus sexuelle Bastarde entstanden.

Im Falle von Diplosporie entwickeln sich EZ in der Regel aus zentralen oder seitlichen langen II. AZ. Das sind gerade diejenigen Zellen, welche ihren generativen Charakter am besten bewahrt haben, mit andern Worten, die am häufigsten noch in Meiose angetroffen werden können. Bei manchen Arten *(R. Mercieri, R. bifrons, R. vestitus, R. bregutiensis)* können allerdings auch somatisierte AZ zu EZ werden, doch ist diese Erscheinung, mit Ausnahme von *R. vestitus,* eher selten festzustellen. Apospore EZ entwickeln sich wie bei *Potentilla* meist aus zentralen Chalazazellen unterhalb des Archespors. Die Chalazazellen stellen auch bei *Rubus* gewöhnliche vegetative Zellen dar; die Aposporie in unserer Gattung ist also ebenso typisch wie die Aposporie von *Potentilla canescens, P. praecox, P. argentea* u. a. sowie von *Hieracium* (Rosenberg, 1908) und *Ranunculus* (Häfliger, 1943) u. a. Bei den *Vestiti* werden häufiger seitliche «Chalaza»-Zellen (ursprünglich subepidermal gelegen!) sowie seltener andere somatische Zellen zu EZ. Ferner vermögen sich bei ihnen somatisierte I. AZ zu EZ zu entwickeln. Diese Erscheinung wäre vielleicht als Übergang zwischen typischer Diplosporie und Aposporie zu betrachten; ich habe sie aber als Aposporie bezeichnet, da diese I. AZ sicher keinen generativen Charakter mehr besitzen.

Merkwürdigerweise sind bei allen untersuchten pseudogamen Arten (mit Ausnahme von *R. caesius*) sowohl generative wie auch somatische Zellen zur Entwicklung von ES befähigt. Bei allen Arten treten somit Diplosporie und Aposporie nebeneinander auf. Ähnliche Ergebnisse sind nur von wenigen andern Formen bekannt. Einwandfrei festgestellt wurde die Entwicklung von aposporen neben diplosporen ES bei einer Rasse von *Parthenium* (Esau, 1946). Chiarugi (1926) und Chiarugi und Francini (1930) geben an, daß bei *Artemisia nitida* und *Ochna serrulata* ebenfalls verschiedene Entwicklungstypen vorkommen. Nach Chiarugi bildet *Artemisia nitida* reduzierte ES und ferner unreduzierte ES nach dem «*Alchemilla*-Schema», nach dem *Taraxacum-*

und *Antennaria*typus und schließlich durch echte Aposporie, wobei aber alle ES funktionsunfähig sind (*Artemisia nitida* pflanzt sich ausschließlich vegetativ durch Ausläufer fort). Bei *Ochna* sollen neben reduzierten ES diplospor und apospor gebildete unreduzierte ES und schließlich noch Nuzellarembryonen auftreten. Eine Nachuntersuchung im Lichte der heutigen Ansichten muß erst zeigen, wie weit diese ältern Ergebnisse zutreffen. Schließlich entwickeln sich bei *Potentilla verna 15* neben Chalazazellen auch seitliche AZ zu EZ. Da diese seitlichen AZ aber ± somatischen Charakter besitzen, betrachtet Rutishauser (1948) diese Rasse als rein apospor.

Rubus bietet aber ganz eigenartige Verhältnisse. In derselben Blüte, sogar in derselben Samenanlage, können echt diplospore neben aposporen EZ gebildet werden. Wenn Aposporie auftritt, nehmen bei manchen Arten die AZ allerdings oft somatischen Charakter an, und man kann beobachten, daß sich wie bei *P. verna 15* auch solche somatisierte AZ zu EZ entwickeln können. In der Regel entstehen aber die diplosporen EZ auch neben aposporen Initialen aus echt generativen Zellen. Eine Ausnahme macht wieder *R. vestitus,* wo in Fällen gleichzeitiger «Diplosporie» und Aposporie sich die «diplosporen» EZ oft aus somatisierten AZ entwickeln. Die einzige rein diplospore Art (abgesehen von zwei zweifelhaften Fällen aposporer Entwicklung) ist *R. caesius,* während rein apospore Arten nicht gefunden wurden. Bei den übrigen Arten treten die beiden Entwicklungstypen in ganz verschiedenen Zahlenverhältnissen auf (vgl. Tabelle 2). Möglicherweise besteht darin ein Zusammenhang mit der Reduktion des sekundären Archespors.

Tabelle 2
Häufigkeit von Diplosporie und Aposporie

	Diplosporie	Aposporie
R. caesius	100 %	—
R. suberectus	90 %	10 %
R. Mercieri	58 %	42 %
R. thyrsoideus	46 %	54 %
R. bifrons	58 %	42 %
R. vestitus	38 %	62 %
R. bregutiensis	60 %	40 %

R. caesius, dessen Archespor am meisten EMZ enthält, ist rein diplospor!

Daß bei den meisten Arten sowohl aus generativen wie aus somatischen Zellen ES entstehen, ist in verschiedener Hinsicht bemerkenswert. Da bei apomiktischen Arten die verschiedensten Zellen, wie zentrale und seitliche II. AZ, I. AZ, Derivate von I. und II. AZ, somatisierte AZ, rein somatische Zellen (Epidermis- u. Nuzelluszellen), zu EZ werden können, glaubt Fagerlind, daß, wenn die Fähigkeit zur Apomeiose vorliegt, es «vollkommen gleichgültig ist, welcher Natur die Initialzelle ist», daß

also kein fundamentaler Unterschied zwischen Diplosporie und Aposporie besteht. Er nimmt an, daß auch eine echte II. AZ, welche sich diplospor entwickelt, ihren generativen Charakter verloren hat und als «somatische» Zelle zu betrachten ist. Auch wenn Diplosporie vorliegt, soll demnach die Fähigkeit zur Umwandlung einer somatischen Zelle vorhanden sein. Die Ergebnisse bei *Rubus* scheinen diese Ansichten zunächst zu stützen, da bei ein und derselben Pflanze verschiedene Zellen zur ES-Entwicklung befähigt sind. Trotzdem kann ich der Meinung von Fagerlind nicht beipflichten. Zwischen einer somatischen (Chalaza-) Zelle und einer generativen (Archespor-)Zelle, also einer Zelle, welche sich auch in meiotischer Richtung entwickeln kann, muß doch sicher ein tiefgreifender physiologischer Unterschied bestehen. EMZ entstehen ja ausschließlich aus II. AZ (bei *R. caesius* auch aus Tochterzellen und Deckzellen; bei andern Arten ist dies sehr selten), jedenfalls niemals aus Chalazazellen. Die Veränderungen, welche Zellen erfahren, wenn sie in EZ umgewandelt werden (Dunklerwerden des Plasmas, Kernwachstum, Vakuolisierung), sind allerdings dieselben, ob nun eine generative oder eine somatische Zelle zur EZ wird. Sie verlaufen aber in analoger Weise bei der Keimung einer Makrospore. Man wird sie deshalb auch im Fall von Apomeiose als Keimungsvorgänge von «Sporen» betrachten dürfen. Diese Gleichartigkeit des Entwicklungsablaufes in generativen oder somatischen Zellen bedeutet nun noch nicht, daß Diplosporie und Aposporie im wesentlichen dieselbe Erscheinung darstellen, sondern zeigt nur, daß auch somatische Zellen in «Sporen» umgewandelt werden können. Es müssen zwei voneinander verschiedene «Tendenzen» oder «Faktoren» angenommen werden, von denen der eine generative Zellen zu direkter Entwicklung zur Spore (ohne oder unter abgewandelter Meiose: semiheterotypische Teilung, pseudohomöotypische Teilung) anzuregen vermag, der andere somatische Zellen zur Umwandlung in eine «Spore» veranlaßt. Würde es sich auch bei Diplosporie um Entwicklung einer «somatischen» Zelle handeln (wie dies Fagerlind annimmt), würde also kein Unterschied zwischen Diplosporie und Aposporie bestehen, so müßten bei *Rubus*arten, wo ± somatisierte AZ oder Derivate von AZ häufiger vorkommen, auch aus solchen somatisierten Zellen öfters EZ entstehen. Dies tritt tatsächlich aber selten ein (nur bei *R. vestitus* etwas häufiger). Ebenso entstehen EZ aus Tochterzellen von II. AZ nur bei *R. caesius* häufig; bei den andern Arten, wo der generative Charakter dieser Zellen schwächer ist, sie meist «somatisch» werden, statt in Meiose einzutreten, entwickeln sich diese Tochterzellen selten zu EZ. Die Fälle von Entwicklung von Initialen aus somatisierten AZ sprechen kaum gegen unsere Ansicht und können gut in folgender Weise erklärt werden. Die meisten Arten sind auch apospor, und es ist dann nicht verwunderlich, daß derselbe «Faktor», welcher bedingt, daß somatische Chalazazellen in «Sporen» umgewandelt werden, ausnahmsweise auch AZ soma-

tischen Charakters zu beeinflussen vermag. Dementsprechend wurde beim rein diplosporen *R. caesius* niemals Entwicklung von EZ aus somatisierten AZ beobachtet.

Man kann annehmen, daß bei *Rubus* eine generative AZ neben reduzierten ES auch unreduzierte ES durch Diplosporie bilden kann. Verliert sie ihren generativen Charakter (wird sie somatisiert), so unterliegt sie auch dem Einfluß des Faktors «D» (Diplosporie) nicht mehr. Entsteht dann aus ihr noch eine EZ, so geschieht dies durch Einwirkung des Faktors «A» (Aposporie). Dieser Faktor vermag normalerweise somatische Chalazazellen zu beeinflussen, kann aber hie und da auch auf somatisch gewordene AZ einwirken. Die Entwicklung von EZ aus somatisierten AZ ist dann folgerichtig als Aposporie und nicht als Diplosporie zu bezeichnen, obschon der entstehende ES aus dem Archespor stammt. In der Umschreibung der beiden Begriffe wird dann weniger Wert auf den Ursprungsort der Initiale als auf deren (generativen oder somatischen) Charakter gelegt. Es ist klar, daß die hier geäußerten Ansichten über Beeinflussung von Archespor- und Chalazazellen bei *Rubus* durch irgendwelche Faktoren («D», bzw. «A») vorläufig vollkommen hypothetisch sind und daß sehr wohl auch andere Möglichkeiten in Betracht gezogen werden könnten. Die Existenz solcher Faktoren bei *Rubus* wird aber durch die Kreuzungsergebnisse von Rutishauser an *Potentilla* recht nahe gelegt. Rutishauser gelang es, zu zeigen, daß in seiner Gattung Diplosporie und Aposporie höchstwahrscheinlich durch je einen bestimmten genetischen Faktor bedingt werden, die beide rezessiv sind. Die Ansicht, daß zwischen den beiden Apomeiosetypen eine grundsätzliche Verschiedenheit besteht, erhält dadurch eine starke Stütze.

Nach umfangreichen Kreuzungsversuchen konnte Rutishauser ein Vererbungsschema für die Genetik der Apomeiose bei *Potentilla* aufstellen. Für die erwähnte Kreuzung von *P. verna 3* (Pollenpflanze, diplospor) × *P. canescens* (Samenpflanze, apospor) lautet es folgendermaßen (Rutishauser, 1947):

verna 3		*canescens*
SSgg		*ssGG*
	F_1: *SsGg*	

g ist dabei der Faktor für Diplosporie, *s* für Aposporie. Da der F_1-Bastard weder diplospor noch apospor (sondern sexuell) ist, muß er die dominanten Gene zu *s* und *g* besitzen. Diese müssen deshalb schon in den Elternformen angenommen werden: Dihybridschema.

Trotz der nahen Verwandtschaft von *Rubus* mit *Potentilla* und der teilweise sehr starken embryologischen Ähnlichkeit der beiden Gattungen kann in unserm Genus die Vererbung der Apomeiose (sofern eine solche überhaupt vorkommt) kaum in dieser Weise vor sich gehen. Das oder die Gene für Apomixis sind zwar wahrscheinlich auch bei *Rubus* rezessiv, wie aus den Versuchen von Lidforss hervorgeht. Doch müssen die

meisten unserer Arten Faktoren für Diplosporie und Aposporie enthalten, im Gegensatz zu den von Rutishauser untersuchten *Potentillen*. In obigem Schema wäre aber einzig die Kombination *ssgg* als diplospor und apospor zu erwarten. Es ist aber unwahrscheinlich, daß sich alle unsere Arten ausgerechnet doppelt rezessiv verhalten. Daß beide Entwicklungstypen durch denselben Faktor bedingt werden, trifft wohl kaum zu, da sie sich, wie oben gezeigt wurde, wahrscheinlich prinzipiell unterscheiden. Das verschiedene Zahlenverhältnis, in dem die beiden Entwicklungstypen bei den einzelnen Arten auftreten, könnte auf gewisse quantitativ abgestufte Wirkungen von Genen hindeuten. Systematisch angestellte Kreuzungsversuche, verbunden mit embryologischer Untersuchung der Nachkommen, müssen diese Verhältnisse aufklären.

3. Pseudogamie bei Rubus

Die Arbeiten von Lidforss haben gezeigt, daß die meisten *Moriferi* partiell apomiktisch sind, daß also neben unreduzierten Eizellen auch reduzierte vorkommen müssen. Unsere Untersuchungen bestätigen im ganzen dieses Ergebnis. Alle unsere Arten entwickeln noch reduzierte ES, allerdings in ganz verschiedener Häufigkeit. Merkwürdigerweise konnte bei *R. caesius* die Entwicklung «haploider» ES am häufigsten festgestellt werden, obschon gerade diese Art nach den Versuchen von Lidforss total pseudogam sein soll. Ziemlich oft müssen reduzierte ES auch bei *R. vestitus* auftreten. Dieses Resultat steht ebenfalls nicht ganz im Einklang mit den Versuchsergebnissen von Lidforss, welcher mit *R. vestitus* als Samenpflanze nur metromorphe Nachkommen erhalten hatte (allerdings bloß 5). *R. suberectus* und *R. bifrons* sowie auch *R. bregutiensis* sind, soweit dies auf embryologischem Weg festgestellt werden kann, in hohem Grad apomiktisch. Bei den triploiden Arten *(R. thyrsoideus* und *R. Mercieri)* ist die Bildung reduzierter ES etwas häufiger.

Die Arten der Sektion *Moriferi* verhalten sich ähnlich wie einige andere Apomikten: *Hieracium excellens* (Rosenberg, 1908, Ostenfeld, 1910), *Hypericum perforatum* (Noack, 1939), *Poa pratensis* (Åkerberg, 1941) und Rassen von *Potentilla Tabernaemontani* und *P. argentea* (Müntzing, 1941 und 1945). Alle diese Arten sind partiell apomiktisch, entwickeln also auch reduzierte ES. Rutishauser (1943) gelang es, nachzuweisen, daß auch bei den von ihm untersuchten *Potentillen* partielle Apomixis (hier partielle Pseudogamie) auftritt, allerdings in einer andern Weise. Manche seiner Arten *(P. verna* und *P. argentea)* liefern neben metromorphen Nachkommen auch sog. BIII-Bastarde, die aus befruchteten, unreduzierten Eizellen entstanden sind. Die «diploiden» Eizellen dieser Arten sind offenbar befruchtungsfähig, aber nicht befruchtungsbedürftig. (Dieselbe Erscheinung wurde übrigens auch bei *Hypericum perforatum* beobachtet.)

Reduzierte ES treten bei den *Potentillen* von Rutishauser bei den apomiktischen Arten aber nur sehr selten auf. Aller Wahrscheinlichkeit nach kommt dieser Typus partieller Apomixis auch in der Gattung *Rubus* vor. Bastarde zwischen *R. caesius* ($2_n = 28$) und *R. idaeus* ($2_n = 14$), welche von Rozanova erhalten wurden (Chromosomenzahl der Bastarde $2_n = 21$), lieferten Nachkommen mit $2_n = 42$ Chromosomen, und in den Rückkreuzungen mit den Eltern entstanden tetraploide (21 + 7) und pentaploide (21 + 14) Pflanzen. Offenbar wurden bei diesen Bastarden unreduzierte Eizellen befruchtet. Wenn auch die apomiktischen Arten noch befruchtungsfähige, unreduzierte Eizellen besitzen, so wären in Kreuzungsversuchen neben metromorphen Nachkommen echte und B_{III}-Bastarde zu erwarten. Da die meisten *Moriferi* tetraploid sind und die Pollenkörner stets reduziert werden, müßten in der Natur hexaploide Pflanzen vorkommen. Arten mit $2_n = 42$ Chromosomen wurden tatsächlich unter den *Corylifolii* festgestellt (Gustafsson, 1943). Wie erwähnt, werden die *Corylifolii* als Kreuzungsprodukte von *R. caesius* mit andern *Moriferi* betrachtet. Es ist deshalb gut möglich, daß bei *R. caesius* befruchtungsfähige, unreduzierte Eizellen vorkommen. Unter den echten *Moriferi* wurde allerdings noch keine hexaploide Form (mit Ausnahme einer Mutante von *R. Borreri*, Crane und Thomas, 1940) beobachtet. Es ist deshalb nicht sicher, ob auch bei ihnen solche Eizellen auftreten. Wäre dies der Fall, so könnte darin, wie Rutishauser (1948) gezeigt hat, ein Grund für die enorme Polymorphie der Gattung liegen. Solche B_{III}-Bastarde könnten wie bei *Potentilla* wieder apomiktisch sein und sich konstant fortpflanzen. Auf diese Weise wäre die Entstehung neuer konstanter Rassen oder Arten möglich. Genaueren Aufschluß auch über diese Verhältnisse können nur Kreuzungsversuche geben.

Zusammenfassung

1. Die Chromosomenzahlen von acht *Rubus*arten der Sektion *Moriferi* wurden bestimmt. Die meisten Arten *(R. caesius, R. suberectus, R. bifrons, R. vestitus* und *R. bregutiensis)* sind tetraploid ($2_n = 28$); *R. Mercieri* und *R. thyrsoideus* besitzen $2_n = 21$ und *R. tomentosus* $2_n = 14$ Chromosomen.
2. Das primäre Archespor besteht bei diesen Arten aus mehreren Zellen, ist aber nicht scharf abgegrenzt. Das sekundäre Archespor ist mehrzellig. Seitliche sekundäre Archesporzellen können sich bei manchen Arten in Tochterzellen teilen, welche in gewissen Fällen *(R. caesius)* zu EMZ werden. Bei den *Vestiti* kommen auch gestreckte primäre Archesporzellen im Archespor vor. Die Anzahl EMZ ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Überall treten in wechselnder Häufigkeit auch somatisierte Archesporzellen auf.
3. Alle Arten bilden neben unreduzierten auch reduzierte Embryosäcke, entsprechend den von Lidforss experimentell erhaltenen

Ergebnissen. Auch *R. caesius* entwickelt häufig reduzierte Embryosäcke, im Gegensatz zu den Versuchen von Lidforss, wo *R. caesius* nur metromorphe Nachkommen lieferte. Die Meiose ist bei den partiell pseudogamen Arten gestört, mit Ausnahme von *R. caesius,* wo die Paarung vollkommen ist.

4. Das Archespor des sexuellen *R. tomentosus* entsteht in der gleichen Weise wie bei den partiell apomiktischen Arten. Die Meiose verläuft normal, und Tetraden entstehen häufig.
5. Bei allen pseudogamen Arten, ausgenommen *R. caesius,* entstehen die unreduzierten Embryosackzellen sowohl aus generativen Archespor- wie auch aus somatischen Zellen. Die meisten Arten sind vorwiegend diplospor; bei *R. thyrsoideus* und *R. vestitus* ist hingegen Aposporie häufiger. Im zweiten Teil der Arbeit wurde auf dieses merkwürdige Verhalten der *Rubus*arten noch besonders hingewiesen.
6. Es wurde gezeigt, daß innerhalb der Gattung *Rubus* Reduktionserscheinungen im sekundären Archespor zu beobachten sind, indem die Anzahl sekundärer Archesporzellen abnimmt und bei den Endgliedern (den *Vestiti*) auch keine Tochterzellen aus seitlichen sekundären Archesporzellen mehr entstehen.
7. Die Ansicht von Fagerlind, daß zwischen Diplosporie und Aposporie kein grundsätzlicher Unterschied bestehen soll, wird diskutiert. Die Ergebnisse bei *Rubus* sprechen aber eher dafür, daß ein solcher Unterschied zwischen den beiden Entwicklungstypen besteht.
8. Wahrscheinlich kommen bei *Rubus* auch unreduzierte befruchtungsfähige Eizellen vor. In Kreuzungsversuchen wären dann neben metromorphen Nachkommen und normalen Bastarden auch B_{III}-Bastarde zu erwarten.

Literaturverzeichnis

Åkerberg, E., 1942. Cytogenetic studies in *Poa pratensis* and its hybrids with *Poa alpina*. Hereditas **28**, 1.

Böös, G., 1924. Neue embryologische Studien über *Alchemilla arvensis*. Bot. Not. 145.

Chiarugi, A., 1926. Aposporia e Apogamia in *Artemisia nitida*. Nuovo Giorn. Bot. ital. **33**, 501.

— e Francini, E., 1930. Apomissia in *Ochna serrulata*. Nuovo Giorn. Bot. ital. **37**, 1.

Crane, M. B., and Thomas, P. T., 1940. Reproductive versatility in *Rubus* I, II. J. Genet. V. **40**, 109.

Darrow, G. M., and Waldo, G. F., 1933. Pseudogamy in Blackberry crosses. J. Hered. **22**.

Edman, G., 1929. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Oxyria*. Acta Hort. Berg. Bd. **9**, Nr. 7, 165.

— 1931. Apomeiosis und Apomixis bei *Atraphaxis frutescens*. Acta Hort. Berg. Bd. **11**, Nr. 2, 13.

Esau, K., 1946. Morphology of reproduction in Guayule and certain other species of Parthenium. Hilgardia **17**, 61.

Fagerlind, F., 1944. Die Samenbildung und die Zytologie bei agamospermischen und sexuellen Arten von Elatostema usw. K. Sv. Vet. Ak. Handl. 3. ser. **21**, Nr. 4.
Gustafsson, Å., 1930. Kastrierungen und Pseudogamie bei *Rubus*. Bot. Not. 477.
— 1933. Zur Entstehung des *Rubus Bellardii*. Bot. Not. 243.
— 1939*a*. The interrelation of Meiosis and Mitosis. I. The mechanism of agamospermy. Hereditas **25**, 289.
— 1939*b*. Differential polyploidy within the Blackberries. Hereditas **25**, 33.
— 1942. The origin and properties of the European Blackberry Flora. Hered. **28**.
— 1943. The Genesis of the European Blackberry Flora. Lunds Univ. Aarskrift N. F. **39**.
— 1946. Apomixis in the higher Plants I. Lunds Univ. Aarskrift N. F. **42**.
Häfliger, E., 1943. Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln der Auricomus-Gruppe. Ber. Schw. Bot. Ges. **53**, 317.
Håkansson, A., 1946. Untersuchungen über die Embryologie einiger Potentilla-Formen. Lunds Univ. Aarskrift N. F. **42**.
Johansen, D., 1939. Plant microtechnique. New York and London.
Keller, R., 1919. Übersicht über die schweizerischen Rubi. Winterthur.
Lidforss, B., 1914. Résumé seiner Arbeiten über *Rubus*. Ztschr. ind. Abst. u. Vererb.lehre **12**, 1.
Liljefors, A., 1934. Über normale und apospore Embryosackentwicklung in der Gattung *Sorbus*. Sv. Bot. Tidskr. **28**, 290.
Longley, A. E., 1924. Cytological studies in the genus *Rubus*. Am. Journ. Bot. **11**.
Müntzing, A. and G., 1941. Some new results concerning Apomixis, Sexuality and Polymorphism in *Potentilla*. Bot. Not. 237.
— 1945. The mode of reproduction of hybrids between sexual and apomictic *Potentilla argentea*. Bot. Not. 49.
Murbeck, Sv., 1901. Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Aarskrift **36**.
Noack, K. L., 1939. Über Hypericumkreuzungen. VI. Fortpflanzungsverhältnisse und Bastarde von *Hypericum perforatum*. Ztschr. ind. Abst. u. Vererb.lehre **76**, 569.
Ostenfeld, C. H., 1910. Further studies on the apogamy and hybridisation of the *Hieracia*. Ztschr. ind. Abst. u. Vererb.lehre **3**, 241.
Péchoutre, F., 1902. Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann. sci. nat. 8. Sér. Bot. **16**, 1.
Renner, O., 1916. Zur Terminologie des Generationswechsels. Biol. Zbl. **36**, 337.
Rosenberg, O., 1908. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. Bot. Tidskr. **28**, 143.
Rozanova, M. A., 1934. Origin of new forms in the genus *Rubus*. Bot. Journ. USSR **19** (zit. nach Gustafsson, 1943).
Rutishauser, A., 1943. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Bastardbildung apomiktischer Potentillen. Ber. Schw. Bot. Ges. **53**, 5.
— 1947. Untersuchungen über die Genetik der Aposporie bei pseudogamen Potentillen. Experientia **III**, 204.
— 1948. Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung *Potentilla*. Arch. Jul.-Klaus-Stiftung **XXIII**, 268.
Schnarf, K., 1929. Embryologie der Angiospermen in: Hdb. der Pflanzenanatomie, hrsg. von Linsbauer, Bd. X, Berlin.
— 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin.
Strasburger, E., 1905. Die Apogamie der Eualchemillen usw. Jahrb. f. wiss. Bot. **42**, 88.
Vaarama, A., 1939. Cytological studies on some Finnish species and hybrids of the genus *Rubus* L. Journ. Sci. agr. Soc. Finland **11**.