

# Chromosomenstudien bei den Fagales

VON GERHARD WETZEL, Kiel

Mit 49 Figuren auf 1 Tafel und 3 Tabellen

## I. Einleitung

Die ersten Angaben über Chromosomenverhältnisse bei den *Fagales* stammen aus dem Jahre 1912. COSENS schreibt in seiner Arbeit: A contribution to the morphology and biology of Insect galls: „Cell division in the Cynipid galls was not found to present any unusual phenomena. In the cambial layer of *Dryophanta palustris* O. S. in which mitosis was taking place the chromosomes were found to be eight in number. They are slightly curved and show a decided tendency to group in pairs when moving out from the equatorial plate. The root tips of the host *Quercus coccinea* Muench were found to give the same chromatic count and the chromosomes present the same feature of moving out to the poles of the spindle in groups of two.“

Dazu bemerkt TISCHLER in seiner Allgemeinen Pflanzenkaryologie 1921/22: „... Die daraus zu berechnende haploide Zahl von 4 möchte ich vorläufig noch nicht in unsere Liste aufnehmen, bis sie anderweitig verifiziert ist.“ Später haben dann die dänischen Forscher HELM und JØRGENSEN (1925) die Birken des Magle-Moores auf Seeland cytologisch untersucht und bei *Betula verrucosa* 14 Chromosomen, bei *Betula pubescens* 28 Chromosomen haploid festgestellt; ferner hat nach Angaben genannter Autoren der „primäre Bastard“ *Betula verrucosa* × *pubescens* 21 haploide Chromosomen.

Meine Aufgabe war also, in möglichst allen Gattungen der *Fagales* Chromosomenbestimmungen zu machen und auf Grund der gewonnenen Cytologie eventuelle Beiträge zur Systematik bzw. Phylogenie zu geben. Außerdem stellte sich mir im Laufe meiner Untersuchungen ein neues Problem entgegen. Es zeigte sich nämlich, daß bestimmte Gruppen der *Fagales* eine feste Gesetzmäßigkeit im zeitlichen Auftreten der Reduktionsteilung aufwiesen. Diese zu deuten und einige Erklärungen für diese Rhythmik zu geben, wird den letzten Teil der Arbeit einnehmen.

## II. Material und Methode

Das Material entstammt zum größten Teil dem Arboretum des Botanischen Gartens zu Berlin-Dahlem und dem Kieler Botanischen Garten.

Schwierigkeiten bereitete nur die Materialbeschaffung von *Fagus silvatica*. 1926 war in der Mark ein Vollmastjahr der Buchen; erfahrungsgemäß ist dann, zum mindesten in dem darauffolgenden Jahre, die Blütenbildung stark eingeschränkt; außerdem sind nur immer einzelne Zweige oder Zweigsysteme 50—70-jähriger Bäume mit Blüten besetzt, so daß ein Feststellen der Blüten recht schwierig ist.

Fixiert wurden jedesmal drei Größen von Kätzchen, nachdem die Hüllblätter der Knospen wegpräpariert waren.

Die Fixierungsdaten wurden stets mit der Tageszeit vermerkt, um den Ablauf der Reduktionsteilung möglichst genau zu verfolgen. Der Zettel mit den Vermerken wanderte mit dem Material durch Alkohol, Benzol und Paraffin mit, um eine Verwechslung auszuschalten.

Als Fixierungsmittel wurden verwendet:

CARNOY: Abs. Alkohol, Eisessig, Chloroform (3 : 1 : 1).

BOUIN: 75 ccm Pikrinsäure konzentriert wäss. Lösung,

28 ccm Formalin (ca. 40% Handelsware),

5 ccm Eisessig,

1,5 g Chromsäure.

Die besten Erfahrungen machte ich mit CARNOY; auch das BOUINSche Fixiergemisch gab deutliche und klare Chromosomenbilder; besonders das Plasma war durch dieses Gemisch klar und hell. Wurzelspitzen fixierte ich mit stark verdünntem CARNOY-Gemisch; etwa 1 Stunde stellte ich sie auf den Thermostaten und überführte sie dann weiter über Alkohol — Benzol in Paraffin. Die Schnitte wurden ca. 10  $\mu$  dick angefertigt; zur Färbung diente HAIDENHAINS Eisen-Hämatoxylinverfahren.

Die nach meinen Präparaten gezeichneten Abbildungen von P. M. Z. und somatischen Zellen sind alle bei einer Vergrößerung von ca. 2400 mal mit dem ABBESchen Zeichenapparat (Öl-Immers. 1/12, Okular 5, Tubusl. 17) auf der Höhe des Arbeitstisches ausgeführt. Bei der Reproduktion sind die Figuren 1, 7—31, 35—44, 46—49 auf etwa 1600  $\times$  verkleinert. Die Zeichnung der Tapetenzellen erfolgte mit Ob. 7 Ok. 5 Tub. 0 auf der Höhe des

Arbeitstisches. Vergrößerung ca. 1100 mal, bei der Reproduktion auf ca.  $360 \times$  verkleinert (Fig. 2—6, 32—34, 45).

### III. Ergebnisse der cytologischen Untersuchungen

Die Reihenfolge der untersuchten *Fagales* richtet sich nach der Einteilung im Syllabus von ENGLER und GILG (1924).

#### *Carpinus*

Ausgangs März 1927 stellte ich in ♂ Kätzchen von *Carpinus orientalis* Mill. und *Carpinus betulus* L. die ersten Reduktionsteilungen fest. Die kleinen 5—10 mm langen ♂ Knospen, durch die braunen, schildförmigen Deckblättchen als Sexualknospen gekennzeichnet, wiesen Teilungen in ihren Pollenmutterzellen auf. Sobald sie sich als „Kätzchen“ zeigten und etwas aufgelockerte Deckblättchen hatten, waren die Teilungen längst abgeschlossen. Vor dem Aufbrechen der Blattknospen waren also die Pollenkörner in den Kätzchen fix und fertig. Nach dem 15. April fand ich selbst in Kätzchen, die als Nachzügler erschienen waren, stets Pollenkörner in den Antheren.

Die Kätzchen wurden sowohl quer als auch längs geschnitten. Letztere Schnittart zeigte oft in einem Schnitte alle Stadien der Teilungen von der Synapsis bis zur Tetrade. Die Antheren von *Carpinus betulus* haben einen relativ kleinen Durchmesser mit 10—12 P. M. Z. im Querschnitt. Die Pollenmutterzellen beginnen schon im Ruhestadium ihrer Kerne — wenn wir unter Ruhekern mit TISCHLER (1921/22) einen nicht in Teilung begriffenen Kern verstehen — sich gegenseitig abzugrenzen und zu lösen. Aus dem fast kreisrunden Kern treten die dunklen Nukleolen scharf hervor, die häufig eine, auch zwei Vakuolen zeigen und im Kern zentral gelegen sind. Der Ruhekern hat eine überaus feine Fädchenstruktur, die an der Grenzzone zwischen Kernwand und Cytoplasma stärker zu sein scheint. Während der Synapsis liegt der Nukleolus meist außerhalb des dichten Chromatinknäuels herausgepreßt. Bilder der Diakinese zeigen, daß die Chromosomen nicht gleichzeitig in die Diakinese eintreten, sondern sukzessiv ihre fertige Gestalt erhalten; denn neben einigen Gemini lagern meistens noch ganz unregelmäßige Chromatinstückchen. Ein zahlenmäßiges Feststellen der Gemini ist dadurch in diesem Stadium nahezu unmöglich. Die Metaphase gestattet insofern ein leichtes Zählen der Chromosomen, als die Spindel breit angelegt ist,

und die Chromosomen somit schön getrennt in eine Ebene zu liegen kommen; in vielen heterotypen Metaphasen konnte leicht die Zahl von 8 Chromosomen festgestellt werden (Fig. 1). Die Spindelfäden waren sehr schwer erkennbar, nach den Spitzen der Spindel waren sie nicht mehr zu verfolgen. Wie die eben beschriebene heterotype Teilung verläuft auch die homöotype Teilung durchaus normal. In der Telophase erscheinen die Chromosomen verschwommen, und in der Interkinese verlieren sie überhaupt ihre Form. Die Einschnürung des Protoplasten erfolgt nach der „furlowing method“.

Ich will noch kurz das Tapetum von *Carpinus betulus* charakterisieren; das Tapetum fällt im Präparat sofort durch seine reiche Farbstoffspeicherung auf; es umschließt die Pollenmutterzellen wie ein breites, plastisches Band. Zur Zeit des Ruhekernes und im Anfang der Synapsis der Pollenmutterzellen zeigen die Zellen des Tapetums einen quadratischen und rechteckigen Querschnitt; wie Fig. 2 beweist, werden sie von den P. M. Z. bei weitem an Flächenausdehnung übertroffen. Während die P. M. Z. in der Synapsis verharren, beginnt ein allmähliches Anschwellen des Tapetums; es treten häufig zweikernige Zellen auf (Fig. 3). Daß das Tapetum Ernährungsfunktionen leistet, kommt weiter dadurch zum Ausdruck, daß viele Nukleolen auftreten (Fig. 4), die nach TISCHLER (1921/22) als deponierte Reservestoffe je „nach Bedarf“ abgebaut werden. Die Kerne, in denen starke Umsetzungen des Stoffwechsels statthat, sind meistens nukleolenreich; so ist nach TISCHLER (1921/22) bei *Clematis* die Zahl von 30 angegeben. Als Höchstzahl fand ich 12 Nukleolen in einem Kern des Tapetums. Die höchste Aktivität zeigt das Tapetum im Stadium des einkernigen, jungen Pollenkornes. Wie die Zeichnung 5 erkennen läßt, haben sich die großen Tapetenzellen mit der Längsachse ins Innere des Antherenfaches vorgeschoben, um mit möglichst viel Oberfläche schnell und ergiebig die magazinierten Stoffe abzusetzen; das weite Abrücken des Tapetums von der Antherenwand ist durch Fixation bedingt. Fig. 6 gibt wieder, wie das Tapetum leer der Antherenwand anliegt, wenn es seine ernährungsphysiologische Aufgabe gelöst hat; seine leeren Membranen dienen mit der Wandschicht und der Epidermis dem Abschluß der Pollenkörner nach außen. Besondere Verkorkungen, wie sie SCHNARF (1927) bei den Membranen der Tapetenzellen erwähnt, konnte ich nicht feststellen. Die Wandschicht der Anthere von *Carpinus betulus* setzt

sich aus kurzen, gedrungenen Zellen mit feinkörnigem Plasma zusammen, die Faserschicht ist wenig ausgebildet.

Zur Entwicklung der Archespors möchte ich bemerken, daß am 18. 8. 1927 bereits die Anlage der Antheren in den Winterknospen deutlich im Querschnitt sichtbar war. Das Archespor hatte eine Länge von ca. 15 Zellen. Am 31. 12. 1927 zeigten sich in den Antheren P. M. Z. mit zentrisch gelegenen Nukleolen.

### *Ostrya*

Im Gegensatz zu *Carpinus betulus* trägt *Ostrya carpinifolia* Scop. frei überwinternde Kätzchen, die schon im Juli des Vorblütejahres an den Endtrieben erscheinen. Die Reduktionsteilung vollzieht sich wie bei *Carpinus* Ende März; den Winter überdauern die P. M. Z. im Ruhekerntadium bzw. in einem früheren, embryonalen Stadium.

Chromosomenzählungen machte ich an Material, das am 30. 3. 1927 fixiert wurde. *Ostrya carpinifolia* hat wie *Carpinus* 8 Chromosomen (Fig. 7), die in allen Teilungsstadien schön gesondert liegen und nie Verklumpungen bilden; darum sind Zählungen in der heterotypen Metaphase ebenso sicher wie in der homöotypen Meta- und Anaphase. Die Spindeln lagern sowohl parallel als auch in Kreuzform zueinander. In Dyadenkernen treten mitunter zwei Nukleolen auf. Das Tapetum zeigt dasselbe Verhalten wie bei *Carpinus betulus*. *Ostrya carpinifolia* trug schon am 18. 8. 1927 0,5 cm lange Kätzchen. Ein Querschnitt zeigte, daß die Antheren ausgebildet waren; das Archespor stellte sich als ein Zellkomplex von ca. 8 Zellen dar. Am 31. 12. 1927 war das Tapetum deutlich sichtbar, und sämtliche Pollenmutterzellen führten ruhende Kerne.

### *Corylus*

Auch die *Corylus*-Arten tragen frei überwinternde Kätzchen wie *Ostrya*. Nach der Größe der Kätzchen zu urteilen, müßten die Vorbedingungen für die Reduktionsteilung die gleichen sein; jedoch vollzieht sich diese bei den *Corylus*-Arten im Gegensatz zu *Ostrya* schon im September des Vorblütejahres; das Überwinterungsstadium ist das ein- bzw. zweikernige Pollenkorn.

In den heterotypen Platten der untersuchten vier *Corylus*-arten (*C. avellana* L., Fig. 8, *C. americana* Mill., Fig. 9, *C. maxima* Mill. [*tubulosa* Willd.], Fig. 10, *C. rostrata* Ait. var. *mand-*

*schurica* [Max.] Reg., Fig. 11) zeigten sich 11 Chromosomen schön gesondert gelagert. Auffällig ist, daß sich oft zwei Chromosomen durch besondere Größe auszeichnen; mitunter sind die Platten bzw. die Spindeln von einem hellen Hofe umgeben, der nach TISCHLER (1921/22) als eine Wirkung der kontrahierenden Fixierflüssigkeit aufzufassen ist.

*Corylus maxima* Mill. (*tubulosa* Willd.) zeigte in der späten Diakinese vielfach hantelförmige Gemini, außerdem auch die mehrfach von TISCHLER (1921/22) erwähnte Perlstruktur im Übergang zur Diakineseform; beides ist in Fig. 12 a—c gezeichnet. *Corylus maxima* scheint ein schönes Objekt für die Kenntnis der Entwicklungsstadien der Chromosomen vom Ende des Spiremstadiums bis zur Fertigstellung zu sein.

Unregelmäßigkeiten in den Teilungen waren selten zu beobachten.

Fig. 13 zeigt neben einer normal angelegten Spindel eine Spindelbreite, die sich fast durch den ganzen Zellraum erstreckt.

Verzögerte Chromosomen auf dem Wege zu den Polen gibt Fig. 14 wieder.

### *Betula*

Wie ich in der Einleitung erwähnte, sind zwei *Betula*-Arten schon untersucht worden.

Die oben genannten dänischen Forscher stellten ferner zwischen den urwüchsigen *Betula verrucosa* und *Betula pubescens* einige 30 Bastardformen auf dem Magle-Moore von Seeland fest.

Zu ähnlichen Resultaten kam GUNNARSON (1925), der die Betulaceen Skandinaviens untersuchte und zu dem Schluß gelangte, daß die allermeisten *Betula*-Individuen Skandinaviens Hybriden sind, oder Kreuzungen zwischen Hybriden, oder auch zwischen Hybriden und reinen Arten. Die Hybridenformen hätten nach genanntem Autor ein zahlenmäßiges Übergewicht gewonnen, und die reinen Arten seien mit Ausnahme von *Betula nana* selten.

Es war nun verlockend, diese „reine Art“ *Betula nana* cytologisch zu untersuchen. *Betula nana* L. trägt ♂ Kätzchen, die zur Zeit der Teilungen im Juli die Größe eines Stecknadelkopfes haben; bald nach dem Stäuben werden sie in den Blattwinkeln an vorjährigem Holz sichtbar.

Der Querschnitt durch ein Kätzchen zeigt bis zu 30 fast kreisrunde Pollenfächer, prall mit P. M. Z. gefüllt, in der Mitte des

Faches zählte ich oft 40 P. M. Z. Die Pollenproduktion muß demnach sehr groß sein; die Zahl der Kätzchen war verhältnismäßig gering.

Schnitte durch Kätzchen, die am 3. Juli 1927 fixiert wurden, zeigten noch keine klare Abgrenzung der P. M. Z. im Stadium der Synapsis voneinander. Das Tapetum hatte noch seine charakteristische kubische Form. Auffallend war die Verklebung der heterotypen metaphasischen Chromosomen in der schmalen Spindel (Fig. 15). Ich versuchte nach KIHARAS Angaben (1924) die gegen 11 Uhr in einer Lufttemperatur von 22° C gesammelten Kätzchen in Reagenzgläschen unter fließendem Leitungswasser von 12° C 6 Stunden zu kühlen und fixierte darauf 2 Stunden mit CARNOY.

Die Resultate waren für die späteren cytologischen Untersuchungen gut. Die Chromosomen lagen sowohl in der heterotypen als auch in der homöotypen Metaphase isoliert und ließen sich zu 14 zählen (Fig. 16). Die „reine Art“ *Betula nana* hat also mit *Betula verrucosa* den gleichen Chromosomensatz. Die Diakinese zeigt besonders schön „diakinetische Ringbildung“, jedoch erlaubt die sehr schwankende Größe der Gemini keine zahlenmäßige Feststellung (Fig. 17).

Die gleichfalls strauchige *Betula humilis* Schrank wurde auch cytologisch untersucht. Eintritt und Ablauf der Reduktionsteilungen erfolgt auch im Juli wie bei *Betula nana*. Jedoch erlaubten dauernd auftretende Verklumpungen der Chromosomen keine klare Zählung. Wahrscheinlich hat aber *Betula humilis* mit *Betula nana* den gleichen Chromosomensatz. Leider zeigte *Betula humilis* auch die Chromosomenverklumpungen nach oben beschriebener Behandlung.

### *Alnus*

Mit *Ostrya*, *Corylus* und *Betula* hat *Alnus* frei überwintrende Kätzchen; die Reduktionsteilung vollzieht sich wie bei *Corylus* und *Betula* schon in dem Jahre, das der Blüte vorangeht.

*Alnus viridis* (Chaix.) Lam. et DC. (= *A. Alnobetula* [Ehrh.] Hartig = *Betula viridis* Chaix.) nimmt, wie es ja schon aus dem Namen hervorgeht, zwischen den Gattungen *Alnus* und *Betula* eine vermittelnde Stellung ein. WOLPERT (1910) hat in einer Arbeit ausführlich beide Arten in ihrer Anatomie und Entwicklungsgeschichte behandelt. Wie alle untersuchten *Alnus*-Arten, so hat auch *Alnus viridis* 14 haploide Chromosomen (Fig. 18). Mit *Betula*

*nana* teilt *Alnus viridis* den schnellen Ablauf der Reduktionsteilung. Häufig sind in einem Pollenfachquerschnitt neben frühen Diakinesen schon Metaphasen vertreten; die zeitliche Aufeinanderfolge beider Stadien muß also relativ kurz sein; ja in Pollenfächern im Längsschnitt sieht man vom proximalen bis zum distalen Pol Diakinesen, Metaphasen und Dyadenkerne.

Sehr schön ließ sich bei der Bildung der Pollenkörner die Furchung der Hautschicht beim Hineinwachsen der Zellwände in den Protoplasten beobachten. Fig. 19 zeigt einen selteneren Typus eines späten Furchungsstadiums, während Fig. 20 den normalen Typ darstellt. *Alnus japonica* (Fig. 21 u. 22) zeigt wieder wie *Corylus maxima* die Perlstruktur sehr schön; die Chromosomen haben starke Tendenz zur Verklumpung und Brückenbildung; während der Diakinese zeigen sich die Chromosomen ring-, u- und kreuzförmig, oft hintereinandergelagert. Aus der Spindel ausgestoßene Chromosomen und verzögerte Chromosomen auf dem Wege zur Äquatorialplatte sah ich bei *Alnus glutinosa* var. *vulgaris* (Fig. 23). Die Chromosomenzahl ist aber leicht feststellbar (Fig. 24). *Alnus incana* L. gibt besonders schöne Chromosomenbilder im Diakinesestadium und 14 Gemini sind oft zu zählen (Fig. 25). Sind die Spindeln vom Messer längs getroffen, sieht man also die „Platte“ von der Seite, so bilden die Gemini der Äquatorialplatte ein gleichmäßiges Chromatinband, so daß die Zählung ausgeschlossen ist. Auch beim Weichen zu den Polen erscheinen in dieser Seitenansicht die Chromosomen als zusammenhängendes Band.

In Präparaten von *Alnus rubra* Bong. (*A. Washingtonia* Hort. Calmpth: *A. oregana* Nutt., *A. maritima* Hort.) (Fig. 26) fallen die außerordentlich lang ausgezogenen, schmalen Spindeln auf. Die Chromosomenzahl ist nur in der heterotypen Metaphase festzustellen, da in den Tochterkernen die Chromosomen meistens verklumpt sind. *Alnus cordata* (Lois.) Desf. var. *genuina* Regel gab außerordentlich gute Chromosomenbilder (Fig. 27). In der heterotypen Metaphase lagerten die kugelförmigen Chromosomen schön gesondert, und zwar oft derart, daß 10 Chromosomen einen Ring bildeten und 4 Chromosomen innerhalb dieses Ringes zu liegen kamen.

*Alnus subcordata* C. A. Mey. hat häufig unregelmäßige Chromosomenformen, so daß ein exaktes Feststellen oft schwer gelingt (Fig. 28).

Die oben angeführten *Alnus*-Arten haben sämtlich 14 haploide Chromosomen und zeigen sonst keine cytologischen Unterschiede.

### *Fagus*

Wie schon erwähnt, gelang es mir nur, einige zwanzig Buchenblüten im April 1927 zu fixieren.

Leider waren in dem gesamten Material durchweg fertige Pollenkörner zu finden. — Herr Prof. Dr. DENGLER vom MÖLLER-Institut der Forstlichen Hochschule Eberswalde, den ich um Beschaffung von jungen Buchenblüten bat, teilte mir freundlicherweise mit, daß die Aussicht, in diesem Jahre in der Mark Buchenblüten zu bekommen, gleich Null sei.

Ich machte dann im Park von Sanssouci und an dem Bornstedter Felde bei Potsdam Wurzelfixierungen von Keimlingen der Vollmast von 1926. Auf einem Flächenraum von 1 qm zählte ich im Park von Wildpark 65 junge Buchenpflänzchen; nach BUSGENS Angaben sollen im Mai nur noch 11—8% der ursprünglichen Aussaat auf einem qm sich in einem entwicklungsfähigen Zustande befinden; in diesem Falle hätten also wohl neben der großen Zahl von Bucheckern noch günstige Nebenumstände mitgespielt, um einen derartig reichen Aufwuchs zu erzielen.

Die Chromosomen der somatischen Teilungen von *Fagus sylvatica* L. haben die Form von kurzen gedrungenen Stäbchen. 22 diploide Chromosomen wurden in der Metaphase gezählt (Fig. 29). Das würde somit der Haploidzahl von 11 entsprechen.

Verdünntes CARNOY-Gemisch zeigte sich als Fixierungsmittel sehr günstig; das Cytoplasma zeichnete sich durch große Helligkeit aus, was ja bei der Feststellung größerer Chromosomenzahlen von besonderem Werte ist.

### *Castanea*

Von den Fagaceen tritt *Castanea sativa* Mill. am spätesten — im Juni — in die Reduktionsteilung ein. Daß die Reduktionsteilung hier besonders schnell abläuft, zeigt der Schnitt durch ein Kätzchen; denn man sieht in buntem Wechsel oft in einem Blickfelde Ruhekerne, Synapsis, Metaphasen, Tetraden und Pollen in den verschiedenen kleinen Fächern.

Synapsis und Tetrade sind die häufigsten Erscheinungen im Präparat, was einen Schluß auf die relativ längste Dauer dieser Stadien zuläßt. Nach der Synapsis lockert sich der Knäuel zum

Spirem auf; bei diesem Stadium lösen sich die P. M. Z. meistens voneinander und runden sich ab. Beim Eintritt in die Diakinese lösen die Fäden die Verbindung mit der Kernwand auf und kontrahieren sich zu Ringen und Schleifen. Während der Wanderung verkleben die Chromosomen meistens und bilden in den Tochterkernen kappenartige Verklumpungen. In der Prophase der zweiten Teilung verschwindet die Kernwand, und die Chromosomen ordnen sich vielfach zu rosenkranzartigen Reihen; trotzdem sind aber die Einheiten auch in diesem Stadium festzustellen. *Castanea sativa* Mill. (*C. vesca*, *C. vulgaris*) (Fig. 30) und *Castanea crenata* (*C. japonica*) (Fig. 31) haben 11 Chromosomen haploid. Wie Fig. 32 zeigt, haben die Tapetenzellen während der Teilung der Pollenmutterzellen die starke Tendenz, Vorsprünge und Zungen in das Innere des Pollenfaches zu treiben. Besonders in den Kurvensegmenten des Pollenfaches ist häufig ein zweischichtiges Tapetum angelegt; von *Castanea dentata* (*C. americana*) gebe ich in Fig. 33 solch ein Bild wieder; die Pollenmutterzellen haben soeben das erste Teilungsstadium beendet, die Tapetenzellen führen meistens zwei Kerne.

### *Quercus*

Bei den *Quercus*-Arten vollzieht sich die Reduktionsteilung durchweg im April und Mai des Blütejahres. Wie *Fagus* und *Castanea*, so haben auch die *Quercus*-Arten den Elfer-Chromosomensatz, wenigstens Vertreter der Sektionen *Erythrobalanus* und *Lepidobalanus*. Arten der Sektion *Cyclobalanopsis*, die in den Subtropen und Tropen beheimatet sind, konnte ich leider nicht erlangen. Außer *Quercus cerris* L. und *Quercus nigra* L. wurden bei allen übrigen untersuchten *Quercus*-Arten die Chromosomenbestimmungen in den Pollenmutterzellen gemacht. Die fixierten Kätzchen hatten durchschnittlich eine Länge von 4—6 mm; sobald die Kätzchen ihre Knospenhüllen aufgelockert hatten, waren die Teilungen vorüber. In den Metaphasen zeigten die Chromosomen selten abgerundete Formen; vielfach waren auch Abweichungen in den Größenformen derart bemerkbar, daß oftmals ein Chromosom besonders groß erschien.

Alle *Quercus*-Präparate imponieren durch das mächtig entwickelte Tapetum. Mehrkernigkeit und viele Nukleolen zeichnen die Tapetenzellen vor allen übrigen Zellen aus. In Fig. 34 habe ich oben einige Tapetenzellen in der Aufsicht und unten im Querschnitt gezeichnet. Neben dem besonderen Reichtum an Plasma

und Kernen fallen die Zellen des Tapetums auch durch Hyperploidie auf: Figur 35 gibt eine Tapetenzelle von *Quercus pontica* während der Metaphase der Pollenmutterzellen wieder.

Mehrfach ist das Tapetum in den Kurvensegmenten des Pollenfaches wie bei *Castanea* zweischichtig. Ein Bild (Fig. 36) einer Tapetenzelle von *Quercus coccinea* zeigt den Abbau bzw. den Zerfall einiger Nukleolen während der Diakinese der Pollenmutterzellen. Die Chromosomen von *Quercus robur* L. p. p. (*Q. pendunculata*) (Fig. 37) und *Quercus sessilis* Ehrh. (*Q. sessiliflora* Salisb.) (Fig. 38) haben kugelförmige Gestalt und liegen häufig in Gruppen zu 3 und 2 Chromosomen beieinander. Bei *Quercus pontica* K. Koch sind oft die Tochterplatten so günstig orientiert, daß in beiden zugleich die Chromosomenzahl bestimmt werden kann. *Quercus Libani* (Fig. 39) und *Quercus coccinea* (Fig. 40) Wang. zeigen gute Diakinesebilder, Fig. 40 gibt eine Diakinese bei *Quercus coccinea* wieder; der Nukleolus ist im Stadium des Zerfalles. Die Fig. 41—44 zeigen die typischen *Quercus*-Platten mit ein, auch zwei besonders großen Chromosomen von *Quercus glandulifera* (*Qu. dentata* var. *Alberti*) (Fig. 41), *Quercus Dalechampii* (*Qu. toza* Griseb.), *Qu. volcanica* Kotschy (Fig. 42) *Quercus macranthera* Fisch. et Mey. (Fig. 43) und *Quercus pontica* K. Koch (Fig. 44). Es gelang mir nicht, die Chromosomen des immer-Hort. Späth., *Qu. Turneri* Hort. nec. Willd., *Qu. pseudoturneri* E. S. Schn.) festzustellen. Die Antherenfächer des Bastardes *Qu. ilex* × *robur* sind vielfach leer, mitunter sind sie mit Plasmaresten oder Membranfetzen angefüllt. Selten finden sich mehr als 10 Pollenmutterzellen in einem Pollenfache. Die wenigen P. M. Z. sind außerordentlich chromatinarm. Während der Synapsis sind nur wenige schwache Fäden neben dem matt gefärbten Nukleolus zu beobachten. Diakiesestadien kommen kaum zur Ausbildung, und die darauffolgenden typischen Teilungsfiguren konnte ich nicht beobachten.

Die inneren Wandschichten des Antherenfaches scheinen auch stark deformiert. Das Tapetum, das bei allen *Quercus*-Präparaten sofort auffällt, ist äußerst schwach entwickelt und scheint hier seine Ernährungsfunktion nicht zu erfüllen (Fig. 45); das Fehlen der Nukleolen und gänzliche Plasmaarmut sprechen dafür. Die Tetraden zeigen überall Degenerationserscheinungen, nicht eine regelmäßige Form konnte ich auffinden. Die Tetradenkerne sind

gänzlich chromatinleer, oft sieht man mehr als 4 Kerne in einem Protoplasten; dieser bildet häufig Hantelform; vielfach sind nur noch Membranfetzen in dem Pollenfache anzutreffen.

Dem Bastard *Qu. ilex*  $\times$  *robur* sehr ähnlich ist *Quercus Koehnii* (*ilex*  $\times$  *sessilis*?). Auch *Qu. Koehnii* ist immergrün; jedoch zeigen sämtliche Präparate dieses fraglichen Bastardes durchaus normale Verhältnisse in allen Teilungsstadien (Fig. 46) und im besonderen auch in der Tetradenbildung. Erwähnenswert sind noch einige Angaben von Daten über die Entwicklung der Blüte bei *Qu. pontica*. Diese Art blüht erst im Sommer; am 4. 9. 1927 trug der Baum schon 3—4 mm lange Kätzchen in seinen Winterknospen. Querschnitte durch diese Kätzchen zeigten das Archespor und die Wandschichten des Faches deutlich. Kätzchen desselben Baumes vom 31. 12. 1927 hatten eine Länge von ca. 6 mm. Die Pollenmutterzellen waren schon gegenseitig abgegrenzt, sämtliche Kerne im Ruhestadium. Wie ich bereits sagte, machte ich bei *Qu. cerris* und *Qu. nigra* Chromosomenbestimmungen an Wurzelspitzen. Eicheln der vorjährigen Aussaat keimten sehr schnell, wenn man an der spitzen Stelle, wo die Keimwurzel hervortritt, die Schale vorsichtig öffnete. Die so behandelten Eicheln von *Quercus cerris* L. und *Quercus nigra* L. legte ich in feuchte Sägespäne und stellte den Topf auf die Dampfheizung. Schon nach 10 Tagen waren die Keimwurzeln 1 cm lang. Die Chromosomen der somatischen Teilungen von *Qu. cerris* (Fig. 47) und *Qu. nigra* (Fig. 48) haben die Form kurzer, gebogener Stäbchen. Manchmal schien es, als wenn einzelne Chromosomen sich durch besondere Länge auszeichneten, jedoch konnten keine konstanten Unterschiede zwischen den 22 diploiden Chromosomen festgestellt werden.

#### IV. Die Kerngrößen bei den Fagales

Chromosomenmessungen sind bei den *Fagales* schwer möglich; denn bei der kurzen und gedrungenen Form der Einheiten ist es nahezu unmöglich, festzustellen oder zu entscheiden, ob ein Chromosom längs oder quer geschnitten ist; dadurch werden natürlich Messungen der Chromosomen illusorisch. Durch Kernmessungen wollte ich feststellen, ob die Kernvolumina innerhalb der einzelnen Gattungen auch so konstant sind wie die Chromosomenzahlen.

Unter anderen hat BLEIER (1925) gefunden, daß *Trifolium*-Arten mit gleicher Chromosomenzahl ganz verschiedene Kern-

volumina haben. Ich führte Messungen der Kerndurchmesser mit dem Okular-Mikrometer aus und benutzte Imm. 1/12 Leitz, ein Teilstrich war 1,25  $\mu$ . Die Volumina wurden nach der Formel

$$V = \frac{4}{3} \cdot \pi r^3 \text{ bestimmt.}$$

Als Vergleichsstadium wählte ich bei den Messungen die Diakinese, und zwar wurden nur Kerne gemessen, die Kugelform zeigten. Von jeder Art machte ich 20 Messungen und errechnete aus dem mittleren Durchmesser das Volumen in  $\text{cb}\mu$ .

In der Tabelle II sind die Messungen zusammengestellt. Neben jede Spezies stellte ich die ermittelte haploide Chromosomenzahl, dann folgen die Anzahl der Kerne für die oben aufgeführten Kerndurchmesser in  $\mu$ ; die beiden nächsten Spalten weisen über den mittleren Kerndurchmesser und das Kernvolumen aus.

In der letzten Spalte endlich sind die Volumenverhältnisse ermittelt, wobei die kleinsten mittleren Volumina von *Betula nana* L. und *Castanea sativa* Mill. 220,91 = 1 gesetzt wurden.

Vergleicht man innerhalb der Gattungen die ermittelten Kernvolumina mit den Chromosomenzahlen, so zeigt sich, daß Arten mit gleichen Chromosomenzahlen annähernd gleiche Kernvolumina haben. Bei *Betula nana* und *Betula humilis* finden wir fast gleiche Kernvolumenverhältnisse 1,000 : 1,082, ebenso bei *Castanea sativa* und *Castanea crenata* mit 1,000 : 1,040. Auffällig erscheint, daß *Castanea* und *Betula* bei verschiedenen Chromosomenzahlen doch das nämliche Kernvolumen zukommt. Theoretisch müßte man dann erwarten, daß die Einheiten des Vierzehner-Satzes kleiner sind als die des Elfer-Satzes bei *Castanea*, da die Chromatinsubstanz ja in mehr Einheiten zerfallen ist. Tatsächlich scheint das, wie wohl ein Vergleich der Fig. 16 mit Fig. 30, 31 ergibt, der Fall zu sein; demnach hinge hier von der Größe des Kernvolumens nicht so sehr die Zahl, als die Größe der Chromosomen ab. v. WETTSTEIN (1924) schreibt über die Kernplasma-Relation auf Grund seiner Studien an Moosen: „Bei vorsichtiger Beurteilung der Tatsachen läßt sich für das Verhalten der Kern- und Zellgrößen multivalenter Rassen nur folgende Relation aufstellen:

$$n : 2n = 1 : 2 \text{ ks.}$$

Verhalten sich die Chromatinmassen wie 1 : 2, so verhalten sich die Zellgrößen wie 1 : 2 multipliziert mit zwei Konstanten, von denen eine charakteristische Sippeneigenschaften, die andere

die Reaktionskonstante auf variierende Außenbedingungen ist. Eine solche vorsichtige Fassung läßt auch die Einreihung von Beobachtungstatsachen zu, die sich der allgemeinen Gültigkeit der Kernplasmarelation widersetzen.“

Prüfen wir die Kernvolumenverhältnisse von Gattung zu Gattung, etwa von *Betula* und *Alnus*, so haben wir die Verhältnisse 1,000 — 1,082 : 1,260 — 1,728. Bei gleicher Chromosomenzahl drückt sich auch hier das Verhältnis in der Größe der Chromosomen aus (Fig. 16 u. Fig. 22—28).

Ähnlich verhalten sich die Kernvolumina von *Corylus* und *Quercus* bei gleichen Chromosomensätzen. Die Kernvolumenverhältnisse sind hier 1,214 — 1,561 : 1,456 — 1,671. Das erhöhte Kernvolumen von *Quercus* bedingt auch hier eine Volumenzunahme seiner Chromosomen gegenüber *Corylus* (Fig. 8—12 und Fig. 37—46).

Innerhalb der Gattungen *Corylus* und *Alnus* haben *Corylus rostrata* und *Alnus viridis* das kleinste Kernvolumenverhältnis und das kleinste Chromosomenvolumen (Fig. 11 und 16). Bei dem *Quercus*-Bastard *ilex* × *robur* fällt die große Variation seiner Kerndurchmesser auf, die dauernd zwischen 7 und 12  $\mu$  schwanken. Die übrigen cytologischen Abnormitäten dieses Bastardes schilderte ich oben wenigstens fragmentarisch.

### V. Zur Systematik der Fagales

Die systematische Botanik hat seit den letzten Jahren den Chromosomen und im besonderen ihrer Zahl eine erhöhte und steigende Beachtung zuteil werden lassen. Diese fußt im wesentlichen auf der Tatsache, daß innerhalb naher Verwandtschaftsgruppen die Chromosomenzahlen gleich sind oder leicht sich auf einander beziehen lassen. So fanden HEITZ (1926) bei *Linaria*-Arten und TISCHLER (1927a) bei 12 *Ribes*-Arten innerhalb der Gattung gleiche Chromosomensätze. In TISCHLERS Tabulae Biologicae (1927b) finden sich unter anderm 8 *Morus*-Arten und 12 *Lilium*-Arten mit gleichen Chromosomensätzen.

Noch häufiger sind polyploide Formen innerhalb einer Gattung, und die Tab. Biol. bringen sehr viele Beispiele hierfür.

Über die systematische Betrachtung hinaus sind in letzter Zeit von JARETZKY (1927 und 1928) und HEITZ (1927) auch die Chromosomenzahlen für die phylogenetische Betrachtung herangezogen worden, und die beachtlichen Resultate eröffnen gute Ausblicke für die künftige Forschung.

So fand JARETZKY (1927 und 1928), daß sich die phylogenetisch jüngeren Gattungen der verschiedenen Entwicklungsreihen bei Polygonaceen und Cruciferen durch eine geringere Chromosomenzahl vom Ausgangstyp unterscheiden. Meine karyologischen Untersuchungen lassen aber derartige Schlüsse auf die Phylogenie der *Fagales* schwer zu, da zwischen den  $8 = 11^{\text{er}} = 14^{\text{er}}$  Chromosomengruppen die Zwischenglieder fehlen; zum mindesten lassen sich jedoch die karyologischen Ergebnisse systematisch verwerten.

Meine Befunde bei den *Fagales* zeigen in sämtlichen Gattungen eine stete Konstanz der Chromosomenzahlen von 8—11—14; aber noch darüber hinaus sind die Chromosomen in der ganzen Familie der *Fagaceae* konstant. Bisher ist ein Gegenstück hierzu nur in der Familie der *Dipsacaceae* bekannt. Die ENGLERSche Schule spricht den *Fagales* ursprünglichen Charakter zu. Jedoch ist der synkarpe unterständige Fruchtknoten ein höchst unwahrscheinliches Merkmal einer ursprünglichen Blüte, ebenso das schwach verwachsenblättrige, oberständige Perianth. (ARBER und PARKIN 1908.)

Auch WETTSTEIN (1924) möchte die Monochlamydeen als ursprüngliche Angiospermen ansehen. Nun ist durch sero-diagnostische Untersuchungen wohl bestätigt worden, daß unter den Monochlamydeen viele Zusammenhänge bestehen, aber über die Frage der Ursprünglichkeit zeigt die Untersuchung der Königsberger Schule andere Resultate, im besonderen auch über die *Fagales*.

„Im sero-diagnostischen Stammbaum (MALLIGSON 1923) liegen die *Betulaceae* auf der Verbindungslinie zwischen Juglandaceen und *Fagaceen*. *Fagaceae*-Reaktionen mit hochwertigem Immuns serum von *Fagus silvatica* umfassen den ganzen Centrospermen-Ast von der Basis bis zur Spitze.“ Die *Fagaceae* liegen also am äußersten Ende des Centrospermen-Astes.

Daß die *Fagales* gleichsam in einer Sackgasse der Entwicklung stehen, könnten die in der Familie konstant auftretenden, völlig stabil gewordenen Chromosomensätze beweisen. TISCHLER hat schon in seiner „Allgemeinen Karyologie 1921/22“ die Vermutung ausgesprochen, daß sich die *Fagales* von phylogenetisch alten Stämmen ableiten. Eine analoge Erscheinung zeigen die alten Gruppen der Gymnospermen, die auch mit der konstant wiederkehrenden Zahl von 12 Chromosomen sich als alte isolierte Repräsentanten erkennen lassen. Vielleicht ist es nicht nur Zufall, daß

die Summation der niedrigsten und der höchsten Chromosomenzahl bei den *Fagales* den Chromosomensatz für die *Fagaceae* ergibt. Denn es ist denkbar, daß durch Kreuzung eines 9chromosomigen Individuums mit einem 14chromosomigen ein Individuum mit  $\frac{22}{2}$  Chromosomen einmal entstanden ist. Interessant ist, daß sich die *Casuarinaceae*, die WETTSTEIN als erste Reihe unter den Monochlamydeen aufführt, nach MALLIGSON (1923) als „abgeleitete und stärkst reduzierte End-Entwicklung der *Amentales*“ im Centrospermen-Ast erweisen. Auf Grund embryologischer Untersuchungen wurde von BENSON (1906) die These aufgestellt, daß *Casuarina* mit *Carpinus* nahe verwandt sei, und etwa als eine Gruppe mit den Coryleen zu den Betulaceen gestellt werden könnte. Wenn dies zu Recht bestünde, müßten die Reaktionen von *Casuarina* zu *Corylus Avellana* wohl stärker sein, als das tatsächlich der Fall war; jedenfalls wurden die Reaktionen als nicht überzeugend und beweiskräftig gewertet (MALLIGSON 1922). Durch JUEL (1903) wurden die Chromosomenzahlen von *Casuarina* auf 8—12 bestimmt, jedenfalls „nicht höher als 12“. Um diese Frage zu klären, untersuchte ich Wurzelspitzen von *Casuarina stricta* (Dryander) Ait., *Casuarina equisetifolia* Linn. und *Casuarina montana* Leschen. Mit großer Sicherheit konnte ich die diploide Chromosomenzahl bei der letzten Art mit 24 bestimmen (Fig. 49). Die beiden anderen Arten haben höchstwahrscheinlich gleiche Sätze. Die daraus zu errechnende haploide Zahl von 12 ist aber in der Reihe der *Fagales* nicht vorhanden. Bei der großen Konstanz der Chromosomen innerhalb der *Fagales* von 8—11—14 kann ich daher vom karyologischen Standpunkt zu der Ansicht BENSONS keine positive Stellung einnehmen.

## VI. Die Rhythmik in der Reduktionstellung und Blüte bei den *Fagales*

Daß bei den Pflanzen eine Reihe von Lebensvorgängen einem bestimmten rhythmischen Wechsel unterliegen, wissen wir schon seit langem. Die periodischen Erscheinungen wie Safttreiben, Laubfall, Wachstum beherrschen unsere Pflanzenwelt, und diese sind schon Gegenstand vieler Untersuchungen gewesen. Daß auch die periodischen Erscheinungen die sexuellen Sphären der Pflanzen beherrschen, dazu möchte ich auf Grund der cytologischen Untersuchungen bei den *Fagales* einen Beitrag liefern und auch versuchen, einige Erklärungen dafür zu finden. Da nach DIELS (1918)

die geographischen Beziehungen für das Problem der Bedingtheit des rhythmischen Verhaltens nicht ohne Belang sind, will ich zunächst kurz die geographischen Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen der *Fagales* darlegen. Von den elf Gattungen der *Fagales* sind die *Pasania*-Arten, die zentralasiatischen *Ostryopsis* und die antarktische *Nothofagus* in unseren Breiten nicht vertreten. Diese müssen leider bei der Betrachtungsweise ausscheiden, da ich kein Material von ihnen erhalten konnte. Alle anderen Gattungen sind in der temperierten Zone vertreten, und einige von ihnen gehören zu dem wesentlichen Bestande unserer Holzgewächse. Die Gattung *Betula* mit ihren 40 Arten hat eine ausgesprochene zirkumpolare Verbreitung in der nördlich gemäßigten und kalten Zone; bis zum 78<sup>c</sup> Nordbreite stößt *Betula nana* vor. Auch die Gattung *Alnus* zeigt in ihrer Verbreitung Nordrichtung in Eurasien und Amerika. Das extratropische Florenreich wird nur überschritten von *Clethropsis* und *Acuminata*, zwei Formenkreisen, die schon im Herbst blühen, wie *Alnus maritima* in unserer Flora.

Die Gattung *Corylus* ist neben den beiden genannten die dritte Gruppe der am weitesten nach Norden vorstoßenden *Fagales*. Diese geographisch gleich orientierten drei Gattungsgruppen weisen im Zeitpunkt des Auftretens und des Ablaufes der Reduktionsteilung eine überraschende Übereinstimmung in der sexuellen Rhythmik auf. Wie die Tabelle III zeigt, vollzieht sich die Reduktionsteilung bei *Corylus*, *Betula* und *Alnus* unter Variationen bei den einzelnen Arten vom Juli bis Oktober; Ende Oktober ist bei diesen Gattungen die Pollenbildung abgeschlossen und die Pollenkörner sind in Winterruhe bis Februar/Juni. Wie aus der Tabelle ferner ersichtlich ist, tritt die Blüte in derselben Variationsbreite auf wie die Reduktionsteilungen. Von diesem Rhythmus weicht bei uns allein *Alnus maritima* Nutt. (*A. oblongata* Regel) insofern ab, als sie sofort nach der Pollenbildung im Oktober ohne Ruhe in Blüte geht. Die polaren *Betula nana* und *Betula humilis* beginnen am frühesten mit der Reduktionsteilung; bald nach der Blüte zeigen sich in den winzigen Kätzchen die ersten Teilungen. Bei beiden Arten beobachtete ich das Eintreten der Reduktionsteilung anfangs Juli 1926 und 1927. Auch die strauchige *Betula Middendorffii* Trautw. et Mey. zeigte um diese Zeit Teilungen in den Pollenmutterzellen. Interessant war, daß sich der Bastard *Betula nana* × *pubescens* im Zeitpunkte der Reduktionsteilung genau so verhielt wie *Betula nana*; der andere Elter, *Betula pubescens*, hatte noch am 10. 8. 1927

Synapsisstadien in seinen Pollenmutterzellen. Diese Tendenz zu früher Reduktionsteilung scheint demnach ein bestimmender Faktor im Erbgute von *Betula nana* zu sein. Um diese Ansicht zu beweisen, war es nötig, festzustellen, wie sich *Betula nana* in ihrer Urheimat, dem norwegischen Hochfjell, bezüglich der Reduktionsrhythmik verhielt. Von meinem Condoktoranden Herrn Georg STÖHRER erhielt ich ♂ Kätzchen von *Betula nana*, die er am 10. 8. 1927 unterhalb des Galdhöpig in 1100 m Meereshöhe fixiert hatte. Sämtliche Kätzchen trugen in ihren Antheren Pollenkörner mit ausgebildeter gelber Exine. Die Reduktionsteilung muß also nach den bisherigen Erfahrungen ebenfalls im Juli stattgefunden haben. Die kurzen arktischen Sommer von kaum vier Monaten müssen demnach die Bedingungen für diese Rhythmik geschaffen haben und die wenigen, der Vegetationsperiode günstigen Monate sind eben schnell ausgenutzt worden, daher auch der schnelle Ablauf der Teilungen. Zwischen Reduktionsteilung bzw. Pollenbildung und Blüte liegt somit ein Zeitraum von fast 10 Monaten. Diese Tatsache ist beachtlich, wenn man bedenkt, daß dieser Zeitraum bei *Castanea* kaum 20 Tage währt. *Betula nana*, als relikte Form in unserer Flora, scheint an dem Rhythmus der Reduktionsteilung ihrer polaren Veranlagung auch bei uns in der Ebene festgehalten zu haben. Die übrigen *Betula*-Arten gehen, wie aus der Tabelle ersichtlich ist, sämtlich später in die Reduktionsteilung ein.

Von den *Alnus*-Arten sind es *Alnus viridis* und *Alnus incana*, die am ehesten in die Reduktionsteilung eintreten. *Alnus viridis* ist urwüchsig als alpiner Strauch im Hochgebirge der Alpen und der Karpathen bis zu 2000 m Meereshöhe; *Alnus incana* hat in ihrer nördlichen Verbreitung ungefähr 70° zur Grenze; sie muß also wie auch *Betula nana* mit einer kurzen Vegetationsperiode auskommen.

WOLPERT (1910) fiel bei seinen Untersuchungen an *Alnus viridis* im Schachengebiet bei Garmisch die Beschleunigung der Kätzchenbildung auf; ferner stellte er fest, daß im Wachstum des Pollenschlauches keine Ruhezeit eintrat, wie dies NAWASCHIN z. B. für *Betula* beobachtete, sondern daß der Pollenschlauch sofort in den Embryo eindringt. Wohl sehr richtig schloß WOLPERT, daß dies wahrscheinlich mit der kurzen Sommerzeit in den dortigen Gebieten zusammenhänge, wo im August bereits die Sträucher mit Schnee eingehüllt seien. Die Blüte stellte sich nach WOLPERTS Angaben im

Juni ein. Die Sträucher von *Alnus viridis* in unserer Tiefebene zeigen schon im Mai die ersten Kätzchen für die Blüte des kommenden Jahres; die Blüte fällt auch bei uns in den Juni. *Alnus viridis* wäre so in ihrem Verhalten eine Parallelerscheinung zu *Betula nana*. Daß *Alnus maritima* noch im gleichen Jahr der Pollenbildung in Blüte geht, kennzeichnet sie schon als Fremdling unter unseren *Alnus*-Arten.

Bei den *Corylus*-Arten scheint die Rhythmik ziemlich gleichförmig zu verlaufen. Nicht unerwähnt möchte ich aber lassen, daß ich noch am 7. 10. 1926 an einem „Schattenstrauche“ Reduktionsteilungen feststellte.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß bei den am weitesten nördlich orientierten Gattungen der *Fagales*: *Corylus*, *Alnus* und *Betula* die Reduktionsteilung bzw. Pollenbildung in der Zeit vom Juli bis Mitte Oktober statthat. Die Blüte erfolgt, mit Ausnahme der erwähnten *Alnus maritima*, im Frühjahr und Frühsommer des darauffolgenden Jahres. Diesen Typus möchte ich als Typus der *zirkumpolaren Rhythmik* bezeichnen.

Die übrigen Gattungen der *Fagales*: *Carpinus*, *Ostrya*, *Fagus* und *Quercus* gehören im großen und ganzen einem Landschaftsgürtel an, der sich durch klimatische und morphologische Gleichförmigkeit auszeichnet und sich vom gemäßigten Asien durch Mittel- und Südeuropa über Nordamerika erstreckt: *Typ der mitteleuropäischen Rhythmik*. Es sind bei uns zum großen Teil Vertreter des europäischen Sommerwaldes. Diese Gattungsgruppen haben in der Rhythmik von Reduktionsteilung und Blüte eine ähnliche Gleichförmigkeit untereinander, wie die eingangs geschilderte zirkumpolare Gruppe.

Wohl werden schon im Spätsommer die ♂ Blüten angelegt, aber die Teilungen erfolgen sämtlich erst im Blütejahr; und wie die Tabelle III zeigt, tritt die heterotype Mitose Ende März bis Mai des Blütejahres ein, kurze Zeit darauf sind die Blüten fertiggestellt.

In Winterruhe verharren die P. M. Z. im „Ruhekern“ oder in einem früheren embryonalen Stadium. Entsprechend geschieht die Überwinterung der zirkumpolaren Gruppe durchweg im Stadium des zwei- bzw. einkernigen Pollens.

Diesbezügliche Angaben machten schon CHAMBERLAIN (1898) und DAHLGREN (1915). Auch BÜSGEN (1911) deutet in der „Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas“ darauf hin, daß bei

*Fagus* bereits „am 22. Juli an den ♂ Blüten die Perigonzipfel im Beginn der Entwicklung“ und „anfangs Oktober die Antheren bis zur Bildung der Pollenmutterzellen fortgeschritten waren“; am 1. April begann nach genanntem Autor die Tetradenbildung.

Die *Castanea*-Arten weichen nun von diesem „mitteleuropäischen Typus“ ab. Wir haben hier einen Typ der *mediterranen Rhythmik*.

Im Mai 1927 zeigten sich in den Kätzchen embryonale Anlagen der Antheren; ganz plötzlich traten dann im Juni die ersten Reduktionsteilungen auf. In Kiel stellte ich am 3. Juli bei *Castanea sativa* Reduktionsteilungen fest, und am 19. Juli bereits zeigte der Baum durch seinen „odore ircino“ das Ausstäuben des Pollens an. Die Zeitspanne zwischen Pollenbildung und Stäuben wäre also mit 16 Tagen die kürzeste unserer *Fagales*.

Mit großer Sicherheit kann man wohl annehmen, daß unsere Edelkastanie eine mediterrane Einstrahlung ist. BÜSGEN (1911) gibt hierzu interessante Tatsachen an:

Während der Bronzezeit der Italiker, ca. 1500 v. Chr., war *Castanea* noch nicht am Südfuße der Alpen vorhanden; erst im 5. Jhr. v. Chr. vollzog sich ihre nördliche Verbreitung zusammen mit dem Weinstock. Heute ist das milde und feuchte Seeklima Englands und der Bretagne dem Baume eine zweite Heimat geworden. In seinem ursprünglichen Klima blüht der Baum Ende Mai, Anfang Juni; bei uns wäre also erst das Licht- und Wärmemaximum des Juni/Juli imstande, diesen Rhythmus auszulösen.

Zusammenfassend kann man bei den *Fagales* unserer europäischen Flora einen dreifachen sexuellen Rhythmus von Reduktionsteilung und Blüte erkennen:

- I. den zirkumpolaren Typus (*Corylus, Alnus, Betula*).
- II. den mitteleuropäischen Typus (*Carpinus, Ostrya, Fagus, Quercus*).
- III. den mediterranen Typus (*Castanea*).

Typus I ist gekennzeichnet dadurch, daß Reduktionsteilung bzw. Pollenbildung im Jahre, das der Blüte vorangeht, eintritt, die Blüte — mit Ausnahme von *Alnus maritima* — erscheint im darauffolgenden Jahre.

Typus II Reduktionsteilung bzw. Pollenbildung im Blütejahr.

Typus III Reduktionsteilung bzw. Pollenbildung im Blütejahr wie bei II, aber in den Hochsommer verschoben.

Sicher gibt meine Tabelle keine allgemein gültigen Durchschnittswerte an. Denn dazu wäre wohl nötig, in mehrjährigen Untersuchungen auch verschiedene Wohngebiete der *Fagales* zu berücksichtigen. Durch DIELS' (1918) Versuche wissen wir z. B., daß die Rhythmik bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes unter Ausschaltung der Winterkälte geändert werden kann. DIELS stellte nach seinen Untersuchungen drei Typen verschiedener Rhythmik während der Assimilationsperiode auf:

1. aperiodische Arten mit gänzlich erzwungener Ruhezeit,
2. periodische Arten mit teilweise erzwungener Ruhezeit,
3. periodische Arten mit harmonischer Ruhezeit.

Auf die *Fagales* übertragen, könnte man die nur sehr schwer aus der Winterruhe zu bringenden Buchen und Eichen zu jenem Typ mit harmonischer Ruhezeit rechnen; wir wissen durch viele Versuche, daß es Bäume mit auffallend fester Winterruhe sind; erinnert sei hier nur an die bekannten Arbeiten von KLEBS (Lichtwirkung) und GASSNER (Blausäurewirkung). Abgeschnittene Zweige von *Fagus* und *Quercus* zeigten während des Winters keine Spur von Knospenschwellung, obwohl ich im Warmhause diese Versuche monatlich wiederholte; ähnlich verhielten sich *Betula nana* und *Betula humilis*; dagegen zeigten abgeschnittene Zweige von *Betula alba* und *Castanea* im Januar Knospenschwellung.

Es wäre lohnend für die *Fagales*, die doch den wesentlichen Bestand unserer Laubwälder bilden, die DIELSSchen Versuche zu wiederholen; es ließen sich dann vielleicht nach der DIELSSchen Methode wichtige Beiträge über die Herkunft und geographische Verbreitung einiger Familien oder Gattungen geben. Für mein Problem würde möglicherweise die in der freien Natur so gesetzlich festgelegte sexuelle Rhythmik auch Abweichungen erkennen lassen. Dann könnte man aus dem stärkeren oder schwächeren Abweichen gegenüber dem Verhalten der freien Natur schließen, inwieweit das rhythmische Verhalten durch erbliche Anlagen oder durch Außenfaktoren bedingt ist.

## VII. Zusammenfassung der Ergebnisse

Von den 11 Gattungen der *Fagales* wurden die Gattungen *Carpinus*, *Ostrya*, *Corylus*, *Betula*, *Alnus*, *Fagus*, *Castanea* und *Quercus* auf ihre Chromosomenzahlen hin untersucht (Tabelle I). Die Gattungen *Ostryopsis*, *Nothofagus* und *Pasania* konnten leider nicht berücksichtigt werden, da kein Material zu beschaffen war.

Es wurden insgesamt 28 Vertreter auf ihre Chromosomenzahl hin studiert. Im Tribus *Coryleae* haben *Carpinus* und *Ostrya* 8 und *Corylus* 11 Chromosomen haploid; der zweite Tribus *Betuleae* hat konstant 14 Chromosomen haploid. In allen Gattungen und sogar in einem Tribus der Betulaceen waren die Chromosomenzahlen konstant; darüber hinaus auch in der Familie der Fagaceen, bei *Fagus*, *Castanea* und *Quercus*. Die Reduktionsteilung verläuft stets normal und ist bei allen untersuchten Arten gleichartig. Cytologische Abnormitäten wurden nur bei dem immergrünen *Quercus*-Bastard *ilex*  $\times$  *robur* gefunden. Das Tapetum wurde bei allen untersuchten Arten als echtes Sekretionstapetum erkannt. Tetraden- und Pollenkernbildung war normal, die Einschnürung des Protoplasten erfolgt nach der „furlowing method“.

Kernmessungen ergaben, daß auch die Kernvolumina, entsprechend der Chromosomenkonstanz in den einzelnen Gattungen nahezu konstant waren, und daß bei einem Vergleich der verwandten Gattungen von der Größe des Kernvolumens nicht so sehr die Zahl, als die Größe der Chromosomen abhängt.

Für die Stellung der Fagaceen am Centrospermen - Aste (MALLIGSON 1922) sprechen die konstant gewordenen Chromosomensätze.

Es wurde festgestellt, daß bei den *Fagales* in freier Natur für die Teilung der P. M. Z. ein dreifacher, sexueller Rhythmus besteht; es wurde ein Typus der zirkumpolaren, der mitteleuropäischen und der mediterranen Rhythmik erkannt.

Die vorliegende Arbeit wurde auf Anregung von Herrn Prof. Dr. TISCHLER in der Zeit vom S.-S. 1926 bis Ende W.-S. 1927/28 im Botanischen Institut der Universität Kiel ausgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. TISCHLER, spreche ich meinen herzlichen Dank aus für das große Interesse, das er stets meiner Arbeit entgegenbrachte.

Den Herren Assistenten Dr. JARETZKY und Dr. LINDENBEIN danke ich auch für manchen guten Rat.

Ebenso ist es mir eine angenehme Pflicht, dem Leiter des Pflanzenphysiologischen Institutes zu Berlin, Herrn Professor Dr. KNIEP, meinen verbindlichen Dank für das Überlassen eines Arbeitsplatzes während der Semesterferien auszusprechen.

Herrn Prof. Dr. PILGER danke ich dafür, daß er mir gestattete, geeignetes Material im Botanischen Garten zu Berlin-Dahlem fixieren zu dürfen.

Kiel, Botanisches Institut der Universität.

### Abstract

Out of eleven genera of the *Fagales*, the genera *Carpinus*, *Ostrya*, *Corylus*, *Betula*, *Alnus*, *Fagus*, *Castanea* and *Quercus*, have been examined as to the number of their chromosomes (table I). The genera *Ostryopsis*, *Nothofagus* and *Pasania* unfortunately had to be left out of consideration, as the material was not available.

Altogether 28 representants have been studied as to their number of chromosomes. In Tribus *Coryleae*, *Carpinus* and *Ostrya* possess 8, and *Corylus* 11 chromosomes haploid; the second Tribus *Betuleae* has *constantly* 14 chromosomes haploid. In all genera and even in one Tribus of *Betuleae* the number of chromosomes proved to be constant: further in the family of *Fagaceae* also on *Fagus*, *Castanea* and *Quercus*. The course of the reduction division is always normal and homogeneous in all investigated genera. Cytological abnormalities have been found on the evergreen bastard *Quercus Ilex* × *robur*. The tapetum in all investigated species has been recognised as real secretion tapetum. The formation of tetrads and pollen grains was normal, the strangulation of the protoplasts happens in accordance to the furrowing method.

Mesurements of the nuclei proved that the nuclei-volumina, corresponding to the chromosome-constance, were in the single genera nearly constant also, and that in a comparison of the related genera, the number of chromosomes is less dependant upon the size of the grain volume, as the size of the chromosomes.

The placing of the *Fagaceae* in the Centrosperm branch (MALLIGSON 1922), is justified, the amount of chromosomes having become constant.

It has been stated that in open nature there exists a threefold sexual rhythm in the *Fagales*; there has been perceived a type of the circumpolar, of the Central-European, and of the Mediterranean rhythm.

### Zitierte Literatur

ARBER, E. A. N., u. PARKIN, J., Der Ursprung der Angiospermen. Österreichische Bot. Zeitschr., Bd. LVIII. 1907. — BERRIDGE, E., Contributions to the Embryology of the Amentiferae. Part. II. *Carpinus Betulus*. Trans. Linn. Soc. London. 2. Ser. Bot. Vol. VII. 1906. — BLEIER, H., Chromosomenstudien bei der Gattung *Trifolium*. Pringsh. Jahrb., Bd. 64. 1925. — CHAMBERLAIN, Ch. J., Winter characters of certain sporangia. Botanical Gazette. Vol. 25. 1898. — COSENS, A., A contribution to the morphology and biology of Insect galls. Transact. Canad. Instit., Vol. 9. 1912. — DAHLGREN, K. V. OSSIAN, Über die Überwinterungsstadien der Pollensäcke und der Samenlagen bei einigen Pflanzen. Svensk Botanisk Tidskrift. Bd. 9. 1915. — DIELS, L., Das Verhältnis von Rhythmik und Verbreitung bei den Perennen des europäischen Sommerwaldes. Berichte d. dt. Bot. Gesellschaft, Bd. XXXVI. 1918. — ENGLER,

A., u. PRANTL, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil III. 1894. Leipzig, Engelmann. — ENGLER, A., u. GILG, E., Syllabus der Pflanzenfamilien. 9. bis 10. Aufl. 1924. Berlin, Bornträger. — GUNNARSON, J. G., Monografi över Skandinavians Betulae. Genetica, Vol. VII. 1925. — HEITZ, E., Chromosomen und Gestalt bei Antirrhinum und verwandten Gattungen. Planta, Bd. 4. 1927. — HELMS, ANNA, u. JÖRGENSEN, C. A., Magle-Mose i Grib Skov. Botan. Tidskr., Bd. 39. 1925. — JARETZKY, R., Einige Chromosomenzahlen aus der Familie der Polygonaceae. Berichte d. dt. Bot. Gesellschaft, Bd. XLVIII. 1927. — JARETZKY, R., Untersuchungen über Chromosomen und Phylogenie bei einigen Cruciferen. Pringsh. Jahrb., Bd. LXVIII. 1928. — JUEL, H. O., Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenanlage von Casuarina. Flora, Bd. 92. 1903. — KIRCHNER, O. v., LOEW, E., u. SCHRÖTER, C., Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. II. 1911. Stuttgart, Ulmer. — MALLIGSON, F., Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb des Centrospermen - Astes des Pflanzenreiches. Mez, Archiv, Bd. I. 1922. — SCHNARF, R., Embryologie der Angiospermen. Bd. X. Handbuch d. Pflanzenanatomie. 1927. — TISCHLER, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie. Bd. II. Handbuch d. Pflanzenanatomie. 1921/22. — TISCHLER, G., Chromosomenstudien bei Ribes Gordonianum und seinen Eltern. Planta, Bd. 4. 1927a. — TISCHLER, G., Tabulae Biologicae. Vol. IV. 1927b. Berlin, Junk. — WETTSTEIN, F. v., Morphologie und Physiologie des Formenwechsels der Moose auf genetischer Grundlage I. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. XXXIII. 1924. — WETTSTEIN, R., Handbuch der systematischen Botanik. 1924. Leipzig und Wien, Deuticke. — WOLPERT, J., Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Alnus alnobetula und Betula. Flora. Bd. 100. 1910.

Tabelle I (S. 258—268)

**Fagales****1. Betulaceen**

	x	Fixierungszeit
a. Coryleae <i>Carpinus betulus</i> L. . . . .	8	10. 4. 1927
<i>Ostrya carpinifolia</i> Scop. . . . .	8	30. 3. 1927
<i>Corylus avellana</i> L. . . . .	11	7. 9. 1926
<i>Corylus maxima</i> Mill. ( <i>C. tubulosa</i> Willd.) . . . . .	11	14. 9. 1926
<i>Corylus americana</i> Mill. . . . .	11	24. 9. 1926
<i>Corylus rostrata</i> var. <i>mandschurica</i> (Max. Rg.) . . . . .	11	14. 9. 1926
b. Betuleae <i>Betula nana</i> L. . . . .	14	7. 7. 1927
<i>Alnus viridis</i> Chaix., ( <i>A. alnobetulas</i> Hartg.) . . . . .	14	17. 8. 1926
<i>Alnus glutinosa</i> var. <i>vulgaris</i> Spach. . . . .	14	10. 9. 1927
<i>Alnus incana</i> L. . . . .	14	19. 8. 1927
<i>Alnus rubra</i> Bong. ( <i>A. Washingtonia</i> Hort) . . . . .	14	24. 9. 1927
<i>Alnus japonica</i> S. et. Z. . . . .	14	26. 9. 1926
<i>Alnus cordata</i> Lois, Desf. var. <i>genuina</i> (Reg.) . . . . .	14	20. 9. 1926
<i>Alnus subcordata</i> C. A. Mey. . . . .	14	22. 9. 1927

2. Fagaceen

a. Fageae	<i>Fagus silvatica</i> L. . . . .	2 x = 22	W.sp.	4. 5. 1927
b. Castaneae	<i>Castanea sativa</i> . ( <i>C. vesca</i> , <i>C. vulgaris</i> )	x = 11		20. 6. 1927
	<i>Castanea crenata</i> . ( <i>C. japonica</i> ) . . . . .	„ 11		22. 6. 1927
	<i>Quercus robur</i> L. p. p. ( <i>Qu. pedunculata</i> ) . . . . .	„ 11		14. 4. 1927
	<i>Quercus sessilis</i> Ehrh. ( <i>Qu. sessiliflora</i> , <i>Salisb.</i> ) . . . . .	„ 11		12. 4. 1927
	<i>Quercus pontica</i> K. Koch . . . . .	„ 11		5. 5. 1927
	<i>Quercus Libani</i> Olto . . . . .	„ 11		24. 4. 1927
	<i>Quercus coccinea</i> Wangg. . . . .	„ 11		13. 4. 1927
	<i>Quercus Dalechampii</i> ( <i>O. toza</i> Griseb, <i>O. volcanica</i> Kotschy) . . . . .	„ 11		19. 4. 1927
	<i>Quercus Koehnii</i> ( <i>ilex</i> × <i>sessilis</i> ?) . . . . .	„ 11		9. 5. 1927
	<i>Quercus glandulifera</i> ( <i>Q. dentata</i> var. <i>Alberti</i> ) . . . . .	„ 11		9. 4. 1927
	<i>Quercus macranthera</i> Fisch. et Mey. . . . .	„ 11		9. 4. 1927
	<i>Quercus cerris</i> L. . . . .	2 x = 22	W.sp.	7. 11. 1927
	<i>Quercus nigra</i> L. . . . .	„ 22	„	20. 11. 1927
	<i>Casuarina montana</i> Leschen. . . . .	„ 24	„	4. 12. 1927
	„ <i>stricta</i> Ait. . . . .	wahr-f	„ 24	„
	„ <i>equisetifolia</i> L. . . . .	scheinl.	2 x = 24	W.sp

Tabelle II (S. 269)

Spezies	Chromosomenzahl	Kerndurchmesser in $\mu$							Mittlerer Durchmesser in $\mu$	Mittleres Volumen in $\mu^3$	Volumenverhältnis
		5	6	7	8	9	10	11			
<i>Carpinus betulus</i> .	8			1	7	7	3	2	8,90	369,18	1,671
<i>Ostrya carpinifolia</i>	8				10	8	2		8,60	333,15	1,508
<i>Corylus avellana</i> .	11				10	6	3	1	8,25	299,41	1,355
„ <i>maxima</i> . .	11			6	6	6	2		8,70	344,81	1,561
„ <i>rostrata</i> . .	11			2	12	5	1		8,02	268,08	1,214
<i>Betula nana</i> . . .	14			11	9				7,45	220,91	1,000
„ <i>humilis</i> . .	14			8	11	1			7,65	239,04	1,082
<i>Alnus viridis</i> . . .	14				8	10	2		8,07	278,27	1,260
„ <i>glutinosa</i> . .	14			3	4	11	2		8,60	333,15	1,508
„ <i>japonica</i> . .	14			2	3	7	6	2	9,00	381,70	1,728
<i>Castanea sativa</i> . .	11			11	9				7,45	220,91	1,000
„ <i>crenata</i> . .	11			10	9	1			7,55	229,94	1,040
<i>Quercus robur</i> . . .	11				6	11	3		8,85	369,18	1,671
„ <i>pontica</i> . . .	11			1	9	9	1		8,50	321,56	1,456
„ <i>Libani</i> . . .	11				7	11	2		8,75	356,82	1,615
„ <i>Koehnii</i> . . .	11				11	5	4		8,65	344,81	1,561
„ <i>ilex</i> × <i>robur</i> .	—			5	3	3	4	5	9,0	381,70	1,728

Tabelle III. Rhythmik von Reduktionsteilung und Blüte bei den Fagales (S. 273)

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
<i>Carpinus betulus</i> L. . . . .			○	○								
" <i>orientalis</i> Mill. . . . .			○○	+								
<i>Ostrya carpinifolia</i> Scop. . . . .			○○	+								
" <i>virginica</i> L. . . . .			○	+								
<i>Corylus avellana</i> L. . . . .		+	○○	+				○	○○			
" <i>americana</i> Mill. . . . .		+	+				○		○○			
" <i>maxima</i> Mill. ( <i>C. tubulosa</i> Willd.) . . . . .		+	+				○		○○			
" <i>rostrata</i> var. <i>mandschurica</i> (Max. Rg.) . . . . .		+	+						○			
" <i>colurna</i> L. . . . .		+	+						○			
<i>Betula nana</i> L. . . . .			+				○		○○			
" <i>humilis</i> Schrank. . . . .					+	+	○					
" <i>pumila</i> L. var. <i>rotundifolia</i> Hort. Zabel. . . . .					+	+	○					
" <i>nana pubescens</i> . . . . .					+	+	○					
" <i>Middendorffii</i> Traut. F. et Mey. . . . .					+	+	○					
" <i>populifera</i> Marsh. . . . .				+								
" <i>articefolia</i> (Spach.) Reg. . . . .				+								
" <i>glandulosa</i> Mich. . . . .				+								
" <i>pubescens</i> Ehrh. var. <i>carpatica</i> (Waldst. et Kit.) . . . . .				+								
" <i>papyrifera</i> Marsh. . . . .				+								
" <i>lenta</i> L. . . . .				+								
<i>Alnus viridis</i> (Chaix.) DC. ( <i>A. alnobetula</i> [Ehrh.]) . . . . .				+								
" <i>incana</i> (L.) Moench . . . . .		+	+	+								
" <i>glutinosa</i> Gaertn. . . . .		+	+	+								

○ Reduktionsteilung bzw. Pollenbildung + Blüte

Die Tabelle bezieht sich auf Untersuchungen im Botanischen Garten zu Berlin-Dahlem 1926/27.

Tabelle III (Schluß)

	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
<i>Alnus rubra</i> Bong. (C. Washingtonia Hort.) . . . . .				++					○○○			
" <i>japonica</i> S. et Z. . . . .				++					○○○			
" <i>cordata</i> (Lois.) Desf. var. <i>genuina</i> (Reg.) . . . . .				++					○○○			
" <i>subcordata</i> C. A. Mey. . . . .				++					○○○			
" <i>maritima</i> (Marsh.) Nutt. (A. oblongata Regel)			○○○	++	+		++	○	○○+	++		
<i>Fagus sylvatica</i> L. . . . .						○○						
<i>Castanea sativa</i> Mill. (C. vesca Gaertn.) . . . . .						○○						
" <i>crenata</i> (C. japonica Blume) . . . . .						○○						
" <i>dentata</i> (C. americana Mchx.) . . . . .						○○						
" <i>pumila</i> (L. Mill.) . . . . .						○○+						
<i>Quercus robur</i> L. p. p. (Q. pedunculata) . . . . .				○○	○+	+						
" <i>sessilis</i> Ehrh. (Q. sessiliflora Salisb.) . . . . .				○○	○+	+						
" <i>pontica</i> K. Koch . . . . .				○	○○							
" <i>Libani</i> Oliv. . . . .				○○	○	+						
" <i>coccinea</i> Wangg. . . . .				○○	○	+						
" <i>ilicifolia</i> (Qu. Baumisterii) . . . . .				○○	○	+						
" <i>glandulifera</i> (Qu. dentata var. Alberti) . . . . .				○○	○	+						
" <i>Dalechampii</i> (Qu. toza Griseb.) . . . . .				○○○	○	+						
" <i>lanuginosa</i> Lam. . . . .				○○	○	+						
" <i>macranthera</i> Fisch. u. Mey. . . . .				○○○	+	+						
" <i>macrocarpa</i> Mich. . . . .				○○	○+	+						
" <i>Koehnii</i> (ilex × sessilis?) . . . . .				○○	○	+						
" <i>ilex</i> × <i>robur</i> (Qu. austriaca sempervirens Hort.)				○○	○	+						
" <i>Späthii</i> . . . . .				○	○○	++						

○ Reduktionsteilung bzw. Pollenbildung + Blüte

Die Tabelle bezieht sich auf Untersuchungen im Botanischen Garten zu Berlin-Dahlem 1926/27.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [25](#)

Autor(en)/Author(s): Wetzel Gerhard

Artikel/Article: [Chromosomenstudien bei den Fagales 257-283](#)