

Untersuchungen über die Sterilität von *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz unter der Annahme eines hybriden Ursprungs dieser Art.

Von Fritz Schwarzenbach, Meilen (Zürich).

Mit 22 Abbildungen im Text und den Tafeln XI—XIII.

Einleitung.

Im Winter 1917—18 veranlaßte mich Herr Prof. Dr. A. Ernst die vorliegende Untersuchung über die Sterilität von *Cardamine bulbifera* auf Grund der Annahme eines hybriden Ursprunges dieser Art zu beginnen. In seinem Buche: „Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich“, das im Sommer 1918 erschien, befaßt er sich im 13. Kapitel mit der Möglichkeit einer hybriden Entstehung von „Pflanzen mit ausschließlich vegetativer Propagation“. Zu dieser Gruppe stellt er auch *Cardamine bulbifera* und erörtert die Gründe, die ihm für eine solche Annahme zu sprechen scheinen (Ernst 1918, p. 490—500). In den Jahren 1915—17 hatte er sich auch schon eine Anzahl Versuchspflanzen der vier Arten *Cardamine bulbifera*, *pentaphylla*, *polyphylla* und *pinnata* verschafft und einige Vorversuche über die Fruchtbildung bei *Cardamine pentaphylla* ausgeführt. Ihre Resultate, sowie die Vorschläge zu eingehenderer Prüfung des mit der Sterilität verbundenen Fragenkomplexes finden sich im 13. Kapitel (l. c. p. 490—500) seines Buches.

Im Laufe meiner eigenen, sich an jene Vorversuche anschließenden Untersuchungen tauchten allerlei Schwierigkeiten auf, besonders die zytologische Untersuchung erwies sich als sehr zeitraubend, so daß die Arbeit erst jetzt soweit ist, daß ein erster Teil davon veröffentlicht werden kann. Da frühestens 1922 blühende Sprosse aus den Samen der Kreuzungsversuche von 1918 zu erwarten sind, kann die Untersuchung natürlich nicht als abgeschlossenes Ganzes betrachtet werden. Einige der Resultate erscheinen mir aber wichtig genug, um schon jetzt bekannt gegeben zu werden.

Ich möchte an dieser Stelle noch allen denjenigen danken, die mir für diese Untersuchung ihre Hilfe zukommen ließen, vor allem Herrn Prof. Dr. A. Ernst für seine Anregungen, sowie für seine mannigfache Unterstützung bei der Beschaffung des Materials und der Literatur.

Frühere Beobachtungen über die Sterilität von *Cardamine bulbifera* und bisherige Annahmen über deren Ursache.

Schon in der älteren Literatur finden sich mehrfach Angaben über teilweise oder vollständige Sterilität von *Cardamine bulbifera*¹⁾. Ein Teil der Autoren begnügt sich dabei mit der bloßen Angabe einer verminderten Fertilität, andere suchen zugleich Gründe für diese Erscheinung. Im folgenden zitiere ich die wichtigsten dieser Angaben.

Linné (1737, p. 335): „... ex alis enim foliorum floralium bulbi solitarii excrescunt ut in *Lilii* sp. 2—da, hinc abortit communiter (in haec ut in illa) fructus, cuius vices supplent bulbi.“ De Candolle (1821, II, p. 279): „Flores aut saltem siliquae ob bulbillorum evolutionem saepe abortiunt.“ Reichenbach (1837/38, Bd. XXXI, p. 71): „Blüten 3—12, nicht selten ganz verkümmern. Schötchen selten reifend, durch die zweite Vermehrungsweise ersetzt.“ In der neueren Literatur finden sich weitere solche Beobachtungen. Parlato (1890, IX, p. 845): „... fruttifica di rado.“ Calestani (1908, p. 380): „Non ho potuto esaminare frutti maturi di *Dentaria bulbifera* che si riproduce sempre agamicamente.“ Ein Teil der Autoren beschäftigt sich dabei eingehender mit den Ursachen der verminderten Fertilität. So Hildebrand (1881, p. 23): „Die hier allein vorhandenen oberen Antheren liegen mit ihren Rissen beim Aufspringen dem Blütenzentrum zugekehrt²⁾), so daß auch

1) In der Nomenklatur halte ich mich an Schinz und Keller (1909, Flora der Schweiz, I. Teil, 3. Aufl., p. 242). Die Argumente, die Schulz (1903, p. 299) in seiner Monographie der Gattung *Cardamine* für die Vereinigung der Gattungen *Dentaria* und *Cardamine* zu einer Gattung *Cardamine* vorbringt, scheinen mir noch heute stichhaltig zu sein. Ich weise immerhin darauf hin, daß Hegi (1919) in seiner Flora von Mitteleuropa doch *Dentaria* noch als besondere Gattung behandelt.

2) Das Fehlgeschlagen der beiden kürzeren Staubgefäß bei den Exemplaren von *Cardamine bulbifera*, die Hildebrand untersuchte, ist eine rein zufällige Erscheinung, im allgemeinen sind alle sechs Staubgefäß normal ausgebildet. Schon Kirchner (1900, p. 368) bemerkt unter Hinweis auf Hildebrand, daß er keine Blüten mit fehlgeschlagenen äußeren Staubblättern fand. Weiteres über Mißbildungen s. p. 402.

die Sichselbstbestäubung angebahnt ist; wenn dennoch bei möglicher Sichselbstbestäubung und den Mitteln zur Anlockung der die Fremdbestäubung vollziehenden Insekten hier so selten sich Früchte ausbilden, so hat dies darin seinen Grund, daß den jungen Früchten die Kraft durch die in den Blattachseln sich bildenden Bulbillen entzogen wird". Dann vor allem Kerner (1891, II, p. 455): „Der Pollen gelangt bei ihr (*Dentaria bulbifera*) nur durch Mithilfe der Insekten auf die Narbe, und nur dann, wenn diese Tiere die Blüten besuchen, kommt es zur Bildung von Früchten. Sie wächst teils in jungen Buchengehölzen und in der Nähe des sonnigen Waldrandes, wo sich Insekten mit Vorliebe herumtreiben, aber auch noch im Hochwald, der sich im Laufe der Zeit aus den jungen Gehölzen herausgebildet hat, und in dessen tiefschattigem, blütenarinem Grunde die Bienen, Hummeln, Fliegen und Falter nur selten Einkehr halten. Im Jungwald und unfern vom Saume des Gehölzes entwickeln sich aus den von Fliegen und Bienen besuchten Blüten allenthalben Schotenfrüchte; in der einsamen Tiefe des Hochwaldes dagegen blühen und verblühen die meisten Doldentrauben, ohne von Insekten besucht worden zu sein. Die Mehrzahl der Fruchtanlagen verkümmert dort, welkt, fällt ab, und nur selten kommt eine oder die andere samentragende Schote zur Ausbildung. In dem Maße aber, als die Fruchtbildung beschränkt ist, erscheint die Bildung von Ablegern gefördert; in den Blattachseln wachsen große zwiebelförmige Knospen heran, welche sich, sobald der Hochsommer kommt, von der vergilbenden Pflanze ablösen, von dem im Winde schwankenden Stengel weggeschleudert werden, auf den feuchten Boden des Laubwaldes gelangt, alsbald anwurzeln und zu unterirdisch kriechenden Rhizomen heranwachsen. An den schattigsten Stellen des Waldes trifft man auch Stöcke, welche selbst an der Spitze des Stengels keine Blüten entwickeln und daher nur auf die Vermehrung durch Ableger angewiesen sind.“ Auf diese Ausführungen stützt sich auch Kirchner (1900, p. 368): „Spontane Selbstbestäubung ist bei der Lage der oberen Antheren über der Narbe jedenfalls nicht ausgeschlossen, scheint aber bei der bekannten Unfruchtbarkeit der Pflanze an solchen Orten, wo den Blüten kein Insektenbesuch zuteil wird (hierüber näheres bei Kerner, Pflanzenleben, 2. Aufl.), unwirksam zu sein. Ich fand an sonnigen Waldstellen die Blüten von zwei Pollen fressenden Fliegenarten und von Käfern (*Meligethes* und *1 Cerambycide*) besucht; auch waren an einigen Exemplaren junge Früchte angesetzt“¹). Schulz (1903,

1) Auf Kerner berufen sich auch Klein (1901, p. 426) und Günthart (1917, p. 105). Auch Knuth (1896, p. 92) glaubt, daß mangelnder Insekten-

p. 365) schreibt: „Infolge der bekannten vegetativen Vermehrung der Pflanze durch Bulbillen werden reife Schoten sehr selten beobachtet.“ Er kennt erst fünf Standorte, wo *C. bulbifera* Früchte bringt, nämlich: 1. Auf Rügen bei Stubbenkammer, 2. auf der benachbarten Insel Moen, 3. am Ukleisee bei Lübeck, 4. an der Donaumündung bei Babadagh, 5. an der Sèvre bei La Mothé-St. Heraye. Er vermutet ferner, nach den Angaben Baxters, daß auch in England schon reife Früchte gefunden wurden. Er vermutet daher einen gewissen Zusammenhang zwischen Fruchtbildung und Meeresnähe (p. 365): „Aus den angeführten Standorten ergibt sich die überraschende Tatsache, daß *C. bulbifera* nur in der Nähe des Meeres fruktifiziert. An den Fruchtexemplaren werden übrigens die Bulbillen nur in geringer Anzahl oder gar nicht ausgebildet.“ Schmid (1919, IV, p. 326) weist in seiner Besprechung der Sterilität von *C. bulbifera* auf die Feststellung von Schulz hin, daß alle Standorte, wo diese Pflanze Früchte ausbildet, in der Nähe des Meeres liegen, ohne aber weitere Vermutungen zu äußern. Die neueste Annahme ist nun diejenige von Ernst (1918), welcher vermutet, daß die Schwächung der Fertilität von *C. bulbifera* durch hybriden Ursprung dieser Art verursacht wurde (p. 498): „So würde also *C. bulbifera* mit ihrer ebenfalls zwischen den Typen von *C. pentaphylla* und *C. polypylla* variierenden Blattgestalt, ihrer Blütenfärbung und ihrer Sterilität sich diesen Bastarden anreihen und sich sehr wohl als ein durch vegetative Propagation ausgezeichneter steriler und daher konstanter Bastard auffassen lassen. Ob das unterscheidende Merkmal der Bulbillenbildung dabei unmittelbar als neue Eigenschaft in der F_1 -Bastard-Generation oder erst später etwa durch Mutation einer vorher sterilen Bastardform aufgetreten ist, muß vorderhand dahingestellt bleiben.“

Zusammenfassung. Wenn wir die bisherigen Annahmen über die Ursachen der verminderten Fertilität von *Cardamine bulbifera* überblicken, erkennen wir vier Gruppen: 1. Die älteren Autoren, Linné, De Candolle, Hildebrand, nehmen einfach an, daß infolge des Auftretens der Bulbillen als Korrelationserscheinung eine Schwächung der Fertilität stattfinde, über die Ursache des Auftretens der Bulbillen äußern sie sich nicht. 2. Ein Teil der neueren Autoren, vor allem

besuch die Ursache der verminderten Fertilität sei. „. . . nur an sonnigen Stellen, wo Insektenbesuch eintritt, erfolgt Fruchtansatz, im Waldesschatten ist die Pflanze fast immer steril. . . . Trotz häufiger Überwachung habe ich in den Wäldern bei Kiel und Flensburg niemals Insektenbesuch wahrgenommen, so wie äußerst selten Fruchtansatz.“

Kerner und Knuth, glauben die Ursache für die mangelnde Fruchtbarkeit im Ausbleiben der Bestäubung wegen Nichtbesuch durch Insekten gefunden zu haben. Sie nehmen also an, daß die Fertilität der Art durch die Bulbillenbildung nicht wesentlich beeinflußt werde. 3. Aus der Vergleichung der Standorte, von welchen ihm Fruchtbildung bekannt war, vermutet Schulz einen gewissen Zusammenhang zwischen der Verminderung der Fertilität von *C. bulbifera* und der Meeresnähe, wobei er zugleich eine Korrelation zwischen Bulbillenbildung und Unterdrückung der Fruchtbildung feststellt. 4. Ernst nimmt an, daß *C. bulbifera* eine derjenigen Pflanzen sei, deren Sterilität durch hybride Entstehung verursacht wurde, und die sich durch vegetative Propagation erhalten konnten.

Es ist nun Aufgabe der vorliegenden Untersuchung, zu prüfen, wie weit sich die Frage nach der Ursache der verminderten Fertilität von *C. bulbifera* erklären läßt auf Grund der Arbeitshypothese von Ernst über die Möglichkeit eines hybriden Ursprungs von Arten mit rein vegetativer Propagation.

I. Untersuchung nach morphologischen, ökologischen und geographischen Gesichtspunkten.

I. Lebensweise und Habitus der europäischen Arten der Sektion *Dentaria*.

In Europa (inklusive Kaukasus) sind 10 Arten der Sektion *Dentaria* heimisch, nämlich: 1. *C. microphylla* (Wild.) O. E. Schulz, 2. *C. bipinnata* (C. A. Meyer) O. E. Schulz, 3. *C. savensis* O. E. Schulz, 4. *C. quinquefolia* (M. B.) Schmalhausen, 5. *C. bulbifera* (L.) Crantz, 6. *C. polyphylla* (W. K.) O. E. Schulz, 7. *C. pinnata* (Lam.) R. Brown, 8. *C. pentaphylla* R. Brown, 9. *C. enneaphylla* (L.) Crantz, 10. *C. glandulosa* (W. K.) Schmalhausen. Die meisten sind Frühlingspflanzen der Laub und Mischwälder¹⁾. Sie blühen in den Monaten April bis Mai, reifen während des Mai und Juni ihre Früchte und im Spätsommer sind an den meisten Standorten alle oberirdischen Organe verschwunden. Für die folgende Untersuchung halte ich mich vor allem an die vier in der Schweiz vorkommenden Arten: *C. bul-*

1) Eine Ausnahme bilden nur die beiden seltenen kaukasischen Arten *C. microphylla* und *C. bipinnata*, die sich nach Schulz (1903) in der alpinen Region in Alpwiesen finden.

bifera, *C. pentaphylla*, *C. polypylla* und *C. pinnata*¹). Die Standortsbedingungen dieser vier Arten sind nicht wesentlich verschieden, an manchen Stellen finden wir zwei oder drei Arten beieinander. Im ganzen bevorzugt *C. pol.* die schattigen Hänge und Schluchten der Voralpen, während *C. pent.* sich eher in Waldlichtungen, gelegentlich auch in Wiesen ansiedelt. *C. pin.* findet sich in Buchen- und Kastanienwäldern, diese Art ist etwas weniger an Feuchtigkeit gebunden als *C. pol.* An ähnlichen Standorten wie *C. pin.* findet sich auch *C. bulb.* Alle Arten überwintern vermittelst des unterirdischen Rhizoms, das bei den einen Arten fadenförmig dünn ist (*C. glandulosa*, *microphylla*, *bipinnata*), bei anderen etwas dicker (*C. bulb.*, *savensis*, *enneaphylla*, *quinquefolia*, *polypylla*, *pentaphylla*), bei *C. pin.* erreicht es eine Dicke von 1 cm. Die Rhizome sind mit fleischigen Schuppenblättern besetzt, daher der Name *Dentaria*. Die Schuppenblätter sind in einer $\frac{3}{8}$ -Spirale angeordnet. Ihr Abstand ist bei den einzelnen Individuen stark verschieden, immerhin ist er bei den Arten mit dickerem Rhizom geringer als bei den Arten mit fadenförmigem Rhizom. Bei allen Arten finden sich an der Spitze der Schuppenblätter 1—5 (meist 3) Zähnchen, die der Fiederung der Laubblätter entsprechen. Das Rhizom bewirkt nicht nur die Erhaltung des Individuums, sondern dient zugleich zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung und zur langsamen Ausbreitung der Art. In jeder Vegetationsperiode wächst das Rhizom einige Zentimeter vorwärts und bildet dann in den Achseln der vordersten Schuppenblätter 1—5 neue Rhizomknospen, von denen eine, seltener zwei sich im nächsten Jahre weiter entwickeln. Die übrigen gehen nach und nach zu Grunde, oder entwickeln sich gelegentlich noch in späteren Jahren zu Rhizomen. An der Spitze der Rhizomspitze bildet sich ja nach den Ernährungsbedingungen des vorhergehenden Frühlings entweder ein terminaler Blütenproß (unter günstigen Verhältnissen), oder es entwickeln sich an Stelle der vordersten Schuppenblätter 1—2 grundständige Laubblätter, ohne daß ein Blütenproß gebildet wird. So finden sich an lichtarmen Standorten (dichter Tannenwald) oder an der Höhengrenze der Art²) oft nur vereinzelte oder gar

1) Da diese vier Arten im Laufe der Untersuchung immer wieder erwähnt werden, werde ich dafür folgende Abkürzungen verwenden: *C. bulbifera* = *C. bulb.* *C. polypylla* = *C. pol.* *C. pentaphylla* = *C. pent.* *C. pinnata* = *C. pin.* Die Kenntnis der meisten Standorte verdanke ich den Angaben von Herrn Prof. Ernst.

2) Die Höhengrenze von *C. bulb.* fand ich bei Buchs in ca. 1250 m Höhe auf der Alp Valspus, für *C. pol.* am selben Ort in 1200 m Höhe, oberhalb Berschis bei Flums auf 1450 m Höhe.

keine Blütenprosse, daneben aber eine große Anzahl Pflanzen, die nur grundständige Laubblätter ausbilden. Diese Erscheinung beobachtete ich vor allem bei *C. bulb.* und *C. pol.* Die gleiche Beobachtung machte auch Schmid bei *C. bulb.* (1919, IV, p. 326). „Selbst den reinen Nadelwald vermag sie zu besiedeln; doch kann es hier im dauernden Schatten zur Unterdrückung jeglicher Blütenbildung kommen. So vegetiert sie in dieser Weise im Fichtenwald des Böhmerwaldes, in den Tannen-Fichtenmischwäldern von Mittelmähren, sowie im Fichten-Tannenwald von Illyrien.“ Kägis Beobachtungen gehen noch weiter (1913, p. 10): „An zu schattigen Stellen freilich vermögen sie (*C. bulb.*) nicht mehr zur Blüte zu gelangen, sie treiben alsdann nur noch Blätter. Wird eine Lokalität aber vollständig vom jungen, geschlossenen Tannenwald überschattet und ist es den Wurzelstöcken nicht mehr möglich, aus Mangel an Licht, grüne Blätter zu erzeugen, so vegetieren dieselben immerhin im Boden noch jahrelang weiter, um bei passender Gelegenheit (allfällig entstehende Lücken) wieder neu zu treiben.“

Die Blätter sind entweder mehr oder weniger quirlständig am Stengel angeordnet, meist sind es deren drei (bei *C. enneaphylla*, *glandulosa*), oder aber sie stehen zu dritt oder mehr spiraling am Stengel (bei den übrigen Arten). Ein wesentlicher Unterschied zwischen der quirligen und der spiralingen Anordnung besteht nicht, bei beiden Formen finden sich Übergänge. Die Blätter selbst sind entweder gefiedert (*C. pin.*, *pol.*, Fig. 1, *quinquefolia*, *bipinnata*, *microphilla*), gefingert fünfzählig (*C. pent.*, Fig. 1), oder dreizählig (*C. ennaphylla*, *savensis*, *glandulosa*). Bei den dreiteiligen Blättern finden sich gelegentlich zwei weitere, so daß dann ein gefiedertes oder gefingertes Blatt entsteht (*C. glandulosa* und *C. savensis*). *C. bulb.* nimmt in bezug auf die Beblätterung eine besondere Stellung ein. Es finden sich hier meist drei (gelegentlich vier bis sechs oder nur zwei) untere Stengelblätter, die in ihrer Gliederung und Anordnung den Stengelblättern von *C. pol.* und *C. pin.* entsprechen. Sie können entweder fast quirlig angeordnet sein, oder aber eine regelmäßige spiralinge Folge aufweisen. Oft sind auch zwei fast gegenständig und das dritte ist weiter entfernt. Oberhalb dieser unteren Stengelblätter finden sich bei *C. bulb.* kleinere, obere Stengelblätter (Fig. 2), die oft durch Übergänge mit den unteren verbunden sind. Die obersten dieser Blätter sind einfach, nur kurz gestielt, nach unten folgen 2—3teilige, gelegentlich auch solche mit fünf Fiederblättchen. Bei solchen Pflanzen ist es schwer zu entscheiden, ob diese Blätter zu den unteren oder oberen Stengelblättern zu zählen sind. Im allgemeinen aber fällt dieser Unter-

schied in der Blattform und Anordnung sofort auf. Meist sind 8—10 solcher oberen Blätter. Ich trete an dieser Stelle so eingehend auf die Beblätterung von *C. bulb.* ein, weil ich im Laufe der Untersuchung noch mehrmals auf diese oberen Stengelblätter zu sprechen komme.

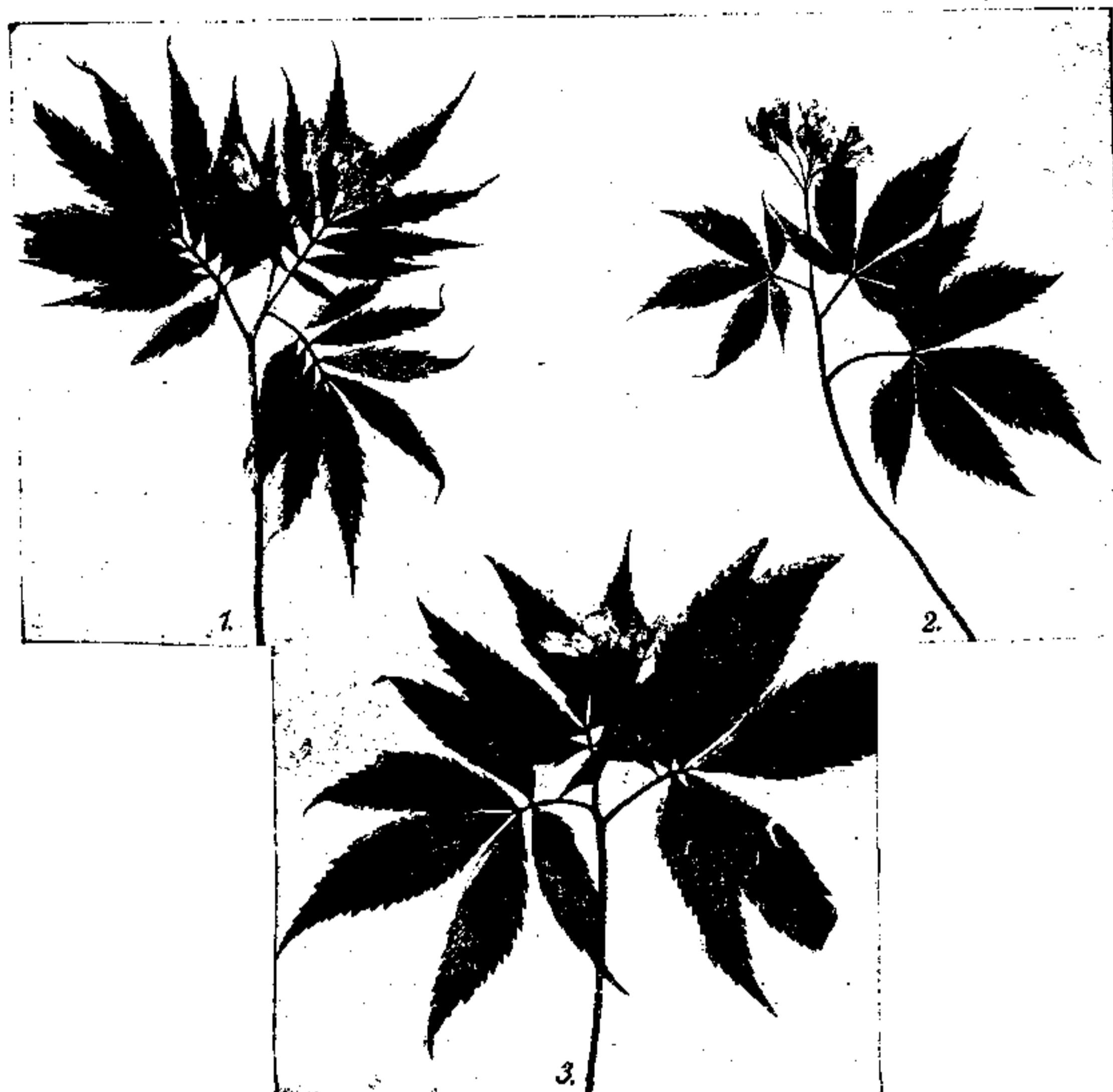


Fig. 1 (= Fig. 140 in A. Ernst, 1918).

1. *Cardamine polyphylla* (W. und K.) O. E. Schulz.
2. *C. pentaphylla* (Scop.) R. Br.
3. Vermutlicher Bastard *C. polyphylla* \times *pentaphylla*. $\frac{1}{4}$ nat. Gr.
Aus A. Ernst (1918, Fig. 140).

Die Form der Blüten der verschiedenen Arten ist nicht wesentlich verschieden, wohl aber die Farbe. Die Blüten von *C. pol.* sind gelblich, diejenigen von *C. pent.* dunkel-violett, diejenigen von *C. pin.* weiß. Die Farbe der Blüten von *C. bulb.* schwankt zwischen blaßrosa und violett. Die Blüten von *C. bulb.* sind kleiner als diejenigen der übrigen europäischen Arten mit Ausnahme von *C. quinquefolia*, deren Blüten ungefähr gleichgroß sind. Bei den vier in der Schweiz vor-

kommenden Arten sind die längeren Staubgefäßbe beim öffnen der Blüte meist auf der Höhe der Narbe oder etwas darüber. Sehr häufig



Fig. 2 (= Fig. 141 in A. Ernst, 1918).
Blütensproß von *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.
Aus A. Ernst (1918, Fig. 141).

tritt Selbstbestäubung ein. Bei *C. bulb.* sind die Staubbeutel kleiner als bei anderen Arten, der Raum in der offenen Blüte wird durch sie

daher nicht ganz ausgefüllt. Zudem drehen sie sich nach dem Öffnen der Blüte um 90° seitwärts und kippen gleichzeitig in die Horizontal-lage um, so daß die offenen Staubbeutel nach aufwärts schauen. Selbst-bestäubung ist daher weniger häufig als bei den anderen Arten. Immerhin ist sie durch diese Vorrichtungen nicht ganz ausgeschlossen, wie Beobachtungen an eingehüllten Blütenständen zeigten.

Die Blüten aller Arten zeigen gelegentlich Mißbildungen, wie ganze oder teilweise petaloide Ausbildung von Antheren, Fehlen einzelner Staubblätter, oder Vermehrung der Zahl der inneren Staub-blätter auf fünf oder sechs, frühzeitige Degeneration der Kelchblätter oder der ganzen Knospen. Diese Abweichungen finden sich bei *C. bulb.* nicht häufiger als bei den übrigen Arten¹⁾. Hildebrand (1881, p. 23) fand bei den von ihm untersuchten Exemplaren von *C. bulb.* überall nur die Filamente der kürzeren Staubblätter, die Staubbeutel fehlten. Er war daher der Ansicht, daß sie bei dieser Art immer fehlschlagen. Ich fand nie solche Blüten, in Buchs 1919 hingegen eine Anzahl Blüten, bei denen die Staubbeutel noch ausgebildet waren, aber keinen Pollen enthielten und deshalb geschlossen blieben²⁾. Bei einzelnen Pflanzen, die inmitten anderer mit normalen Blüten standen, besaßen alle Blüten nur solche Antheren. Die Fruchtknoten dieser Blüten waren teils klein, entwicklungsunfähig, teils aber anscheinend normal. Der Fruchtknoten von *C. bulb.* hat bei normalen Blüten eine Länge von 5—7 mm. Die Narbe ist zweiteilig und über den Placenten oft leicht verbreitert, doch weniger stark als dies bei *C. pent.*, *pol.* und *pin.* der Fall ist. Die Narbenpapillen sind schon vor dem Öffnen der Blüte fertig ausgebildet. In vielen Blüten von *C. bulb.* ist der Fruchtknoten nur 3—5 mm lang, er wird rasch gelb und geht vorzeitig zu Grunde. Besonders häufig fand ich dies in einer Waldlichtung in Runkels bei Buchs 1919, wo *C. bulb.* einen sehr dichten Bestand bildete. An einzelnen Stellen hatte die Mehrzahl aller Blüten solche Fruchtknoten. Die Narbenpapillen sind bei solchen Fruchtknoten entweder stark reduziert oder sie fehlen ganz, oft ist auch der Griffel unmittelbar unter der Narbe umgebogen, so daß die Narbe nach unten schaut. Weitere Anomalien fand Klein in den Blüten von *C. bulb.* (1901). Er fand bei der

1) Bei *C. pin.* fanden sich solche Anomalien bei den Versuchspflanzen ziemlich häufig, doch ist dies begreiflich, da diese Art die Kultur in Töpfen schlecht erträgt.

2) Bei Versuchspflanzen von *C. pin.*, die durch die Kultur gelitten hatten, zeigten sich gelegentlich auch solche Blüten, ebenfalls solche, bei denen der Fruchtknoten klein, entwicklungsunfähig war.

Untersuchung einer größeren Anzahl Blüten zwischen den Filamenten der kürzeren Staubblätter und dem Fruchtknoten fadenartige Bildungen. Oben befand sich meistens ein Köpfchen, das einfach oder gegabelt und gerade oder schief aufgesetzt war. Der Stiel bestand aus gleichartigen, dünnwandigen Zellen, in deren Mitte sich ein dünnes Spiralgefäß befand. Das Köpfchen zeigte bei den einen dieser Bildungen im Innern papillöse Zellen, die auffallend dem Archespor der Antheren glichen. Klein fand auch bei einzelnen eine fibröse Schicht oder Reste davon. Bei zweiteiligen Gebilden waren oft zwei solche archesporähnliche Komplexe vorhanden, so daß er zum Schluß kam (1901, p. 424): „Diese fibrösen Zellen zeigen es deutlich, daß wir es hier mit staubblattartigen Gebilden zu tun haben; da aber in denselben sich niemals Blütenstaub entwickelt, können dieselben nur als Staminodien angesehen werden.“ Diese Gebilde erreichten eine Länge bis zu 5 mm. Ich untersuchte anfangs Mai 1919 in Brusino-Arsizio im Tessin¹⁾ ca. 400 Blüten und fand dabei in einer einzigen ein solches Gebilde. Im gleichen Monat suchte ich auch bei Buchs nach diesen „Staminodien“ und fand an einer Stelle unter ca. 1000 untersuchten Blüten bei 25 solche Bildungen. An einer weiteren Stelle in der Nähe fand ich sie etwas reichlicher, und zwar sowohl im Schatten des Buchenwaldes, als auch in der angrenzenden sonnigen Lichtung. Finden sie sich bei einer Blüte, so sind sie meist auch bei anderen Blüten desselben Blütenstandes vorhanden, doch nur selten bei allen. Sie finden sich nur auf einer Seite des Fruchtknotens oder aber auf beiden; im allgemeinen ist diese Verteilung am selben Blütenstande einheitlich. Die größte Länge dieser Fäden betrug 2 mm, im Mittel maßen sie etwa 1,2 mm. Meist waren es einfache, fadenförmige Gebilde, seltener waren sie oben gegabelt. Anatomisch zeigten diese Gebilde keine Besonderheiten, sie bestanden aus gleichmäßigen, parenchymatischen Zellen mit einem Leitbündel in der Mitte. Archesporähnliche Bildungen fand ich keine. Doch ist zu bemerken, daß Klein seine Untersuchungen an einem viel größeren Material durchführte (630 Blüten mit solchen Bildungen), ferner fand er Fäden, die bis 5 mm lang waren, während bei Buchs die längsten 2 mm maßen. 1920 fand ich bei den Pflanzen in Buchs diese „Staminodien“ auch wieder. Sie schienen ungefähr gleich häufig vorzukommen wie 1919, besaßen aber etwas mannigfaltigere Formen. Klein beschreibt noch eine weitere Gruppe von solchen Bildungen,

1) Herr Prof. Ernst verdankt die Kenntnis dieses Standortes von *C. bulb.* der Freundlichkeit von Herrn Prof. Schinz in Zürich.

die an der gleichen Stelle auftraten, aber erst nach dem Abfallen der Kron-, Kelch- und Staubblätter, sowie der oben beschriebenen „Staminodien“. Es waren wieder dünne fadenförmige Gebilde, die an ihrem Ende nicht oder nur schwach keulig verdickt waren, und deren Spitze oft narbenartig papillös entwickelt war. Bei den verdickten Bildungen fand sich unter der Spitze eine unregelmäßige Öffnung, die in eine Höhle im Innern führte. In der Wand dieser Gebilde fanden sich oft auch fibröse Zellen. Klein sagte daher von ihnen (p. 425): „Diese Gebilde wären also einigermaßen kombinierte Bildungen, da sie einerseits mit ihrer papillösen Spitze und der inneren Höhlung an Pistille erinnern und andererseits wegen der fibrösen Zellen auch Staubblatt-natur verraten.“ Es gelang mir nicht, solche sekundäre Bildungen zu finden. Die Blüten, die diese zweite Art von Bildungen aufwiesen, zeigten keinen Fruchtansatz. Klein nahm daher eine kausale Beziehung zwischen der Unterdrückung der Fruchtbildung und der Ausbildung dieser Gebilde an (p. 427): „Diese Exemplare der *Dentaria bulbifera* mußten daher wahrscheinlich gleichfalls an schattigen Orten gestanden haben, wo die Bestäubung infolgs Mangels von Insekten ausblieb und daher auch keine Schoten sich ausbildeten¹⁾; statt dessen entstanden aber die hier beschriebenen Gebilde. In den Blüten wurden nämlich die für die Samenbildung bestimmten Stoffe — infolge der unterbliebenen Bestäubung — nicht verbraucht, und so wurden sie für diese Gebilde verwendet. Dieselben sind also eventuell entstehende, adventive Bildungen, welche mit der Samenbildung in Zusammenhang stehen und so einen neueren Fall jener Korrelationen abgeben, die in der Gestaltung des Pflanzenkörpers eine so große Rolle spielen. Da der Pflanzenkörper mit allen seinen Teilen ein organisches Ganzes bildet, so ruft das Ausbleiben eines Teiles die Entstehung eines anderen hervor. Denn die Pflanze trachtet die einmal erworbenen plastischen Stoffe unbedingt auf irgendeine Art zu verwenden, und wenn sie die für einen bewußten Zweck bestimmten Stoffe dafür nicht aufbrauchen kann, so benutzt sie diese Stoffe zur Hervorbringung neuer Bildungen.“ Ich glaube nicht, daß die korrelative Beziehung so einfach ist, wie sie Klein hier annimmt. Es wäre sonst seltsam, daß nur gerade in den unbefruchteten Blüten von *C. bulb.* solche Bildungen auftreten, bei anderen Pflanzen aber nicht. Hier bieten ja schon die Bulbillen eine Gelegenheit, die nicht benutzten plastischen Baustoffe doch noch für die Fortpflanzung zu verwenden. Zudem beruhen wohl beide Er-

1) Er hatte die Pflanzen auf dem Markte gekauft.

scheinungen, die „Staminodien“ und die „Pistille“ auf der gleichen Ursache. Nun sind aber die „Staminoden“ schon zur Blütezeit ausgebildet, oft sogar schon in Blüten, die noch geschlossen sind, also sicher zu einer Zeit, wo noch nicht entschieden ist, ob die Blüte befruchtet wird oder nicht. Die Zeichnungen Kleins deuten übrigens darauf hin, daß wahrscheinlich die Fruchtknoten jener Blüten entwicklungsunfähig sind, sie sind dünn und klein, ähnlich wie die oben beschriebenen entwicklungsunfähigen Fruchtknoten. In meinem Material fanden sich die „Staminodien“ an entwicklungsunfähigen wie an anscheinend entwicklungsfähigen Fruchtknoten, eine direkte Beziehung zwischen Sterilität des Fruchtknotens und diesen Bildungen konnte ich nicht feststellen, doch scheint sie mir wahrscheinlich. Darauf hin deutet die Beobachtung Kleins, daß sich die „Pistille“ nur in Blüten fanden, die keine Früchte entwickelten. Aus der Angabe Kleins, daß er in einem Jahre tausende von Blüten durchmusterte, ohne solche Bildungen zu finden, so wie aus meinen Ergebnissen in Brusino ergibt sich, daß die Entwicklung derselben wohl stark von äußeren Einflüssen abhängig ist; ob direkt oder als Korrelationserscheinung zur verminderten Fertilität läßt sich auf Grund der vorliegenden Beobachtungen nicht entscheiden.

Anschließend möchte ich hier die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Ableger besprechen. Die Vermehrung durch Bildung akzessorischer Sprosse ist in der Gattung *Cardamine* ziemlich verbreitet. Diese treten dabei als Adventivsprosse auf den Blättchen auf [*C. pratensis* L., *hirsuta* L.¹⁾ u. a.], oder als Ableger in den Blattachseln [*C. amara* L., *lyrata* Bunge¹⁾ u. a.] oder als Bulbillen an den Blattstielen [*C. tenella* (Pursh) O. E. Schulz²⁾³⁾, *californica* (Nutt) Greene] oder in den Blattachseln [*C. bulb.*, *C. quinquefolia*²⁾⁴⁾]. Diese Bildungen treten aber mit Ausnahme derjenigen von *C. bulb.* nur unter besondern äußern Umständen auf (Unterdrückung der Blütenbildung durch große Feuchtigkeit, durch „Gefülltwerden“ usw.). Bei *C. bulb.* finden sie sich jedoch als regelmäßige Bildung. Zur Blütezeit sind diese Bulbillen bei *C. bulb.* bei den meisten Individuen 1—3 mm lang. Sie sind braun-violett und bestehen aus Niederblättern, die in Form und Größe den Schuppenblättern des Rhizoms entsprechen. Zur Zeit der Fruchtreife erreichen diese Bulbillen oft eine Länge von 1 cm.

1) Vgl. Schulz, 1903, p. 287, 288.

2) Sektion *Dentaria*.

3) Vgl. Schulz, 1903, p. 287 u. 390.

4) Vgl. Schulz, 1903, p. 360.

Häufig fallen sie schon vorher durch irgendwelche äußeren Einflüsse ab, wie Biegung des Stengels durch Wind, Berührung mit anderen Pflanzen, Vorbeistreifen von Tieren und Menschen usw. Bei anderen Individuen bleiben sie in den Blattachseln bis die Pflanze vergilbt und umfällt. Auch auf diese Weise können Bulbillen bis in 60 cm Entfernung vom Rhizom in den Boden gelangen. Am Boden entwickeln sich unter günstigen Bedingungen aus den Achseln der Niederblätter sogleich Würzelchen und entweder in derselben Vegetationsperiode oder erst im folgenden Frühjahr bilden sich noch 1—2 ein- bis dreiteilige Laubblätter. Frühestens im zweiten Sommer entstehen blühreife Sprosse.

Zusammenfassung. Eine Vergleichung der vier in der Schweiz vorkommenden Arten der Sektion *Dentaria*: *C. bulbifera*, *pentaphylla*, *polyphylla*, *pinnata* ergibt folgende Resultate: Die Standortsbedingungen der vier Arten sind nicht wesentlich verschieden. Die vier Arten unterscheiden sich vor allem in der Form und Größe des Rhizoms, in der Anordnung und Form der Blätter, in der Form, Größe und Farbe der Blüten. *C. bulbifera* besitzt gegenüber den anderen Arten folgende Eigentümlichkeiten: Im oberen Teile des Stengels finden sich spiralförmig angeordnet kleinere einfache, dreiteilige oder aus fünf Fiederblättchen bestehende Blätter. In den Blattachseln aller stengelständigen Laubblätter finden sich Brutknospen, die unabhängig von äußeren Bedingungen auftreten. Ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Ableger, Adventivsprosse auf Blättern, Bulbillen in Blattachseln ist in der Gattung *Cardamine* häufig unter besondern äußern Bedingungen, doch tritt diese Form der Fortpflanzung nur bei *C. bulbifera* als regelmäßige Bildung auf. Die Blüten von *C. bulbifera* zeigen gegenüber den anderen Arten häufigeres Fehlschlagen der Antheren und des Fruchtknotens, ferner finden sich vielfach abnormale Neubildungen von unbekannter Bedeutung zwischen Fruchtknoten und Staubblättern.

2. Die heutige Verbreitung der europäischen *Dentaria*-Arten.

Über die geographische Verbreitung der europäischen Arten der Sektion *Dentaria* gibt die Kartenskizze Aufschluß. Sie wurde nach den Standortsangaben in der Monographie der Gattung *Cardamine* von Schulz (1903) gezeichnet¹⁾. Weitaus das größte Verbreitungs-

1) Eine ähnliche Darstellung findet sich auch in Hegi's *Flora von Mitteleuropa*, Bd. IV, p. 322, doch wurden dort die kaukasischen Arten nicht berücksichtigt.

gebiet besitzt *C. bulb.* Es erstreckt sich von 37° — 60° nördl. Breite und von 0° — 48° östl. Länge, also durch ganz Europa mit Ausnahme der Pyrenäenhalbinsel und der nördlichen Gebiete von England, Skandinavien und Rußland. Auch in Kleinasien finden sich noch eine Anzahl Standorte. Alle übrigen Arten bewohnen ein bedeutend kleineres Areal, zudem geht keine dieser Arten im Norden über 52° nördl. Breite hinaus¹⁾. Offenbar steht die große Verbreitung von *C. bulb.* im Zusammenhang mit der leichten ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Bulbillen, da alle übrigen Arten, die sich nur durch Samen und durch die Rhizome verbreiten, auf kleinere Gebiete beschränkt sind. Wie wir uns eine Ausbreitung auf größere Distanzen bei *C. bulb.* vorzustellen haben, darüber fehlen Beobachtungen. Wohl lässt sich z. B. in Buchs beobachten, daß längs einer, meist trockenen Bachrunse sich bis weit hinunter überall Exemplare von *C. bulb.* finden, die zweifellos aus herabgeschwemmten Bulbillen entstanden, doch erfolgt auf diese Weise nur eine lokale Neubesiedelung. Für die Verbreitung auf größere Distanzen besteht die Möglichkeit, daß sie durch Tiere, vor allem Vögel, besorgt wurde, doch fehlt mir darüber jede Beobachtung. Es ist dabei zu bedenken, daß keine harte Hülle da ist, die das Speichergewebe der Bulbillen gegen die Verdauungssäfte schützen würde. Schulz (1903, p. 309) erwähnt auch die Möglichkeit, daß „vorbeistreifende Tiere mit Samen überschüttet werden und dieselben unbeabsichtigt forttragen“, doch spielt die Verbreitung durch Samen an den meisten Standorten wohl nur eine geringe Rolle.

Auf der Karte lassen sich deutlich einige Zentren erkennen, in denen sich heute mehrere *Dentaria*-Arten beieinander vorfinden. 1. Längs des Nordrandes der Alpen: *C. bulb.*, *pent.*, *pin.*, *pol.* und *enneaphylla*. 2. In der Krain und längs des Südrandes der Alpen bis zum Langensee: *C. bulb.*, *pent.*, *pol.*, *pin.*, *enneaphylla* und *savensis*. 3. In Böhmen — Mähren: *C. bulb.*, *enneaphylla* und *glandulosa*. 4. Im Kaukasus und in Armenien: *C. bulb.*, *bipinnata*, *quinquefolia* und *microphylla*. Wenn wir annehmen, *C. bulb.* sei ein Bastard zwischen zwei der heute lebenden *Dentaria*-Arten, dann drängt sich uns sofort die Frage auf: Wie lässt sich unter dieser Voraussetzung die große Verbreitung von *C. bulb.* außerhalb des Areals der beiden Elternarten erklären? Zur Erklärung dieser Erscheinung ergeben sich von vornherein zwei einander entgegengesetzte Möglich-

1) Eine Ausnahme bildet einzig *C. glandulosa* ssp. *sibirica*, die sich in Zentralsibirien bis 55° nördl. Br. findet.

keiten. a) Wir nehmen an, daß das Areal der beiden Elternarten nie bedeutend größer gewesen sei, als es heute ist. Für diese Annahme spricht das mehr oder weniger geschlossene Areal einiger Arten (*C. bipinnata*, *glandulosa*, *savensis*, *microphylla*, *pinnata*). Doch steht dem die disjunkte Verbreitung der anderen Arten, insbesondere von *C. pol.* gegenüber, die entweder durch sprungweise Ausbreitung auf große Distanzen erklärt werden müßte, oder durch die Annahme, daß die heutigen Standorte Relikte eines früher geschlossenen Areals seien. Unter der Voraussetzung, daß das Areal der heutigen Arten nie größer war, hätten wir also mit einer Entstehung von *C. bulb.* in einem der angegebenen vier Zentren zu rechnen. Von da aus hätte sich *C. bulb.* dank ihrer ausgibigen vegetativen Fortpflanzung ihr heutiges großes Areal erobert. Die Ausbreitung kann dabei durch Bäche, Tiere, durch heftige Winde usw. gefördert worden sein, bis schließlich ein mehr oder weniger geschlossenes Areal im Umfange des heutigen erreicht wurde. Äußere Einflüsse, wie z. B. die Verdrängung der ursprünglichen Wälder durch die Kultur bewirkten dann die Zerstückelung dieses Areals, wie sie heute besteht. Allerdings können wir diese oft stark isolierten Standorte auch als Produkte einer Ausbreitung auf große Distanzen betrachten. Wie ich schon erwähnte, fehlen aber Beobachtungen über eine solche Ausbreitung von *C. bulb.* Schwierig zu erklären ist vor allem die Besiedelung folgender Gebiete: England, Süd-Schweden und Ostsee-Inseln, ferner unter der Annahme einer Entstehung in Mitteleuropa die Besiedelung des Kaukasus oder umgekehrt bei Annahme einer Entstehung im Kaukasus die Besiedelung der übrigen Zentren. Eine mehrfache Entstehung als Kreuzungsprodukt verschiedener Elternkombinationen hat wenig Wahrscheinlichkeit für sich.

b) Im Gegensatz zu dieser Annahme einer progressiven Entstehung des heutigen Areals von *C. bulb.* können wir die verhältnismäßig kleinen Verbreitungsgebiete der übrigen *Dentaria*-Arten als Relikte erklären. Alle diese Arten seien früher einmal weiter verbreitet gewesen, vielleicht im Umfange des heutigen Gebietes von *C. pol.* Durch irgendwelche äußeren Umstände seien diese Arten zurückgedrängt worden, einzige *C. bulb.* habe sich infolge ihrer ausgibigen vegetativen Vermehrung noch im ganzen ursprünglichen Verbreitungsgebiete halten können. Schulz (1903, p. 312) z. B. vermutet, daß gegen Ende des Tertiärs eine größere Zahl von Arten der Sektion *Dentaria* existierte, so daß wir annehmen können, daß die Bedingungen für die *Dentaria*-Arten früher günstiger waren. Als Reliktstandorte, die für ein Zurückgehen einzelner Arten sprechen würden, wären vor allem diejenigen

von C. pol. zu erwähnen: in der Krain, in der Ost-Schweiz, im Tessin, in Mittelitalien und Kalabrien, ebenso von C. enneaphylla in Mitteldeutschland, in Ober- und Mittelitalien und auf der Balkan-Halbinsel. Doch stehen dieser Annahme schwerwiegende Einwände entgegen: Keine der übrigen Arten erreicht auch unter Berücksichtigung der disjunkten Verbreitung nur annähernd das Areal von C. bulb., und es ist wenig wahrscheinlich, daß wenn eine Art früher einmal ein so ausgedehntes Gebiet wie dasjenige von C. bulb. bewohnte, sie auf einem so großen Rückzuge gar keine Reliktstandorte mehr zurückließ. Ferner können die isolierten Standorte, wie wir unter a) sahen, auch im Sinne einer sprungweisen Wanderung gedeutet werden.

Natürlich ist auch eine Kombination der beiden Annahmen möglich, in dem Sinne, daß die Areale der übrigen *Dentaria*-Arten früher etwas größer und lückenloser waren, und daß C. bulb. sich infolge ihrer leichten Vermehrung durch Bulbillen ausbreitete, während gleichzeitig die anderen Arten etwas zurückgingen.

Schließlich können wir auch annehmen, daß C. bulb. von zwei heute ausgestorbenen Arten abstammt, deren Areal größer war als dasjenige der heutigen *Dentaria*-Arten. Doch fehlen für diese Annahme Beobachtungen.

Zusammenfassung. Die heutige Verbreitung der Arten der Sektion *Dentaria* gibt uns keine entscheidenden Anhaltspunkte für die Annahme eines hybriden Ursprunges von *C. bulbifera* aus zwei der heute lebenden Arten. Das Areal von *C. bulbifera* ist bedeutend größer als dasjenige jeder anderen Art oder Artenkombination. Es umfaßt das Areal aller übrigen europäischen *Dentaria*-Arten und erstreckt sich noch über die Grenzen dieses Gebietes hinaus. Unter der Annahme eines hybriden Ursprunges dieser Art aus zwei der heute lebenden Arten müssen wir daher eine starke Ausbreitung von ihrem Entstehungsorte aus annehmen, eine mehrfache Entstehung aus verschiedenen Kombinationen an weit getrennten Orten ist wenig wahrscheinlich. Die große Verbreitung von *C. bulbifera* ist wohl durch die ausgibige vegetative Propagation verursacht worden. Über den Vorgang der Ausbreitung auf große Distanzen fehlen aber Beobachtungen. Die Annahme, daß das beschränkte Verbreitungsgebiet der übrigen Arten Reliktnatur besitze, während *C. bulbifera* noch das ursprüngliche Verbreitungsgebiet der meisten Arten bewohne, hat wenig Wahrscheinlichkeit.

3. Die Blütenbildung der in der Schweiz vorkommenden *Dentaria*-Arten.

Für die genauere Untersuchung mußte ich mich infolge der Kriegsverhältnisse auf die vier in der Schweiz vorkommenden Arten: *C. pin.*, *pent.*, *pol.* und *bulb.* beschränken. In erster Linie handelte es sich darum, die Angaben über die Sterilität von *C. bulb.* abzuklären. Ernst weist darauf hin (1918, p. 492), daß schon die Blütenbildung bei *C. bulb.* im Vergleich zu den übrigen Arten eine Hemmung aufweist. Zur genaueren Feststellung dieser Verhältnisse machte ich in den vier Jahren 1918—21 an verschiedenen Standorten der einzelnen Arten Zählungen der Blüten pro Blütentraube.

Die Tabellen zeigen die Häufigkeit der einzelnen Blütenzahlen, die Zahl der Blütenstände, die Gesamtzahl der Blüten und die durchschnittliche Blütenzahl. Die Zählungen innerhalb einer Art folgen sich in chronologischer Reihenfolge.

Ich möchte der Vergleichung der Resultate erst einige allgemeine Bemerkungen über die Zählungen vorausschicken. Die Anzahl der gezählten Blüten wurde an manchen Orten durch die Zahl der vorhandenen Blütenstände bestimmt, oder aber sie wurde nicht größer gewählt, weil es mir für die Resultate ohne Bedeutung schien, noch weitere Zählungen auszuführen. Wir können aus der summarischen Zusammenstellung (Tab. 5) zwar sofort ersehen, daß ein bedeutender Unterschied in der Blütenzahl der einzelnen Arten besteht, die Vergleichung der Zählungen innerhalb einer Spezies aber zeigt uns bedeutende Schwankungen der mittleren Blütenzahlen. Es sind vor allem Ernährungseinflüsse, die die Blütenzahl für das folgende Jahr bestimmen. An Standorten, wo Jungholz oder dichter Buchen- oder Tannenbestand den Lichtzutritt während der Vegetationszeit stark hemmt, sind die Pflanzen kümmerlicher, und die Zahl der Blüten ist geringer. Ein Beispiel dafür bieten die Zählungen von *C. pent.* in Morschach 1918. Zählung 2 (Tab. 2) wurde in einer Waldlichtung am Nordhange des Stoß ausgeführt. Die Lebensbedingungen scheinen für *C. pent.* dort sehr günstig zu sein, denn manche Exemplare waren 50—60 cm hoch, und 85% aller Blüten setzten Früchte an. Etwa 80 m tiefer befindet sich am Wege von Morschach nach Schweizerhöhe im Schatten einer Felswand *C. pent.* in einem dichten Gebüsch von jungen Buchen, Ahorn und Eschen. Dort wurde Zählung 4 ausgeführt. Auf der anderen Seite des Weges wächst *C. pent.* in einer Wiese, also auch unter ungünstigen und zudem ganz ungewöhnlichen

Tab. 1:

C. pentaphylla.

Tab. 2.

Tab. 3.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Blaetter stetende	Blaetter scheiden- ende	Durch- schnitt sohne						
1. 1918 Zürcher Oberland I.	—	—	—	—	—	—	—	3	12	8	7	6	2	1	2	—	—	50	386	7,7						
2. " " II.	—	—	—	—	—	—	—	1	7	13	17	14	15	6	8	2	—	—	100	636	6,4					
3. Oberseetal I, 800 m.	—	—	—	—	—	—	—	4	15	24	10	9	3	2	3	1	—	—	72	339	4,7					
4. " IIa, 900 m.	—	—	—	—	—	—	—	1	3	9	17	34	28	26	12	12	6	1	150	909	6,1					
5. " IIb, 1000 m.	—	—	—	—	—	—	—	1	3	8	10	25	17	16	8	4	5	2	100	594	5,9					
6. " IIc, 1100 m.	—	—	—	—	—	—	—	8	10	19	18	21	12	5	3	4	—	—	100	529	5,3					
7. Buchs I	—	—	—	—	—	—	—	1	3	12	10	17	14	12	4	3	1	—	—	77	482	6,3				
8. " II.	—	—	—	—	—	—	—	2	7	3	5	11	10	11	9	2	2	—	—	62	347	5,6				
9. 1919 Oberseetal III.	—	—	—	—	—	—	—	6	2	7	13	18	20	21	12	7	5	—	—	111	649	5,9				
10. 1920 Zürcher Oberland I.	—	—	—	—	—	—	—	1	2	8	16	21	25	18	16	8	8	4	—	—	128	810	6,3			
11. Buchs III	—	—	—	—	—	—	—	2	7	19	31	31	24	22	11	1	2	—	—	—	150	767	5,1			
12. " IV.	—	—	—	—	—	—	—	4	9	19	27	34	35	38	15	16	10	3	2	—	—	212	1254	5,9		
13. " V.	—	—	—	—	—	—	—	1	4	13	22	28	43	40	28	21	8	6	4	—	—	220	1227	5,6		
14. Oberseetal III.	—	—	—	—	—	—	—	3	7	14	17	31	21	20	7	6	4	1	—	—	132	589	4,5			
15. " IV.	—	—	—	—	—	—	—	2	5	11	13	13	10	8	10	1	1	2	—	—	1	77	415	5,4		
16. 1921 Oberseetal IV.	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2	1	8	14	26	12	7	11	6	1	1	—	123	882	7,2		
17. Buchs IV.	—	—	—	—	—	—	—	2	3	2	4	13	20	44	42	35	34	21	20	6	2	—	—	248	2091	8,4
	5	33	84	164	273	337	342	320	216	128	113	49	35	9	3	—	1	2112	12906	6,1						

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	Blüten-	Blüten-	Durch-	schmit-
1. 1918 Runkels I	197	11	8	13	7	6	5	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	248	164	0,7		
2. 1919 Serpiano	142	42	31	49	36	39	29	34	28	14	9	10	6	10	2	1	—	1	—	—	—	483	1814	3,8	
3. Brusino	61	46	63	48	54	37	20	11	20	6	4	1	—	2	—	—	—	1	—	—	—	374	1222	3,3	
4. Runkels II	24	9	13	13	11	13	15	13	10	8	11	8	8	4	—	3	—	1	—	—	—	164	925	5,6	
5. 1920 Runkels I	535	60	43	41	26	26	12	3	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	751	637	0,8	
6. „ „ 11	920	129	108	104	66	49	30	14	12	5	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1440	1617	1,1	
7. „ III	700	85	62	55	25	20	8	8	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	966	704	0,7	
8. „ IV	750	114	101	106	96	91	72	51	41	20	14	6	3	2	—	—	—	—	—	—	—	1467	3038	2,1	
9. Buchs V	565	34	29	29	24	35	12	5	3	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	738	602	0,8	
10. 1921 Brusino	390	124	136	136	164	169	130	112	104	56	50	27	11	9	8	4	4	1	1	1	—	1637	6541	4,0	
11. Runkels I	560	44	27	28	12	17	10	10	5	3	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	718	535	0,7	
12. „ II	680	86	91	64	59	50	25	24	18	2	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1105	1487	1,3	
13. „ IV	1185	75	64	61	60	66	63	40	50	32	16	13	6	5	1	1	—	—	—	—	—	1738	2771	1,6	
	6709	859	776	747	640	618	431	326	297	148	112	69	36	32	11	9	4	3	2	1	—	11829	22057	1,9	

Tab. 5.

Art	Blütenstände	Blüten	Durchschnitt
<i>C. pinnata</i>	851	11688	13,7
<i>C. pentaphylla</i>	796	6399	8,0
<i>C. polyphylla</i>	2112	12906	6,1
<i>C. bulbifera</i>	11829	22057	1,9

Tab. 6.

Art	Niedrigster Durchschnitt	Höchster Durchschnitt	Differenz	Niedrigste Blütenzahl	Höchste Blütenzahl	Differenz
<i>C. pinnata</i> . . .	11,7	15,8	4,1	0	40	40
<i>C. pentaphylla</i> . .	5,7	10,8	5,1	1	18	17
<i>C. polyphylla</i> . . .	4,5	8,4	3,9	0	16	16
<i>C. bulbifera</i> . . .	0,7	5,6	4,9	0	19	19

Bedingungen, was sich aus der Zählung 3 erkennen läßt¹⁾). Ähnliche Schwankungen können auch durch Witterungseinflüsse hervorgerufen werden. Ein klares Beispiel dafür geben Zählungen Nr. 4, 6 und 12 in Tab. 4. Bei der Zählung 1919 war *C. bulb.* in jener Waldlichtung in Runkels bei Buchs die vorherrschende Pflanze. Sie bedeckte im April in dichten Büschen den Boden, so daß nur wenige andere Frühlingspflanzen daneben aufkommen konnten. Die Zahl der blütenlosen Sprosse war gering und der Durchschnitt der Blütenzahlen der höchste von allen Zählungen. Ein ähnlich dichtes Wachstum fand ich sonst nirgends, an all den übrigen Standorten standen die Blütenlosen einzeln. Mai und Juni 1919 waren sehr trocken, die oberirdischen Organe von *C. bulb.* vertrockneten und schon Ende Juni konnte ich nur noch wenige Spuren von Blütenlosen auffinden. Im Frühjahr 1920 und 1921 war dieser Bestand stark reduziert. Nur an wenigen Stellen fand sich *C. bulb.* noch in Büschen, die Lichtung zeigte das Bild eines Übergangs zum lockeren Bestande, wie ich ihn an den übrigen Standorten fand. Die Zahl der blütenlosen Sprosse war dabei bedeutend gestiegen. Daß wirklich die Trockenheit diese rasche Veränderung des Bestandes bewirkt hatte, geht daraus hervor, daß an einer schattigen

1) Ob die Besiedelung vom Gebüsch aus erfolgt war, oder ob sich an diesem Hange vor nicht allzu langer Zeit noch Wald befand, wobei sich *C. pent.* bei der Rodung dank ihrer Rhizome noch halten konnte, ist mir unbekannt. Jedenfalls ist das der einzige mir bekannte Standort, wo sich eine größere Anzahl Exemplare einer *Dentaria*-Art so weit vom Waldrande weg in der offenen Wiese finden.

Stelle der Lichtung der Bestand weniger gelitten hatte. (Zählung 8, 1920 und 13, 1921). Eine Abnahme der Blütenzahl findet, wie zu erwarten war, auch gegen die Höhengrenze der Art statt. Als Beleg dafür dienen Zählungen 4—6, Tab. 3. *C. pol.* befindet sich dort an einem steilen Nordhang in ziemlich dichtem Mischwald.

Es fragt sich angesichts dieser verhältnismäßig großen Schwankungen, wie weit die Zählungen ein zuverlässiges Bild der spezifischen Blütenzahlen geben können. Die Durchschnittszahlen aller Zählungen einer Art weisen aber so bedeutende Unterschiede auf (Tab. 5), daß wir ohne Bedenken die folgenden Resultate als sicher betrachten dürfen. Es ließe sich zwar einwenden, daß eine der Arten sich in unserem Lande vielleicht unter ungünstigen Bedingungen befindet und deshalb ihre Blütenzahl zu klein sei. Dieser Einwurf hätte aber nur für *C. bulb.* einen Einfluß auf die folgenden Schlüsse, gerade bei dieser Art glaube ich aber auf Grund von Herbarbelegen von Standorten aus anderen Ländern und aus den Angaben in der Literatur schließen zu dürfen, daß ihre Blütenzahl nirgends wesentlich anders ist als an den schweizerischen Standorten. Einen noch zuverlässigeren Maßstab als die Durchschnittswerte aller Standorte gibt uns ein Vergleich der Variationsbreite der einzelnen Arten (Tab. 6). Obschon einzelne dieser Werte durch Zählungen an weiteren Standorten noch verändert werden könnten, glaube ich nicht, daß dadurch ein wesentlich anderes Bild entstehen würde.

Nach diesen Zählungen weist *C. bulb.* die geringste Blütenzahl aller Arten auf. So wie sich auch zwischen den übrigen Arten bedeutende Unterschiede finden, die wir als spezifisch bedingte Unterschiede betrachten, könnte auch die niedrige Blütenzahl von *C. bulb.* als ein ihr von jeher zugehörendes, spezifisches Merkmal gelten. Doch erscheint mir die Annahme viel naheliegender, daß wir es hier mit einer sekundären Reduktion der Blütenzahl zu tun haben, die zugleich der Ausdruck einer Hemmung der geschlechtlichen Vermehrung überhaupt ist. Für diese Annahme spricht vor allem die große Zahl blütenloser Sprosse. Würden wir in der Blütenstatistik nur die blütentragenden Sprosse berücksichtigen, so würden sich Blütenzahlen ergeben, die denjenigen von *C. pol.* gleich kommen, eher noch darüber hinausgehen. Aus der Ontogenese und der Morphologie der blütenlosen Sprosse geht aber unzweideutig hervor, daß wir es mit ursprünglichen Blütenprossen zu tun haben (Fig. 3a). Sie entstehen terminal am Rhizom wie die blütentragenden Sprosse, weisen die Größe und die typische Beblätterung der Blütenprosse auf und zudem finden sich an ihrer Spitze oft rudimentäre Blütenknospen.



Fig. 3a. Blütenloser Sproß von *Cardamine bulbifera*. $\frac{1}{4}$ nat. Gr.



Fig. 3b. Blütenloser Sproß des Bastards *C. pentaphylla* \times *pinnata*. $\frac{1}{4}$ nat. Gr.

von 0,5—1,5 mm Länge, die auf 2—5 mm langen Blütenstielen stehen¹⁾. Solche Knöspchen finden sich oft in gleicher Ausbildung zwischen den Blütenstielen von Sprossen mit normal ausgebildeten Blüten²⁾. Blütenlose Sprosse finden sich bei den übrigen Arten nur vereinzelt (Tab. 1—3). An Standorten mit ungünstigen Belichtungs- und Ernährungsverhältnissen finden wir solche blütenlose Sprosse bei *C. bulb.* besonders häufig. Ein Bild davon geben die Zählungen 1, 5, 7, 9 und 11, Tab. 4, die an Exemplaren im dichten Buchenwalde ausgeführt wurden. Wir finden sie aber auch immer an Standorten mit anscheinend optimalen Bedingungen (Tab. 4, Zählungen 1, 2, 4 und 10). Sehr klar zeigt sich die Tendenz zu einer Reduktion der Blütenzahl bei einer graphischen Darstellung solcher Zählungen (Fig. 4).

Die Kurve von *C. pent.* gibt, wie zu erwarten war, das Bild der Zufallskurve. Im wesentlichen dasselbe Bild würde jede andere Zählung von *C. pent.*, *pol.* und *pin.* ergeben. *C. bulb.* zeigt bei beiden Zählungen eine einseitige Kurve, deren Maximum bei Null liegt. Diese einseitige Kurve lässt sich wohl nur als Ausdruck einer Tendenz zur Unterdrückung der Blütenbildung deuten. Bei der Zählung von Brusino findet sich noch ein zweiter, niedrigerer Gipfel bei 5. Es erhebt sich die Frage, wie wohl der zweite Gipfel der Kurve von Brusino zu erklären sei. Er findet sich bei beiden Zählungen von Brusino (Tab. 4, Nr. 3, 10), und auch bei der Zählung von Serpiano (Nr. 2, 500 m höher am selben Hange gelegen). Ferner weisen

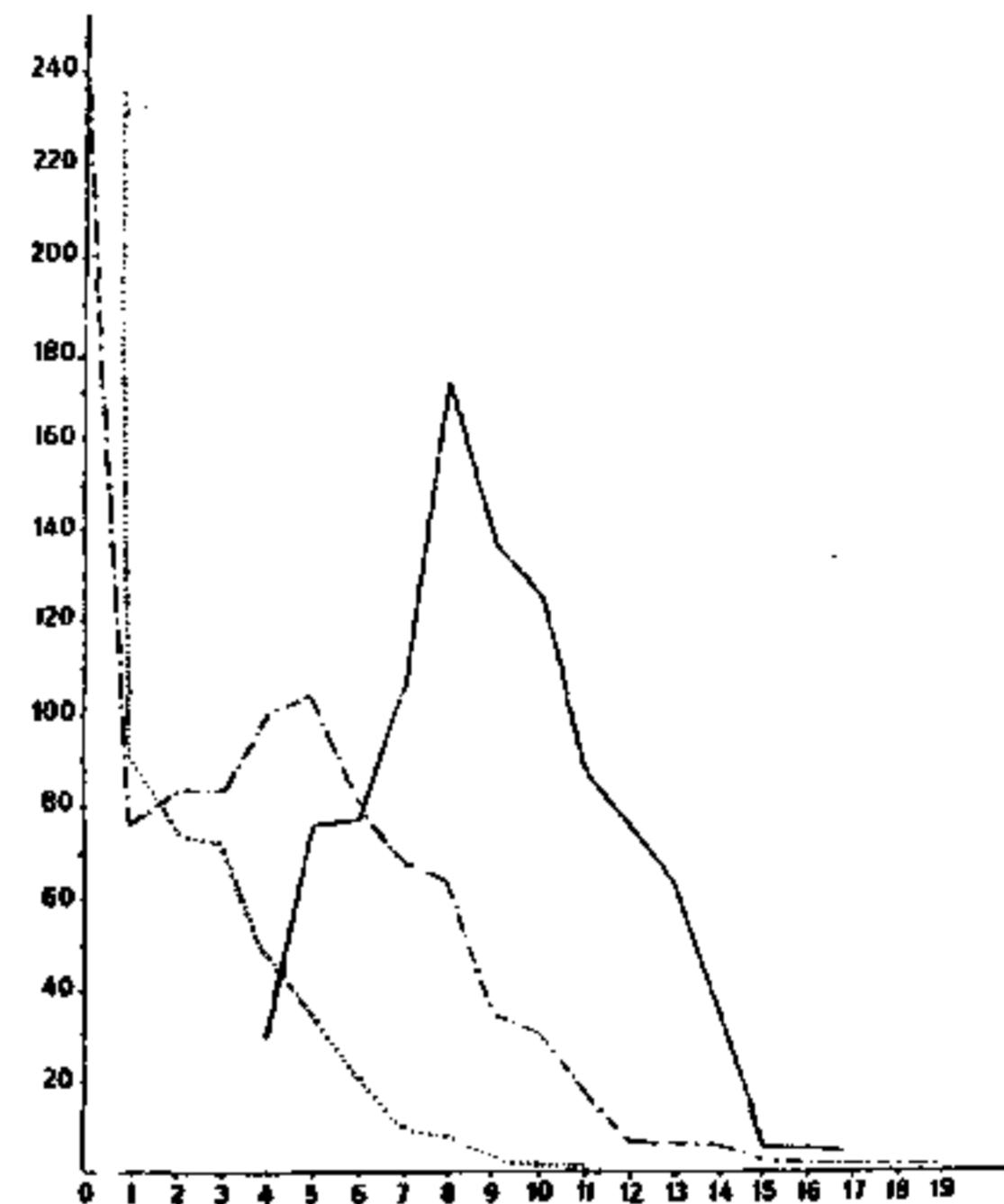


Fig. 4. Graphische Darstellung der Blütenzahlen.

— *Cardamine pentaphylla*, Zürcher Oberland 1920, Tab. 2, Zähl. 6.

— *C. bulbifera*, Brusino 1921, Tab. 4, Zähl. 10.

.... *C. bulbifera*, Runkels-Buchs 1920, Tab. 4, Zähl. 6.

1) Kerner (1891) bildet in seinem *Pflanzenleben*, Bd. II, p. 456 solche rudimentären Knöspchen ab, und zwar bei einem Sproß mit Blüten, einem mit Früchten und einem blütenlosen Sprosse, ebenso finden sich solche in den Zeichnungen von Reichenbach (1837).

2) Ähnliche rudimentäre Blütenknospen fand ich auch an der Spitze normal blühender Sprosse von *C. pin.*

auch die Zählungen Nr. 4 und 13 von Runkels ähnliche, doch etwas weniger gut ausgeprägte Verhältnisse auf. Die Zahl der gezählten Blütenstände bei Zählungen 10 u. 13 scheint genügend groß zu sein, um eine Deutung als zufällige Schwankungen auszuschließen. Es könnte die Vermutung auftreten, daß wir es an diesen Standorten mit einem Gemisch von zwei Rassen zu tun hätten, bei denen die Tendenz zur Reduktion verschieden stark ausgeprägt wäre; während sie bei der einen sehr stark wirksam wäre und sich ein Bild ergeben würde, wie es Kurve b zeigt, würden die Blütenzahlen der anderen die Zufallskurve wiedergeben. Diese Annahme scheint mir aber wenig wahrscheinlich, wenn wir berücksichtigen, daß Zählung 12 u. 13 in derselben Lichtung ausgeführt wurden, 12 in der offenen Lichtung, 13 an einer schattigen Stelle. Ich glaube, diese Erscheinung läßt sich einfacher erklären. Wir sahen ja, daß die äußeren Einflüsse bedeutende Schwankungen der Blütenzahlen bewirken können. Die Zählungen bei denen sich ein zweiter Gipfel findet, stammen von Standorten mit einer ziemlich hohen Blütenzahl¹⁾, also von Stellen, wo günstige äußere Einflüsse die Wirkung der Reduktion etwas kompensierten, während ungünstige äußere Einflüsse an den anderen Standorten die Wirkung des die Reduktion hervorrußenden Faktors verschärften. Hätte die Art eine vollständig normale Blütenbildung, so erhielten wir die Zufallskurve. Die Blütenbildung ist nun aber stark unterdrückt, und da der Grad dieser Reduktion von äußeren Faktoren beeinflußt wird, erhalten wir unter günstigen Bedingungen ein Bild, das noch etwelche Annäherung an die Zufallskurve zeigt, oder im entgegengesetzten Falle eine einseitige, absteigende Kurve ergibt.

Zusammenfassung. Eine statistische Erhebung über die Blütenbildung der in der Schweiz vorkommenden *Dentaria*-Arten zeigt, daß zwischen den einzelnen Arten deutliche, spezifische Unterschiede bestehen. Die geringste Blütenzahl weist *C. bulb.* auf. Das regelmäßige, durch äußere Umstände stark beeinflußte Auftreten von oft mehr als der Hälfte blütenloser Sprosse weist darauf hin, daß wir es bei dieser Art mit einer sekundären Reduktion der Blütenbildung zu tun haben. Eine solche Tendenz zur Reduktion zeigt vor allem auch eine graphische Darstellung. Sie ergibt für *C. bulb.* eine einseitige, von 0 aus absteigende Kurve, die häufig noch einen kleineren Gipfel

1) Zu Zählung 13 ist zu bemerken, daß, wenn wir auch nur einen Durchschnitt von 1,6 haben, dieser doch der größte von den in Runkels 1921 ausgeführten Zählungen ist.

zwischen 2—6 aufweist; die Blütenzahlen der übrigen Arten ergeben das Bild der Zufallskurve.

4. Die Frucht- und Samenbildung der in der Schweiz vorkommenden *Dentaria*-Arten.

a. Fruchtbildung.

Die Fruchtbildung weist wie die Blütenbildung starke Schwankungen auf, die sich als durch äußere Ursachen bedingt erklären lassen¹⁾. Als Beispiel dafür dienen Zählungen 1 u. 2 in Tab. 8. Schon bei der Blütenbildung stellten wir für diese beiden Standorte einen bedeutenden Unterschied fest (Tab. 2, Nr. 2 u. 4). In der offenen Waldlichtung (1) setzten 85% der Blüten Früchte an, im Niederholz (2) betrug der Fruchtansatz nur 20%. Ob die starke Unterdrückung der Fruchtbildung dabei durch dieselben Faktoren bewirkt wurde, die schon die Blütenbildung hemmten (mangelnde Belichtung und dadurch bewirkte Hemmung der Ernährung), oder ob einfach die Bestäubung durch Insekten im schattigen Gebüsch ausblieb, konnte ich nicht entscheiden, wahrscheinlich wirkten beide Faktoren zusammen. Ein ähnliches Verhältnis der Fruchtbildung zeigen auch Zählungen 1 u. 2, Tab. 9, bei *C. pol.* an zwei Standorten, die schon bei der Blütenbildung (Tab. 3, Nr. 3 u. 4) einen bedeutenden Unterschied aufwiesen. Tab. 11 gibt uns eine Übersicht über die Schwankungen der Fertilität bei den vier Arten. Die Fertilität von *C. bulb.* kann also an günstigen Standorten so groß sein wie diejenige der andern Arten an ungünstigen Standorten, im ganzen aber ist sie wesentlich geringer als diejenige der übrigen Arten. Es ließe sich hier allerdings einwenden, daß *C. bulb.*

1) Die Zählungen wurden während der Entwicklung der Früchte ausgeführt, sobald sich der Fruchtansatz sicher erkennen ließ. Die Fruchtknoten, die sich nicht entwickeln, bleiben meist längere Zeit erhalten, und wenn sie abfallen, ermöglicht der zurückbleibende Blütenstiel noch eine Zählung. Etwas schwieriger gestalten sich die Zählungen bei *C. bulb.*, da bei dieser Art die Entscheidung, ob ein Fruchtknoten sich weiter entwickelt oder nicht, oft erst längere Zeit nach dem Blühen möglich ist. Inzwischen gehen aber eine Anzahl Blütenprosse, besonders armblütige, zu Grunde. Wenn wir daher zur Fruchtzeit an Hand der entwickelten Früchte und der Reste der unbefruchteten Fruchtknoten die Blütenzahlen feststellen, so erhalten wir einen höheren Durchschnitt, als bei einer Zählung der Blüten zur Blütezeit am selben Standort. Es fehlen dann eben viele armblütige Blütenstände, die den Blütendurchschnitt erniedrigt hätten. Durch Kombination der Blütenzählungen zur Blütezeit und Fruchtzeit am selben Standort lassen sich aber doch Vergleichswerte erhalten. Auf diese Weise sind die Blütenzahlen von Zählungen Nr. 1, 5, 8 u. 9 in Tab. 10 erhalten worden.

Tab. 7.

C. pinnata.

Tab. 8.

Tab. 9.

C. polyphylla.

		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Blüten stämme	Früchte und Blüten	Durch- schnitt schnitt	%		
1.	1918 Obersetal I	Blüten.	15	—	3	2	7	5	4	5	1	—	—	—	—	—	4,4	29		
		Früchte	—	—	2	1	3	1	0	1	—	—	—	—	25	32	1,2			
2.	„	IIa Blüten.	—	11	14	18	13	27	34	32	22	18	12	7	—	1003	5,9			
		Früchte	—	—	—	—	—	32	26	21	14	6	8	—	1	170	4,2	72		
3.	„	IIb Blüten.	—	—	—	24	23	26	22	23	28	46	15	12	2	—	830	5,2		
		Früchte	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	468	3,0	56		
4.	„	IIc Blüten.	—	—	32	17	15	18	28	37	29	12	5	1	—	665	5,0			
		Früchte	—	—	—	—	—	22	20	17	6	3	—	—	—	335	2,5	50		
5.	„	V Blüten.	—	—	60	23	24	18	43	36	27	7	11	7	—	794	5,0			
		Früchte	—	—	—	—	—	20	7	3	3	1	—	—	—	284	1,9	36		
6.	1920 Buchs III	Blüten.	—	—	—	10	14	26	7	19	31	24	22	11	1	—	767	5,1		
		Früchte	—	—	—	—	—	—	27	24	10	5	3	2	—	—	518	3,5	68	
7.	Obersetal III	Blüten.	—	—	—	—	—	—	3	3	13	12	17	5	4	1	315	5,3		
		Früchte	—	—	—	—	—	—	10	12	9	14	4	1	—	—	260	4,4	83	
			—	5	35	93	174	182	180	84	61	25	11	2	1	853	4485	5,3		
			155	96	110	126	134	106	67	31	16	11	—	—	1	—	853	2617	3,1	58

Fritz Schwarzenbach,

C. bujibifera.

Tab. 10.

Übersicht über den Fruchtansatz.

Tab. 11.

Art	Geringster Fruchtansatz	Größter Fruchtansatz	Mittlerer Fruchtansatz
	%	%	%
<i>C. pinnata</i>	29	51	41
<i>C. pentaphylla</i>	19	85	64
<i>C. polyphylla</i>	29	83	58
<i>C. bulbifera</i>	4	27	21

ja nur an zwei Orten gezählt wurde, und daß an diesen Standorten die Art sich vielleicht unter ungünstigen Bedingungen befand. Es ist nicht ausgeschlossen, daß der Fruchtansatz an einzelnen Standorten in Norddeutschland, Ungarn oder im Kaukasus noch größer ist; es ist aber sehr wahrscheinlich, daß er im allgemeinen 30% nicht übersteigt, daraufhin weisen ja auch die Angaben der früher zitierten Autoren. Blütenstände mit 1—2 Blüten entwickeln nur selten Früchte, 1919 waren unter 48 fruchttragenden Sprossen keine, die nur 1—2 Blüten hatten, 1920 in Buchs unter 73 Sprossen nur deren 3. Auch solche mit drei Blüten bilden ziemlich selten Früchte. Es ergibt sich daraus, daß die Fruchtbildung bei den armblütigen Sprossen am stärksten gehemmt ist. Wenn wir eine Zusammenstellung der Blütenzahlen derjenigen Sprosse machen, die Früchte bilden (Tab. 12), so erhalten wir Zahlen, die, graphisch dargestellt, eine Kurve geben, die genau derjenigen einer anderen Art entspricht. Es zeigt sich auch hier, daß die armblütigen Sprosse, die im Gegensatz zu den übrigen Arten bei *C. bulb.* vorherrschen, nur sehr wenige Früchte liefern. Man könnte aus der Ähnlichkeit der Kurven der reichblütigen Blütenstände von *C. bulb.* mit derjenigen einer anderen Art darauf schließen, daß die untersuchte Population von *C. bulb.* zwei Rassen enthalte, eine

Tab. 12.

fertile, reichlicher blühende, und eine sterile mit blütenarmen und blütenlosen Sprossen. Ich zeigte aber schon bei der Besprechung der Resultate der Blütenzählungen, daß diese Annahme wenig wahrscheinlich ist. Die starke Unterdrückung der Fruchtbildung bei den blütenarmen Sprossen läßt sich leicht verstehen, wenn wir berücksichtigen, daß schon die Reduktion der Blütenzahl eine Tendenz zur Unterdrückung der geschlechtlichen Fortpflanzung zeigt. Diese tritt natürlich bei der Fruchtbildung in noch verstärktem Maße in Erscheinung. Auch lassen sich weder zur Fruchtzeit noch zur Blütezeit irgendwelche morphologischen Unterschiede feststellen, die auf zwei verschiedenen Rassen hinweisen würden.

b) Samenbildung.

Bei einigen Arten führte ich Zählungen der Samen aus (Tab. 13). Die Samen der *Dentaria*-Arten sind ziemlich groß, sie werden durch ein rasches Aufrollen der äußeren Schotenwände ausgeschleudert. Sie lassen sich an den bald reifen Früchten leicht von außen zählen. Es zeigt sich bei den Zählungen sofort, daß *C. bulb.* bedeutend weniger Samen bildet, als die übrigen Arten. In den jungen Fruchtknoten finden sich meist 6—12 Samenanlagen (bei *C. pol.* 10—14)¹⁾. Am häufigsten sind bei *C. bulb.* 1-samige Früchte, während bei den übrigen Arten der Gipfel der Kurve bei 4—7 liegt. Auffallend ist bei *C. bulb.* die Zahl samenloser Früchte. Als samenlose Früchte bezeichne ich dabei diejenigen, bei denen keine Samen fertig entwickelt wurden. Ein Teil dieser Früchte besitzt dabei genau die Größe und Form 1-samiger Früchte, im Innern finden sich 1—2 degenerierte Samen, die sich zweifellos nach der Befruchtung noch einige Zeit weiter entwickelt hatten. Andere Fruchtknoten, bei denen die Hemmung der Samenentwicklung früher eintrat, erreichen wohl noch die Länge normaler Früchte, sind aber bedeutend schmäler. Die zytologische Untersuchung (p. 489) zeigt, daß sich wahrscheinlich in allen Fällen eine oder mehr Samenanlagen weiter entwickeln, aber dann degenerieren. Die geringe Samenzahl und das häufige Degenerieren von Samen in sich entwickelnden Fruchtknoten weist auf eine Hemmung in der Samenbildung hin, die wohl durch dieselbe Ursache bewirkt wird, wie die Reduktion der Blütenzahl und die verminderte Fruchtbildung.

Ein klares Bild über die Blüten-, Frucht- und Samenbildung ergibt die folgende Zusammenstellung:

1) Bei *C. pent.* führte ich keine Zählungen aus, doch ist die Samenzahl bei dieser Art mindestens so groß wie die von *C. pol.*

Zählungen der Samen.

Tab. 13.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Früchte	Samen	Durchschnitt
1. <i>C. pinnata</i> , Brusino, 1919 ¹⁾	—	—	—	3	6	11	9	10	5	10	8	7	2	—	70	519	7,4
2. „ „ 1920.	14	4	11	14	17	23	14	11	6	5	—	1	—	—	120	516	4,3
	14	4	11	17	22	34	28	21	11	15	8	8	2	—	190	1035	5,5
3. <i>C. polyphylla</i> , Oberseetal, 1919	1	—	—	4	2	4	10	4	5	1	1	—	—	—	32	187	6,9
4. „ „ 1920	6	5	7	8	9	15	15	11	7	5	10	3	3	1	105	604	5,6
5. „ „ Buchs, 1920	3	3	—	4	6	6	8	9	6	5	6	6	—	1	63	412	6,5
	10	8	7	16	17	25	33	24	18	11	17	9	3	2	200	1203	6,0
6. <i>C. bulbifera</i> , Brusino, 1919 ¹⁾	—	56	38	13	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	112	192	1,7
7. „ „ 1920	30	57	50	8	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	147	189	1,3
8. „ „ Runkels, 1920	16	46	38	23	4	1	1	—	—	—	—	—	—	—	129	218	1,7
	46	159	126	44	10	2	1	—	—	—	—	—	—	—	388	599	1,5

1) Bei der Zählung waren die samenlosen Früchte nicht berücksichtigt worden.

1000 Blütenstände bilden:	Blüten	Früchte	Samen
C. pinnata . . .	11 846	4826	26 289
C. pentaphylla . . .	8 545	5476	—
C. polypyphylla . . .	5 258	3068	18 454
C. bulbifera . . .	1 628	347	536

Es ergibt sich daraus einwandfrei, daß die geschlechtliche Fortpflanzung bei C. bulb. sehr stark gehemmt ist. Die Samenzahl, die von 1000 Blütenständen gebildet wird, beträgt nur noch $\frac{1}{34}$ derjenigen von C. pol. oder $\frac{1}{49}$ derjenigen von C. pin. Bei C. pent. würden sich ähnliche Verhältnisse ergeben, wie bei C. pol.

Zusammenfassung. Eine statistische Feststellung der Fruchtbildung der vier Arten: C. pinnata, pentaphylla, polypyphylla und bulbifera zeigt, daß der Prozentsatz der Blüten, die sich zu Früchten entwickeln, bei C. bulbifera weitaus am geringsten ist. Die geringe Fruchtbildung ist zudem noch verbunden mit einer Hemmung der Samenbildung. Die durchschnittliche Samenzahl ist bei C. bulbifera am geringsten. In einer Anzahl Fruchtknoten degenerieren sich entwickelnde Samen im Laufe der Fruchtreife, während sich der Fruchtknoten normal ausbildet. So entstehen samenlose Früchte. Diese Erscheinung findet sich bei C. bulbifera häufiger als bei den übrigen Arten. Die Reduktion der Blütenzahl, die Verminderung der Frucht- und Samenbildung sind der Ausdruck einer Hemmung der geschlechtlichen Fortpflanzung.

5. Die natürlichen Bastarde in der Sektion Dentaria.

a) Habitus und Blütenbildung.

Bastarde zwischen den Arten der Sektion Dentaria sind zum Teil schon lange bekannt. Als Bastarde bezeichne ich im Laufe der Untersuchung alle spontan entstandenen Zwischenformen, ohne Rücksicht auf ihre Entstehung. Es kann sich also um F_1 -, F_2 -, oder noch spätere Formen handeln, oder auch um Rückkreuzungen. Bis heute wurden von den Systematikern folgende fünf Formen als Bastarde bezeichnet:

1. C. digenea (Gremli) O. E. Schulz¹⁾ = C. pentaphylla \times pinnata.
2. C. Killiasii (Brügger) O. E. Schulz¹⁾ = C. pentaphylla \times polypyphylla.
3. C. Grafiana O. E. Schulz¹⁾ = C. pentaphylla \times enneaphylla.
4. C. Paxiana O. E. Schulz¹⁾ = C. enneaphylla \times glandulosa.
5. C. Degenia Janchen & Watzl²⁾ = C. enneaphylla \times polypyphylla.

1) Schulz (1903), p. 381.

2) Janchen u. Watzl (1908).

Fürner nimmt Schulz (1903, p. 314) an, daß auch Arten der Gattung *Cardamine* als Bastarde entstanden seien. Aus der Sektion *Dentaria* wäre darunter *C. savensis*, die Schulz als Bastard der Kombination *C. amara* \times *enneaphylla* ansieht. Auffallend ist das vollständige Fehlen von Bastarden zwischen *C. bulb.* und einer anderen Art, obschon *C. bulb.* die am weitesten verbreitete Art ist. In der Schweiz finden sich z. B. am San Giorgio *C. pin.* und *C. bulb.* mehrfach am selben Standort, im Rheintal bei Buchs *C. pol.* und *C. bulb.*, in Zürcher Oberland ist *C. bulb.* nicht allzuweit von *C. pol.* und *C. pent.* entfernt. Gegenseitige Bestäubung von *C. pin.* und *C. bulb.* beobachtete ich 1919 bei Brusino-Arsizio, wo Schmetterlinge und Fliegen sehr häufig von den Blüten der einen Art auf die der anderen flogen¹⁾. *C. pol.* und *C. bulb.* weisen einen bedeutenden Unterschied in der Blütezeit auf, meist ist *C. pol.* schon verblüht, wenn sich die Blüten von *C. bulb.* erst öffnen. Doch fand ich am 28. April 1920 im Tobelbachthal bei Buchs am Sonnenhang die ersten Blüten von *C. bulb.* während 50 m davon an einer schattigen Stelle noch einige Exemplare von *C. pol.* blühten. *C. pent.* blüht später als *C. pol.*, an gemeinsamen Standorten von *C. pent.* und *C. bulb.* ist wahrscheinlich gegenseitige Bestäubung häufig.

Wenn wir die Standortslisten bei Schulz (1903) durchschauen, ergibt sich, daß fast überall dort, wo zwei *Dentaria*-Arten zusammentreffen, auch Bastarde vorkommen. Wo solche noch nicht gefunden wurden, kann es entweder an der ungenügenden Durchforschung des Gebietes liegen, oder es sind Standorte, die nach den Angaben der Karte beieinander liegen, durch irgendein natürliches Hindernis getrennt. Der Bastard *C. pol.* \times *pin.* ist bisher noch nicht bekannt, doch lassen sich nach meinen Versuchen diese beiden Arten leicht kreuzen. Beide finden sich in der Gegend des San Giorgio, doch sind die Standorte getrennt und die Blütezeit ist stark verschieden.

Am eingehendsten beschäftigte ich mich vor allem mit dem Bastard *C. pent.* \times *pol.*, da mir dieser an mehreren Standorten zugänglich war. Einzelne Beobachtungen machte ich auch am Bastard *C. pent.* \times *pin.* Über die Entstehung dieser Bastardformen ist nichts Sicherer bekannt. Für ihre Bastardnatur spricht das Vorkommen an Orten, wo die Areale der beiden Arten *C. pent.* und *C. pol.* sich berühren, und die stark wechselnde aber im ganzen doch intermediäre Gestalt. Da die Bastarde an den verschiedenen Standorten nicht gleich

¹⁾ *C. pent.* und *C. pol.* werden vor allem durch Hummel bestäubt, auf *C. bulb.* und *C. pin.* beobachtete ich nie solche.

sind, bespreche ich die einzelnen Formen gesondert. Im Oberseetal bei Näfels fand ich den Bastard an vier Stellen inmitten eines sehr reichen, geschlossenen Bestandes von *C. pol.* Es gelang mir nicht, im Oberseetal Standorte von *C. pent.* aufzufinden, doch finden sich solche nach verschiedenen Angaben in der weiteren Umgebung. Bastarde sind auch vom Frohnalpstock bekannt, also vom gegenüberliegenden Hange des Linthtales. Im Bau des Rhizoms besteht kein bedeutender Unterschied zwischen den beiden Elternarten, das Rhizom des Bastards zeigt daher keine besondere Form. Im Habitus der Blütensprosse finden sich alle Übergänge zwischen den beiden Stammarten. Ein Teil der Formen nähert sich mehr *C. pent.* (als *C. pent. × pol. I* bezeichnet). Die Stengelblätter sind entweder gefingert wie bei *C. pent.*, oder es sind die beiden ersten Fiederblättchen etwas nach unten gerückt, so daß das Blatt gefiedert wird. Ferner besitzen die Blätter, vor allem die grundständigen oft 6—7 Fiederblättchen. Die Blütenfarbe schwankt zwischen einem hellen Violett und dem dunkeln Violett von *C. pent.* Individuen mit nur fingerförmigen Blättern und dunklen Blüten lassen sich zur Blütezeit nicht von *C. pent.* unterscheiden. So glaubte ich 1918 bei einigen Exemplaren an diesem Standort *C. pent.* vor mir zu haben und isolierte sie in Töpfe. 1919 äußerte sich aber die Bastardnatur dieser Individuen deutlich durch das Auftreten von gefiederten Laubblättern, darunter auch solchen mit 6—7 Fiederblättchen. Diese Formen, die sich mehr *C. pent.* nähern, sind meist bedeutend größer als die Pflanzen von *C. pol.*, besonders zur Zeit der Fruchtreife. Das Grün der Blätter ist etwas dunkler als dasjenige von *C. pol.*, es entspricht dem von *C. pent.* Der Rand der Fiederblättchen ist oft etwas größer gesägt als bei *C. pent.*, er erinnert so an die grobe, unregelmäßige Zähnung von *C. pol.* Die Zahl der Blüten dieser Form nähert sich der von *C. pent.*, sie ist auf alle Fälle bedeutend größer als diejenige von *C. pol.* (vgl. Tab. 14, Zählung 1 und 2; 3 und 4; 7 und 9). Auch die Blütezeit dieser Bastarde ist intermediär. Im Oberseetal beginnen sie 1—2 Wochen später zu blühen als *C. pol.*, und auch die Versuchspflanzen im Garten blühten stets später als *C. pol.*, unmittelbar vor der Blütezeit von *C. pent.* Da die Blütezeit der einzelnen Pflanzen meist eine Woche und mehr andauert, blühen während einer gewissen Zeit der Bastard und die Elternarten gleichzeitig. Schulz (1903, p. 381) und Schmid (1919, p. 333) kennen nur diese Form des Bastardes, die *C. pent.* näher steht. Im Oberseetal fand ich aber auch Formen, die sich mehr *C. pol.* nähern (*C. pent. × pol. II*). Die Blätter dieser Formen sind gefiedert wie die von *C. pol.*, doch sind

die Fiederblättchen meist etwas mehr genähert, als bei dieser Art und deuten so auf die fingerförmigen Blätter von *C. pent.* hin. Bei den zwei einzigen Individuen dieser Form, die ich 1918 fand, war bei je einem Blatte das unterste Fiederpaar unvollständig, während ich bei *C. pol.* diese Erscheinung an 100 Pflanzen, die ich daraufhin durchmusterte, nur bei einer einzigen fand. Die Größe der Pflanzen, die Form und Größe der Blüten entsprechen *C. pol.*, nur sind die Kronblätter rötlich. Oft sind auch die Kronblätter so blaß, daß sie kaum zu unterscheiden sind vom gelblichen Ton von *C. pol.*, doch sind sie in diesem Falle deutlich rot geädert und die Staubblätter sind rotviolett. 1919 bis 1921 fand ich beide Formen des Bastards ziemlich reichlich am selben Standort. In der Blütenzählung (Tab. 14, Nr. 5) sind sie nicht gesondert gezählt worden, in Zählung 7 und 8 wurden die beiden Formen einzeln gezählt. Es zeigte sich dabei, daß bei beiden Formen die Blütenzahl höher ist als bei *C. pol.*, daß sich aber Form I auch in der Blütenzahl mehr *C. pent* nähert, Form II hingegen *C. pol.* Die zweite Form blüht fast gleichzeitig mit *C. pol.* Die beiden Formen sind aber nur zwei besonders ausgeprägte Glieder einer lückenlosen Reihe von Übergangsformen zwischen den beiden Elternarten, es findet sich keine scharfe Grenze zwischen beiden Formen, vereinzelt finden sich auch Exemplare, bei denen es schwer ist, sie in eine dieser beiden Gruppen einzureihen. Über die Ursache dieser Mannigfaltigkeit und über die Herkunft dieser Formen lassen sich nur Vermutungen äußern, da wir ja keineswegs wissen, ob wir es mit einer F_1 - oder F_2 -Generation zu tun haben. Die Ergebnisse Lehmanns (1918, 1919) und von Renner und Kupper (1921) die bei reziproken Artkreuzungen in der Gattung *Epilobium* in F_1 zwei verschiedene Formen erhielten, lassen es als möglich erscheinen, daß wir es hier mit der F_1 -Generation einer reziproken Kreuzung zu tun haben. Da sich aber Zwischenformen zwischen den beiden Bastardtypen finden, glaube ich eher, daß wir es hier mit der F_2 -Generation oder vielleicht mit einer Mischpopulation von F_1 - und F_2 -Formen zu tun haben. Es kann sich bei den F_2 -Formen dabei um eine reziproke Rückkreuzung mit *C. pol.*, oder um das Resultat einer Bestäubung des Bastards mit Bastardpollen handeln. Wir finden zudem nur den einen Elter, nämlich *C. pol.*, am Standorte selbst. Wahrscheinlich entstanden die Bastarde also dadurch, daß von einem Standorte von *C. pent* her von Hummeln Pollen von *C. pent.* auf die Narbe von *C. pol.* gebracht wurde. Die Verschiedenheit wurde dann durch Rückkreuzung oder Bastardbestäubung hervorgerufen.

Tab. 14.

C. pentaphylla \times polyphylla, Oberseetal.

Tab. 15.

C. pentaphylla \times polyphylla, Zürcher Oberland.

C. pentaphylla × polypylla, Buchs.

Tab. 16.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	Blütenstände	Blüten	Durchschnitt	Degenerierte Blüten
1. 1918 Buchs II, C. pent. × pol. II	—	2	—	1	3	6	8	2	4	5	9	2	4	—	—	—	—	—	—	—	46	346	7,5	
2. C. pol.	—	2	7	3	5	11	10	11	9	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	62	347	5,6	
3. 1920 , IV, C. pent. × pol. I.	—	1	2	3	9	14	9	19	18	13	22	21	16	17	8	4	1	—	—	—	193	1858	9,6	
4. C. pent. × pol. II	5	4	8	18	28	53	43	47	36	27	14	13	2	—	—	—	—	—	—	298	1876	6,3		
5. C. pol.	—	4	9	19	27	34	35	38	15	16	10	3	2	—	—	—	—	—	—	212	1254	5,9		
6. 1921 , IV, C. pent. × pol. I.	3	3	11	2	16	14	19	29	29	42	32	21	6	9	5	4	—	1	267	2267	8,5	99		
7a. C. pent. × pol. II	17	4	8	22	22	27	31	36	51	54	66	57	41	36	35	21	7	3	—	538	4856	9,0	584	
7b. C. pent. × pol. II	42	32	15	19	21	26	28	35	40	48	62	52	36	33	25	16	5	3	—	538	4272	7,9		
8. C. pol.	—	2	3	2	4	13	20	44	42	35	34	21	20	6	2	—	—	—	—	248	2091	8,4	10	
Total: C. pent. × pol.	251	419	195	678	114	110	133	138	141	143	114	84	58	61	134	15	4	—	1	1342	11203	8,3	683	
C. pol.	—	819	243	6	58	65	93	66	53	46	24	22	6	2	—	—	—	—	—	522	3692	7,1	10	

Im Zürcher Oberland fand ich an Hand der Publikation Kägis (1915) einen Standort, wo *C. pent.* und der Bastard *C. pent. × pol.* nebeneinander vorkommen. Ein Standort von *C. pol.* ist etwa 300 m weit weg, und an diesem Standort von *C. pol.* fand ich 1920 dann auch einige Exemplare, die alle Übergänge zwischen den Elternarten darstellten, also auch deutlich ausgeprägte Exemplare der Form II. An beiden Stellen ergaben Zählungen, daß die Blütenzahl zwischen derjenigen der Elternarten liegt (Tab. 15). 1920 war übrigens an der ersten Stelle von den Bastarden nur noch ein einziges blühendes Exemplar zu finden, während sich *C. pent.* anscheinend vermehrt hatte. Die Blüten der Bastarde im Oberseetal und im Zürcher Oberland waren meist normal ausgebildet, immerhin fand ich im Zürcher Oberland einen Blütenstand mit 12 Blüten, bei denen alle Fruchtknoten offen waren, so daß man die Samenlagen erkennen konnte, ferner waren die Narben verkrüppelt. Bei einer Anzahl Blüten im Oberseetal waren 1920 die Fruchtknoten klein und entwicklungsunfähig.

Bastarde fand ich dann wieder im Rheintal bei Buchs inmitten von *C. pol.* Von *C. pent.* soll sich nach den Angaben von Herrn Schwyder in Buchs ein Standort in der Nähe befinden, es gelang mir aber nicht, ihn aufzufinden. *C. bulb.* wächst dort stellenweise kaum 30 m von den Bastarden entfernt. Die Bastarde finden sich längs des Tobelbachs da und dort auf einer Strecke von ca. 1 km. Überall stehen sie dicht am Ufer, so daß es den Anschein hat, daß sie an einer oder zwei Stellen im Oberlaufe entstanden sind, und daß von dort aus die unteren Standorte durch angeschwemmte Rhizomstücke oder Samen besiedelt wurden. Die Bestände sind meist sehr dicht. Die Bastarde sind auch hier intermediär, meist größer als *C. pol.* und alle besitzen die gleiche Zähnung der Fiederblättchen wie *C. pol.* Auch hier lassen sich nach der Farbe der Blüten und Blätter, nach der Blattfiederung und der Blütezeit zwei Formen unterscheiden, wobei die eine mehr *C. pent.* gleicht (I), die andere aber *C. pol.* näher steht. Doch stimmen diese Formen, besonders die zweite, nicht mit denjenigen im Oberseetal überein. Die beiden Formen sind deutlich verschieden, und die Individuen einer Form zeigen nur eine geringe Variationsbreite. Das einzige schwankende Merkmal ist die Blattfiederung. Im Gegensatz zu den Bastarden im Oberseetal finden sich hier keine Übergangsformen, weder zu den Elternarten noch unter einander. Diese Gleichförmigkeit ist um so auffallender, als die Bastarde in manchen Jahren ziemlich reichlich Samen bilden, die entweder aus Selbstbestäubung, aus Bestäubung mit Bastardpollen oder aus Rück-

kreuzung mit *C. pol.* hervorgehen. In allen diesen Fällen wäre aber eine weitaus größere Mannigfaltigkeit zu erwarten in bezug auf Blütenfarbe, Blütenform, Zähnung der Fiederblättchen. Es ist natürlich möglich, daß die gebildeten Samen nicht keimfähig sind, doch zeigten die Versuche im Garten, daß einzelne Samen, die von Individuen von diesem Standort stammten und die aus einer Bestäubung mit Pollen von Bastarden vom Zürcher Oberlande hervorgegangen waren, keimfähig waren. Auch hier sind die Blütenzahlen der Bastarde (Tab. 16) durchwegs höher als die von *C. pol.* Auffallend ist nur, daß bei Zählung 7a der Durchschnitt der Form II (also der *C. pol.* näher stehenden) höher ist, als der von Form I. Form I besaß allerdings einen bedeutend lockeren Bestand als Form II, was sonst meist als Zeichen von ungünstigeren Bedingungen erscheint. Bei diesen Bastarden besonders bei der Form II, finden sich hier häufig Blütenprosse, welche keine Blüten mehr ausbilden. Von der Blütentraube läßt sich hier und da gar nichts mehr erkennen, so daß wir es mit einem reinen Blattsproß zu tun haben, der aber durch seinen Habitus zeigt, daß er als Blütenproß ausgebildet wurde. Meist aber finden sich noch Rüdimente der Blütentraube in Gestalt eines Fortsatzes von 2—5 mm Länge an der Stelle, wo sonst die Blütentraube entspringt. Oft finden sich an diesem Fortsatz 1—3 verkümmerte Knospen. Bei anderen Bastardpflanzen ist die Blütentraube noch vollständig ausgebildet mit 1—6 Knospen, aber diese bleiben geschlossen und sterben früh ab, ihre Antheren enthalten keinen Pollen. Solche degenerierende Knospen finden sich bei den Bastarden in Buchs häufig auch an Blütenständen, die äußerlich normale Blüten hervorbringen. Meist sind es die untersten Knospen einer Blütentraube, welche verkümmern, also gerade diejenigen Knospen, die zuerst aufzublühen sollten. Gelegentlich sind es auch die obersten. Leider unterließ ich es 1920, sie besonders zu zählen, doch fanden sie sich an manchen Stellen wohl bei einem Drittel der Form *C. pent.* × *pol.* II. 1921 waren es 12% aller Blüten der Form II (Tab. 16, Zählung 7a). Auch bei den Bastarden im Oberseetal zeigte sich diese Erscheinung, doch weniger häufig. Diese Degeneration einzelner Knospen findet sich auch bei *C. pol.*, aber in bedeutend geringerem Maße (Tab. 16, Zählung 8). Sie ist ziemlich häufig bei *C. pin.*, doch sind es bei dieser Art vor allem die obersten, jüngsten Knospen von sehr reichblütigen Blütenständen, so daß wir annehmen können, die Erscheinung sei hier ernährungsphysiologisch bedingt. Sprosse, bei denen die ganze Blütentraube verkümmert, finden sich auch bei *C. pol.* (Tab. 14, Zählung 4 und 9), doch weniger häufig als dies bei *C. pent.*

× pol. in Buchs der Fall ist. Tab. 16, Zählung 7b ist eine Modifikation von Zählung 7a. Ich habe in 7b die 584 degenerierenden Blütenknospen nicht mitgezählt. Der Durchschnitt sinkt dadurch von 9,0 auf 7,9 und kommt dadurch, wenn auch nur wenig, unter den Durchschnitt von *C. pent.* × pol. I. Interessant ist nun aber vor allem die Verteilung auf die einzelnen Blütenzahlen. Eine graphische Darstellung ergäbe eine Kurve, die einen Nebengipfel bei 0 und einem Hauptgipfel bei 10 aufwiese, also eine Kurve, die sich derjenigen von *C. bulb.* nähert. Nur liegt bei *C. bulb.* der Hauptgipfel bei 0 und ein Nebengipfel auf einer höheren Zahl. In Buchs sind *C. pol.* und *C. pent.* × pol. häufig von einem Pilz: *Puccinia Dentariae* (Alb. et Schwein.) Fuckel¹⁾ befallen. Dabei hat es den Anschein, als ob die Bastardpflanzen leichter befallen werden, als *C. pol.*

Der Bastard *C. pent.* × *pin.* zeigt ebenfalls eine mittlere Form zwischen den beiden Elternarten; in der Beblätterung weist er dieselben Eigentümlichkeiten auf wie der Bastard *C. pent.* × pol., sein Rhizom hält die Mitte zwischen dem gedrungenen, dicken Rhizom von *C. pin.* und dem etwas schlankeren, längeren von *C. pent.* Auch die Blütenzahl ist intermediär, was aus einer Zählung hervorgeht, die Herr stud. Graber in Travers in verdankenswerter Weise für mich ausführte. (Ich hatte im Mai mit ihm zusammen im Creux du Van umsonst nach Bastarden gesucht). (Tab. 19, Zählung 1, 3, 5). Bei Versuchspflanzen *C. pent.* × *pin.* zeigte sich 1920 und 1921 ebenfalls die Erscheinung, daß sich bei einzelnen Sprossen die untersten Knospen nicht öffneten. Eine interessante Erscheinung weisen Dentariabastarde im botanischen Garten der Universität Zürich auf. Es finden sich dort eine Anzahl Pflanzen von *C. pin.*, *pent.*, *pol.*, *bulb.*, vom Bastard *C. pent.* × *pin.* und einige Exemplare eines wohl hier spontan entstandenen Bastards von dem ich nicht sicher entscheiden kann, ob er aus der Kreuzung *C. pent.* × *pol.* oder *C. pent.* × *pin.* hervorgegangen ist. Er scheint mir eher *C. pent.* × *pin.* zu entsprechen. Alle Pflanzen der Dentariaarten stehen hier beieinander, sie bilden eine Population, wie sie sich an gemeinsamen Standorten von zwei oder mehr Arten häufig findet. Ich führte hier 1919 und 1920 Blütenzählungen aus (Tab. 17). Die Resultate der Zählungen bei den reinen Arten stimmen im wesentlichen mit den Zählungen an den natürlichen Standorten überein, wir haben eine absteigende Reihe, in der Folge *C. pin.*, *pent.*, *pol.*, *bulb.*, wobei

1) Durch Vermittlung von Herrn Prof. Schinz in Zürich bestimmt durch Herrn Dr. Mayor in Perreux.

Tab. 17.

Tab. 18.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	Blüten-	Früchte-	Samen-	Durch-	schmit-	%		
1. 1920 Oberseetal III, <i>C. pent.</i> × <i>pol.</i> , I, Blüten.	-	1	2	2	3	4	6	10	12	6	6	1	-	-	-	-	-	-	61	499	8,2	1,7	21			
2. " " " <i>C. pol.</i> , Früchte	26	9	8	2	4	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	61	104	1,7	1,6	1,6			
3. " " " <i>C. pol.</i> , Samen.	26	19	36	13	4	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	156	1,6	1,6	1,6			
4. " " " <i>C. pol.</i> , Blüten.	-	3	3	13	12	17	5	4	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	59	315	5,3	4,4	83			
5. " " " <i>C. pol.</i> , Früchte	3	2	3	10	12	9	14	4	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	59	260	4,4	5,8	5,8			
6. " " " <i>C. pol.</i> , Samen.	6	5	7	8	9	15	15	11	7	5	10	3	3	1	-	-	-	105	604	1,6	1,6	1,6				
7. 1921 Oberseetal III, <i>C. pent.</i> × <i>pol.</i> , I, Blüten.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
8. " " " <i>C. pol.</i> , Früchte	33	8	-	6	1	-	-	3	1	3	1	5	7	5	8	9	1	4	1	1	49	540	11,0	0,8	7	
9. " " " <i>C. pol.</i> , Samen.	11	13	13	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	39	39	0,8	1,2	1,2		
10. 1920 Buchs IV, <i>C. pent.</i> × <i>pol.</i> , I u. II, Blüten.	-	1	3	6	6	9	11	12	17	5	5	3	2	2	1	-	-	-	88	635	7,2	1,4	19			
11. " " " <i>C. pol.</i> , Früchte	52	10	7	4	6	4	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	88	122	1,4	1,3	1,3			
12. " " " <i>C. pol.</i> , Samen.	26	46	27	8	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	111	146	1,3	1,3	1,3			
13. " " " <i>C. pol.</i> , Blüten.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
14. " " " <i>C. pol.</i> , Früchte	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37	215	5,8	3,2	55			
15. " " " <i>C. pol.</i> , Samen.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	63	412	6,5	6,5	6,5			
Total: <i>C. pent.</i> × <i>pol.</i> , Blüten.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	198	198	8,5	8,5	8,5			
Früchte	111	27	15	18	9	8	2	2	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	198	198	1,8	1,8	1,8			
Samen.	63	78	76	22	6	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	250	348	1,4	1,4	1,4			
<i>C. popphylla</i> , Blüten.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	96	96	5,5	5,5	5,5			
Früchte	11	5	8	12	17	17	6	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	96	379	3,9	3,9	3,9			
Samen.	9	8	7	12	15	21	23	20	13	10	16	9	3	2	-	-	-	-	168	1016	6,0	6,0	6,0			

Creux du Van 1918

einzig *C. pol.* 1920 einen etwas höheren Durchschnitt aufweist als *C. pent.* Ferner sind, wie bei den Zählungen an den meisten Standorten die Durchschnittszahlen 1920 etwas niedriger als 1919. Bei allen Arten erhalten wir eher höhere Zahlen, als der Durchschnitt der Zählungen an den natürlichen Standorten ergibt, so daß wir annehmen müssen, daß die Bedingungen hier denen eines günstigen natürlichen Standortes entsprechen. Bei den einen Bastardpflanzen (I) erhalten wir Blütenzahlen, die ziemlich genau denen von *C. pent.* entsprechen. Beim Vorhandensein von mehr Individuen würde wahrscheinlich eine Zahl erreicht, die eher etwas höher läge, also zwischen *C. pent.* und *C. pin.*, so daß dieses Resultat mit den Zählungen beim Bastard *C. pent. × pol.* übereinstimmen würde. Dem gegenüber ist das Verhalten eines Busches von Bastardpflanzen (II) sehr auffallend, bei dem der Durchschnitt der beiden Jahre trotz sehr üppiger vegetativer Ausbildung ganz gering ist. Die Sprosse dieses Busches entstammen wohl alle dem gleichen Rhizom. Auffallend ist vor allem die große Zahl blütenloser Sprosse. Wir finden dabei entweder nur Rudimente der Blütentraube, zum Teil noch mit kleinen, degenerierten Knospen, oder es läßt sich gar nichts mehr vom Blütenstand erkennen (Fig. 3b, p. 416). An dessen Stelle finden sich dann Blätter mit 2—3 Fiederblättchen. Die meisten Blüten dieses Bastards II besaßen verkrüppelte Fruchtknoten, ebenso einige Blüten der Form I.

Tab. 19.

b) Die Frucht- und Samenbildung der Bastarde.

Im Sommer 1918 fand ich an den Standorten des Bastards *C. pent.* \times *pol.* keine Früchte, doch kannte ich damals nur geringe Bestände dieses Mischlings. 1919 erhielt ich an den Versuchspflanzen von Buchs einige Früchte. Ferner fand ich solche an Bastarden im Oberseetal. 1920 fand ich im Oberseetal wieder Fruchtbildung (nur bei der Form I), und in diesem Jahre auch reichlich im Tobelbachtal bei Buchs. Die Tab. 18 gibt die Resultate von Zählungen an diesen Standorten. Zum Vergleiche wurde an beiden Standorten auch die Fruchtbildung von *C. pol.* festgestellt. Als Nachtrag zu Tab. 18 ist noch beizufügen, daß am Standorte in Buchs IV 1921 der Fruchtansatz so gering war, daß es sich nicht lohnte, eine Zählung auszuführen. Am ganzen Standorte, wo mindestens 1000 Bastardpflanzen geblüht hatten, fand ich nur ganz wenige Früchte, während im Vorjahr (Zählung II) ca. 19 % der Blüten Früchte gebildet hatten. Wenn alle Zählungen auch an verhältnismäßig geringem Material ausgeführt wurden, so lassen sich daraus doch folgende Schlüsse ziehen: Die Fruchtbildung der Bastarde *C. pent.* \times *pol.* ist gegenüber den Elternarten bedeutend vermindert, weniger als 30 % der Blüten entwickeln Früchte. Die Früchte der Bastarde I im Oberseetal weisen dabei eine bedeutend größere Länge auf, als diejenigen von *C. pol.*, schon die samenlosen Früchte werden bis 5 cm lang, 1-samige bis 7 cm, während 6—7-samige Früchte von *C. pol.* selten über 6 cm lang werden. Parallel mit der Hemmung der Fruchtbildung geht eine Verminderung der Samenzahl gegenüber den Elternarten. Früchte, die keine fertig entwickelten Samen enthalten, finden sich ziemlich reichlich. Sie sind meist bedeutend dünner als samenhaltige.

Über die Fruchtbildung beim Bastard *C. pent.* \times *pin.* schreibt Schulz (1903, p. 381) „Flores steriles“, Schmid (1919, p. 333) hingegen „manchmal so normal wie die Eltern fruktifizierend“. Die Fertilität scheint daher auch hier je nach dem Standort und der Witterung stark zu variieren. So fand Graber 1918 nur geringen Fruchtansatz (Tab. 19), während 1919 die Bastarde der Form I im botanischen Garten verhältnismäßig reichlich Früchte ansetzten.

Von den weiteren Bastardkombinationen ist folgendes bekannt *C. pentaphylla* \times *enneaphylla*: (Schulz, 1903, p. 383; Schmid 1919, p. 333) intermediäre Stellung in den vegetativen Organen und den Blüten, (wechselständige Anordnung der Blätter wie *C. pent.*; drei Fiederblättchen wie *C. enneaphylla*; Blütenfarbe heller als bei *C. pent.*; Blütenstand aufrecht wie *C. pent.*), wahrscheinlich steril.

C. glandulosa \times *enneaphylla* (selbe Autoren): Rhizom intermediär, Stengelblätter größer als bei *C. glandulosa*, Blütentraube aufrecht wie bei *C. glandulosa*, Blüten rosa. Im ganzen also intermediäre Stellung, wahrscheinlich steril.

C. polypylla \times *enneaphylla* (Janchen et Watzl, 1908); Blätter meist gefiedert, selten genau fingerförmig, Zähnung unregelmäßig, groß, wie bei *C. polypylla*. Gestalt also auch hier intermediär. Steril.

Zusammenfassung. Wo das Areal von zwei Arten der Sektion *Dentaria* zusammentrifft, finden sich meist auch Bastarde. Dagegen sind noch keine Bastarde zwischen *C. bulbifera* und einer der übrigen Arten bekannt. Die natürlichen *Dentariabastarde* (Nachkommen von Rückkreuzungen inbegriffen) stehen zwischen den Elternarten in der Form der vegetativen Organe, insbesondere der Blätter, in der Blütezeit, in der Form, Farbe und meist auch in der Zahl der Blüten. Es finden sich dabei alle Übergänge zwischen den beiden Elternarten. Häufig zeigen die Bastarde gegenüber den Eltern luxurierende Gestalt. Der Fruchtansatz ist geringer als bei den Elternarten, damit parallel geht eine Reduktion der Samenbildung bis zur vollständigen Unterdrückung der Samenbildung in sich entwickelnden Früchten. Ziemlich häufig treten Hemmungen in der Blütenbildung auf, wie Degeneration von Knospen, Reduktion der Zahl der Blüten bis zur vollständigen Unterdrückung der Blütenbildung, abnormale Ausbildung der Frukt knoten, Taubheit der Antheren. An Stelle von ausgebildeten Blütentrauben können Laubblattbildungen auftreten.

6. Die Hypothese vom hybriden Ursprung von *C. bulbifera* und die spontanen *Dentariabastarde*.

Aus dem vorhergehenden Abschnitte ergeben sich für die Bastarde folgende charakteristische Merkmale: a) Intermediäre Gestalt zwischen den Elternarten, b) Hemmung der geschlechtlichen Fortpflanzung.

a) Wenn wir für *C. bulb.* hybriden Ursprung annehmen, drängt sich in erster Linie die Frage nach den Elternarten auf. Da die *Dentariabastarde* in ihrem Habitus zwischen den Elternarten stehen, handelt es sich vor allem darum, unter den heute existierenden *Dentaria*-arten zwei Formen zu suchen, durch deren Kombination eine Form entstehen könnte, die *C. bulb.* gleicht. Im Bau des Rhizoms steht *C. bulb.* zwischen der rot-violett blühenden *C. glandulosa*, die ein dünnes, langes Rhizom besitzt und der gelblich blühenden *C. pol.* oder

der weißen *C. pin.*, die beide ein derberes, kürzeres Rhizom besitzen. Diese Kombination würde zugleich auch die schwankende Blütenfarbe von *C. bulb.* erklären. Die Form der Laubblätter und ihre spirale Anordnung am Stengel wäre von der gefiederten, weißblühenden Art übernommen worden, von *C. glandulosa* könnten einige der oberen dreiteiligen Laubblätter herstammen. Da das Areal von *C. glandulosa* dasjenige der beiden anderen Arten nirgends berührt, sind keine Bastarde bekannt, doch sind alle drei Arten zur Bastardbildung befähigt. Die Areale von *C. pol.* und *C. glandulosa* kommen sich in Österreich und der Krain verhältnismäßig nahe. In morphologischer Beziehung stellen sich dieser Annahme einige Schwierigkeiten entgegen. Vor allem wäre die Beblätterung im oberen Teile des Stengels von *C. bulb.* als eine vollständige Neubildung gegenüber den Elternarten zu betrachten. Für diese Beblätterung nimmt Ernst (1918, p. 497) folgendes an: „Wahrscheinlich sind aber nur die unteren fiederschnittigen und häufig ebenfalls dicht übereinanderstehenden Blätter mit den Laubblättern der anderen Arten zu vergleichen; Die oberen einfachen Blätter scheinen mir bereits dem überverlängerten Blütenstand anzugehören. Sie sind durch Zwischenformen mit den Tragblättern der Blüten verbunden und wohl selber als starkentwickelte Tragblätter aufzufassen, in deren Achsel keine Blüten, sondern nur mehr Bulbillen zur Entwicklung kommen.“ Für diese Auffassung, daß wir es hier mit einem überverlängerten Blütenstand zu tun haben, spricht der Umstand, daß gerade der Blütenstand bei manchen Bastardpflanzen stark verändert ist gegenüber den Elternarten, allerdings im Sinne einer Reduktion. Dagegen stehen der Deutung der oberen, einfachen Blätter als Tragblätter von Blüten einige Bedenken gegenüber. Bei der Entwicklung des Blütenstandes werden allerdings bei einem Teil der Blüten von *C. bulb.* Tragblätter angelegt, sie degenerieren aber frühzeitig. Weder *C. bulb.*, noch eine der übrigen Arten zeigt zur Blütezeit Tragblätter. Wir müßten daher annehmen, daß durch die Unterdrückung der Blüten und die dadurch hervorgerufene Bulbillenbildung die Entwicklung der Tragblätter gefördert wurde und zugleich Übergangsformen zu den unteren Laubblättern entstanden. Dabei dürfen wir aber nicht außer acht lassen, daß die Bulbillen nicht einfach die Stelle der Blüten einnehmen, sondern sich auch in den Achseln der unteren Laubblätter finden. Als analoge Erscheinung zu dieser Beblätterung sind vielleicht die im Abschnitt über die Bastarde beschriebenen, durch hybriden Ursprung verursachten Blattbildungen an Stelle der Blütentraube beim Bastard *C. pent. × pin.* II im botanischen Garten Zürich

zu betrachten, doch sind die morphologischen Unterschiede der beiden Formen zu groß, als daß sich eine Gleichsetzung ohne weiteres rechtfertigen ließe. Als Neubildungen sind auch die Bulbillen zu betrachten. Ob sie sofort als Neubildung infolge der Kreuzung auftraten, oder ob sie erst im Laufe der Zeit erworben wurden, als Korrelation zu der durch die Hybridisation verursachte Verminderung der Fertilität, läßt sich nicht entscheiden. Gegen den Ursprung aus einer Kreuzung zwischen *C. glandulosa* und einer der beiden genannten Arten spricht auch die Blütengröße, die Blüten von *C. bulb.* sind ziemlich kleiner als diejenigen der drei Arten. Auffallend bei *C. bulb.* ist ferner die große Konstanz in der Blattfiederung, die beim Bastard *C. pent. × pol.* auch beim selben Individuum schwankend ist.

Eine weitere Kombination, aus der für *C. bulb.* eine intermediäre Stellung resultieren würde, wäre die Kreuzung von *C. quinquefolia*, die violett bis rosa blüht mit einer weiß oder gelb blühenden Art. *C. quinquefolia* ist mir nur aus Herbarexemplaren bekannt. Die Blätter dieser Art gleichen in Form und Größe den unteren Stengelblättern von *C. bulb.* Die Rhizome der beiden Arten sind ungefähr gleich dick, die Blüten etwa gleich groß. Schulz schreibt (1903, p. 359): „Ferner werden hin und wieder auch Rhizomsprosse in den Achseln der Stengelblätter beobachtet. Diese wachsen, so bald sich der Stengel nach der Fruchtzeit umlegt, zu neuen Pflanzen heran“. Wir hätten bei dieser Art also auch schon eine fakultative ungeschlechtliche Vermehrung, die Ähnlichkeit mit der obligat ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *C. bulb.* hat. Ihre Früchte sind bedeutend größer als die von *C. bulb.* Das Verbreitungsgebiet von *C. quinquefolia* erstreckt sich vom Kaukasus nach Kleinasien, nach Südwestrußland und der Ukraine. Es berührt die Areale von *C. bipinnata* und *C. microphylla* im Kaukasus und nähert sich demjenigen von *C. glandulosa* in der Ukraine. Es wäre möglich, daß *C. bulb.* ein Bastard zwischen *C. quinquefolia* und einer dieser Arten wäre, der sich *C. quinquefolia* stark nähert. Aber auch bei einer solchen Kombination wären die Beblätterung des oberen Stengelteiles und das regelmäßige Auftreten von Bulbillen als Neubildungen zu betrachten. Bastarde zwischen *C. quinquefolia* und einer anderen Art sind leider bisher keine bekannt.

Wir dürfen bei dieser Vergleichung von *C. bulb.* mit den natürlichen Bastarden innerhalb der Gattung *Dentaria* nicht vergessen, daß Artbastarde durchaus nicht immer intermediäre Formen aufweisen, sondern daß in der F_2 -Generation Formen auftreten können, die von den beiden Eltern bedeutend abweichen, und die daher als Neubildungen

bezeichnet werden müssen. Ein Beispiel dafür sind die Nachkommen der von Baur (1919, p. 225) erzeugten Kreuzung *Antirrhinum majus* \times *A. molle*, über die er schreibt: „Blütenformen, wie die in Fig. 82 *g-m* dargestellten, kommen weder bei *A. majus* noch bei *A. molle*, ja sogar überhaupt bei keiner anderen *Antirrhinum*-Spezies vor, und wir finden ähnliche Formen nur in ganz anderen *Scrophulariaceen*-Gattungen“. Ähnliche Ergebnisse erhielten Renner und Kupper (1921, p. 205) auch bei Artkreuzungen in der Gattung *Epilobium*. Bei den untersuchten Dentariabastarden ließe sich vielleicht die Blattbildung an Stelle des Blüten-sprosses bei einzelnen Individuen der Kombination *C. pent.* \times *pin.* in diesem Sinne deuten. Es wäre also durchaus möglich, daß die erwähnten Abweichungen von der intermediären Gestalt bei *C. bulb.* gegenüber den anderen *Dentaria*arten als solche Neubildungen infolge hybriden Ursprunges zu betrachten wären. Es ist möglich, daß die Kreuzungsversuche hier Auskunft geben werden. Die weitere Annahme, die Ernst (1918, p. 498) gegenüber der vorhin erörterten intermediären Stellung für aussichtsreicher hält, daß nämlich „die jetzige sterile und bulbillenbildende Form als einseitiger Bastard zwischen einer früher verbreiteten, jetzt aber wahrscheinlich nur noch lokal vorkommenden fertilen Stammart und einer der genannten weiß oder gelb blühenden Arten aufzufassen ist“, scheint mir auf Grund der vorausgehenden Untersuchungen über die Fertilität von *C. bulb.* eher weniger wahrscheinlich. Diese Annahme beruht auf den Angaben von Schulz (1903), wonach *C. bulb.* nur an ganz vereinzelten Orten fertil vorkomme. Nach den Ergebnissen meiner Untersuchung ist es nun wahrscheinlicher, daß *C. bulb.* an den meisten Standorten in geringem Grade fertil ist, und also keine zwingenden Gründe für die Annahme einer fertilen und einer sterilen Rasse bestehen. Außerdem besteht natürlich noch die bei der Besprechung der geographischen Verbreitung erwähnte Möglichkeit, daß *C. bulb.* ein Bastard von zwei ausgestorbenen Arten wäre.

b) Eine weitgehende Übereinstimmung zwischen *C. bulb.* und den spontanen Dentariabastarden besteht in bezug auf die Hemmung der geschlechtlichen Fortpflanzung. Bei beiden ist der Fruchtdansatz ungefähr gleich reduziert, und parallel mit der Unterdrückung der Fruchtbildung geht eine Hemmung der Samenbildung. Die Tendenz zur Reduktion der Blütenzahl, die bei *C. bulb.* so auffallend ist, findet sich auch bei manchen Bastardpflanzen. Sowohl bei *C. bulb.* als auch beim Bastard *C. pent.* \times *pol.* geht die Reduktion bis zur vollständigen

Unterdrückung der Blütenbildung¹⁾). Während aber bei *C. bulb.* die blütenlosen Sprosse an allen Standorten in beträchtlicher Anzahl vorkommen, zeigen die Bastarde da bedeutende Unterschiede. An den einen Standorten finden sie sich nur vereinzelt, an anderen häufiger, gelegentlich bilden sie die Mehrzahl aller Sprosse (*C. pent.* × *pin.* II im botanischen Garten). Ich möchte dabei nochmals darauf hinweisen, daß die verschiedenen Zwischenformen, die ich als Bastarde bezeichne, wohl nicht nur der F_1 -Generation angehören, sondern daß damit auch Nachkommen einer späteren Generation oder einer Rückkreuzung gemeint sind. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Individuen beruhen wohl auf dieser genetischen Verschiedenheit.

Bei *C. bulb.* finden sich häufig kleine entwicklungsunfähige Fruchtknoten und gelegentlich taube Antheren. Analoge Erscheinungen finden sich auch bei den Bastarden. Die rudimentären kleinen Knöspchen in manchen Blütenständen oder an blütenlosen Sprossen von *C. bulb.* können trotz des bedeutenden Größenunterschiedes als analoge Erscheinung zu den frühzeitig degenerierenden Knospen bei den Bastarden gedeutet werden, wobei die Reduktion bei *C. bulb.* bedeutend weiter vorgeschritten ist²⁾. Eine weitere, allerdings noch wenig untersuchte Übereinstimmung zwischen den natürlichen Bastarden und *C. bulb.* fand ich bei der Untersuchung der Samen. In der Cruciferen-Systematik wird die Lage der Keimblätter zum Keimwürzelchen häufig zur Unterscheidung von Gruppen benutzt. Die Untersuchungen von Hannig (1904, 1906) Solms-Laubach (1906), Calestani (1908) haben gezeigt, daß dies oft zu Unrecht geschieht, denn gerade die *Dentaria*-Arten weisen hier oft Unregelmäßigkeiten auf. So ist bei *C. bulb.* ein Teil der Keimlinge typisch pleurorrhiz wie diejenigen von *C. pin.*, *pent.* und *pol.* Ein anderer Teil aber ist deutlich notorrhiz. Ich fand bei je ca. 50 untersuchten Samen von *C. pent.*, *pin.* und *pol.* keine notorrhiziden Keimlinge, wohl aber vereinzelte beim Bastard *C. pent.* ×

1) Jost (1913, p. 516) gibt an, daß auch bei manchen *Rhododendron*- und *Epilobium*-Bastarden die Sterilität so weit geht, daß keine Blüten mehr gebildet werden.

2) Es ist allerdings noch darauf hinzuweisen, daß auch bei normalen Arten sich unter ungünstigen Bedingungen solche Degenerationserscheinungen zeigen, wie das schon erwähnte Vorkommen von kleinen oder verkrüppelten Fruchtknoten oder Mißbildungen der Blütenhülle bei Versuchspflanzen von *C. pin.*, die durch die Kultur litt. Es liegt aber kein Grund zu der Annahme vor, daß *C. bulb.* sich an den meisten ihrer Standorte unter ungünstigen Bedingungen befindet. Selbstverständlich fördern ungünstige Bedingungen diese Erscheinungen, aber sie finden sich auch an anscheinend günstigen Standorten, wenn auch in geringerem Maße.

pol. Doch stand mir 1920 u. 1921 zu wenig Samenmaterial zur Verfügung, als daß ich eine zahlenmäßige Feststellung hätte machen können.

Zusammenfassung. Die Auffassung von *C. bulbifera* als eines intermediären Bastardes zwischen zwei heutigen *Dentaria*arten gibt uns zunächst noch keine sicheren Anhaltspunkte zur Feststellung der eventuellen Elternarten. Die oberen Stengelblätter von *C. bulbifera* und ihre Bulbillenbildung sind gegenüber den anderen Arten als Neubildungen zu betrachten. Als analoge Erscheinung zu dieser Beblätterung könnte das gelegentliche Auftreten von Blattbildungen an Stelle der Blütentraube bei einzelnen Individuen des Bastards *C. pent.* \times *pin.* in Betracht kommen. Bulbillenähnliche Bildungen finden sich fakultativ bei der *C. bulbifera* auch in anderen Merkmalen nahe stehenden Art *C. quinquefolia*. Die Hemmungen in der Fertilität bei den spontanen Bastarden und bei *C. bulbifera* zeigen eine Anzahl Übereinstimmungen, die auch für *C. bulbifera* hybriden Ursprung möglich erscheinen lassen: Tendenz zur Reduktion der Blütenzahl und zur Degeneration einzelner Blütenteile, unbeständige Lagerung der Keimblätter in den Samen.

II. Kreuzungs- und Befruchtungsversuche.

Der direkte Beweis für den hybriden Ursprung von *C. bulb.* wäre natürlich die Neuerzeugung dieser Art durch Kreuzung. Es erscheint aber in Anbetracht der Beobachtungen an den natürlichen *Dentaria*bastarden wenig wahrscheinlich, daß dies innerhalb des Artenkreises, mit welchem wir uns bisher beschäftigten, gelingen wird. Künstliche Kreuzungen können uns aber doch wichtige Hinweise über die Entstehung dieser Art liefern. In erster Linie geben sie uns über die Kreuzungsmöglichkeit der verschiedenen Arten sichere Auskunft und liefern uns Bastarde, deren Entstehung wir sicher kennen. Ferner ist es möglich, daß bei solchen Bastarden Neubildungen auftreten, die den Besonderheiten im Habitus von *C. bulb.* entsprechen, z. B. analoge Blattbildungen zu den oberen Stengelblättern von *C. bulb.*, oder im Zusammenhange mit weitgehender Sterilität obligate Ausbildung von Organen zur ungeschlechtlichen Vermehrung, die den Bulbillen gleichzusetzen wären. Kreuzungsversuche mit *Dentaria*arten haben aber den großen Nachteil, daß sie eine lange Zeit erfordern. Die Keimung der Samen erfolgt meist erst im Beginn der folgenden Vegetationsperiode, und erst im dritten Sommer nach der Keimung bilden sich die ersten Blütensprosse.

Ich führte in den Jahren 1918—1921 im Versuchsgarten des Instituts für allgemeine Botanik der Universität Zürich eine Anzahl Kreuzungs- und Befruchtungsversuche mit den vier bei uns vorkommenden Arten aus. Die Pflanzen wurden in Töpfen in Laub- oder Komposterde gezogen. *C. pent.* und *C. bulb.* gedeihen in der Kultur gut, während *C. pol.* und vor allem *C. pin.* meist etwas kleiner bleiben als an den Standorten. Die Blütentrauben wurden in Säcke aus lichtdurchlässigem Papier eingehüllt nach der Methode, die E. de Vries (1919, p. 25) für ihre Primula-Kreuzungen befolgte. Der untere Abschluß der Papierdüten erfolgte durch Umwickeln mit feinem Draht. Die Bestäubung erfolgte durch Berührung der Narben der weiblich benutzten Art mit einer Anthere der männlich verwendeten Blüte. Die Pinzette wurde nach jeder Bestäubung mit 92% Alkohol, der eine sofortige Schrumpfung des Pollens zur Folge hatte, gereinigt. 2—3 Wochen nach der Kreuzung, sobald sich der Fruchtansatz sicher feststellen ließ, wurden die Säcke entfernt. Die Früchte wurden kurz vor dem Aufspringen einzeln eingebunden und an der Pflanze belassen, bis sich die Schoten öffneten. Die Resultate dieser Versuche sind in den Tabellen 20—25 zusammengestellt. Die Tabellen geben uns in der ersten Kolonne das Versuchsjahr, dann die Zahl der verwendeten unkastrierten (♀) und kastrierten (♂) Blüten, dann die Zahl der Früchte mit Samen, die daraus hervorgehen, die Zahl der samenlosen Früchte, ferner noch die Gesamtzahl der Samen und die durchschnittliche Samenzahl pro Frucht. Vom Jahre 1921 wurde die Samenzahl leider nicht festgestellt, der Durchschnitt wurde daher meist nur von den Ergebnissen der Jahre 1918—1920 genommen. Bei *C. bulb.* wurden bei einem Teil der Pflanzen die Bulbillen vor oder zur Blütezeit entfernt, um festzustellen, ob dadurch eine Förderung der Fruchtbildung stattfinde, diese Blüten wurden mit „Bulbillen —“ bezeichnet, die übrigen mit „Bulbillen +“.

Die Samen wurden sofort nach der Ernte (Ende Juni bis Ende Juli) in Laub- oder Komposterde gebracht und im Freien gelassen. 1918 versuchte ich, einen Teil der Samen auf feuchtem Filtrierpapier auf der Terrasse des Instituts keimen zu lassen, um die Keimung verfolgen zu können und eine einfache Kontrolle über die Keimfähigkeit zu haben. Die Samen keimten aber nicht, erst als ich sie 1920 in Erde verpflanzte, entwickelten sie sich weiter. Einzelne Samen keimen schon im Spätherbst des gleichen Jahres, die meisten aber erst im Beginn der folgenden Vegetationsperiode. Hie und da finden sich im Herbst beim Umtopfen der Keimlinge noch ungekeimte Samen, die

sich erst im folgenden Jahr entwickeln. Die Keimfähigkeit der Samen ist ganz verschieden; während sich in manchen Fällen alle Samen einer Frucht weiter entwickeln, geht in anderen Fällen die Hälfte zugrunde. Die Zahlen sind aber zu gering, als daß sich eine Vergleichung der Keimung von Samen der legitimen Bestäubungen mit denen der Kreuzungen durchführen ließe. Die Keimung der Samen der verschiedenen Arten erfolgt nicht genau gleich, ich werde sie deshalb bei der Befprechung der legitimen Befruchtungen kurz besprechen, da sich bei der Keimung der Samen von Kreuzungen oft intermediäre Formen finden.

a) **Selbstbestäubung und Kontrollblüten.**

C. pentaphylla. Beim Beginn meiner Versuche nahm ich, gestützt auf die Vorversuche von Herrn Prof. Ernst (1918, p. 499) an, daß *C. pent.* selbststeril sei. Ich erhielt aber schon 1918 von den 26 selbstbestäubten und den 93 Kontrollblüten sechs Früchte. Ich betrachtete diese jedoch als Versuchsfehler, um so mehr, als sie sich an Pflanzen fanden, die kurz vor dem Aufblühen am Standorte in Morschach ausgehoben worden waren. Die Knospen schienen zwar noch geschlossen zu sein beim Ausgraben, aber Beobachtungen an jenem Standorte hatten mir gezeigt, daß Hummeln auch noch fast geschlossene Blüten besuchen und dort einfach Kron- und Kelchblätter auseinander drängen. Die Resultate von 1919 (77 selbstbestäubte Blüten lieferten 10 Früchte, 146 Kontrollblüten 5 Früchte) zeigten aber unzweifelhaft, daß *C. pent.* nicht selbststeril ist sondern daß ein geringer Teil der Blüten bei Selbstbestäubung Früchte ansetzt. Ob die Samenzahl bei Selbstbestäubung wirklich geringer ist, als bei legitimer Bestäubung, läßt sich wegen der geringen Zahl der Früchte nicht sicher erkennen, der Durchschnitt der Früchte aus Kontrollblüten spricht eher gegen eine solche Annahme. Nachdem es sich gezeigt hatte, daß Selbstbestäubung Fruchtdurchsetzung bewirken kann, waren bei den Kontrollblüten auch Früchte zu erwarten, da ja spontane Selbstbestäubung bei den vier untersuchten *Dentaria*-arten häufig ist (vgl. p. 401).

C. polyphylla. 1918 u. 1919 erhielt ich bei Selbstbestäubung bei dieser Art keine Früchte. Zur weiteren Kontrolle hüllte ich am Standort im Oberseetal an einer abgelegenen Stelle 153 Blütenstände mit zusammen 1160 Knospen in Säcke. Die Säcke wurden zur Blütezeit teilweise durch neue ersetzt. Ein großer Teil der Blüten erwies sich dabei als selbstbestäubt. Am 30. Juni, bei der Entfernung der Säcke, ergab sich folgendes Resultat. Ich fand noch 128 Blütenstände mit 956 Blüten vor, die übrigen 25 Blütenstände waren wohl vom

Schnee und Wind im April von den Stäben losgerissen worden und unter der dichten Decke von *Petasites*- und *Veratrum*-Blättern nicht mehr aufzufinden. Von den 956 Blüten hatten sich sechs zu Früchten entwickelt an vier Pflanzen. Die Säcke, in denen sich diese sechs Früchte fanden, waren von Schnecken durchlöchert worden, so-

C. pinnata.

Tab. 20.

Bestäubung	Jahr	Blüten		Früchte mit Samen		Früchte ohne Samen		Samen	Durchschnitt
		♂	♀	♂	♀	♂	♀		
Selbstbestäubung	1918	2	—	—	—	—	—	—	—
	1919	3	—	1	—	—	—	2	2
	1920	18	—	1	—	—	—	2	2
		23	—	2	—	—	—	4	2
Kontrollblüten	1920	26	—	—	—	—	—	—	—
legitim, ♂ Pflanze vom selben Standort	1918	1	—	—	—	—	—	—	—
C. pin. × bulb.	1919	38	1	1	—	1	—	2	1
	1920	140	22	8	—	5	5	27	1,5
	1921	14	—	—	—	—	—	—	—
		192	23	9	—	6	5	29	1,4
C. pin. × pent.	1918	13	—	—	—	—	—	—	—
	1919	5	—	1	—	—	—	1	1
	1920	22	—	4	—	—	—	18	4,5
		40	—	5	—	—	—	19	3,8
C. pin. × pol.	1919	23	—	—	—	—	—	—	—
	1920	2	—	—	—	—	—	—	—
	1921	10	—	—	—	—	—	—	—
		35	—	—	—	—	—	—	—
C. pin. × (pent. × pin.)	1920	22	—	4	—	1	—	16	3,2

daß nicht ausgeschlossen ist, daß hier Fremdbestäubung stattfand. Zudem konnte ja auch Pollen von einer höher stehenden Blüte auf die Narbe der unteren gefallen sein, was nach den Versuchen von 1918 auch Fruchtansatz bewirken kann. An den uneingehüllten Blütenständen in der Nähe hatten ca. 60% der Blüten Früchte ausgebildet. 1920 er-

C. pentaphylla.

Tab. 21.

Bestäubung	Jahr	Blüten		Früchte mit Samen		Früchte ohne Samen		Samen	Durchschnitt
		♀	♂	♀	♂	♀	♂		
Selbstbestäubung	1918	26	—	1	—	—	—	2	2
	1919	77	—	10	—	—	—	42	4,2
	1920	3	—	1	—	—	—	2	2
	1921	6	—	—	—	—	—	—	—
		112	—	12	—	—	—	46	3,9
Kontrollblüten	1918	93	—	5	—	—	—	28	5,6
	1919	142	4	5	—	—	—	18	3,6
	1920	25	—	—	—	—	—	—	—
	1921	16	—	—	—	—	—	—	—
		276	4	10	—	—	—	46	4,6
legitim, ♂ Pflanze vom selben Standort	1918	32	—	9	—	—	—	44	4,9
	1919	23	8	2	—	—	—	13	6,5
		55	8	11	—	—	—	57	5,2
legitim, ♂ Pflanze von anderem Standort	1918	29	—	—	—	—	—	—	—
	1919	34	11	5	—	—	—	28	5,6
	1920	3	—	—	—	—	—	—	—
		66	11	5	—	—	—	28	5,6
Pollen von anderem Blütenstande der selben Pflanze	1918	12	—	3	—	—	—	10	3,3
	1919	38	—	2	—	—	—	3	1,5
	1921	9	—	5	—	—	—	—	—
		59	—	10	—	—	—	13	2,6
Pollen von anderer Blüte desselben Blütenstandes	1918	8	—	—	—	—	—	—	—
	1919	39	—	13	—	—	—	26	2
		47	—	13	—	—	—	26	2
<i>C. pent.</i> × <i>bulb.</i>	1918	58	—	11	—	—	—	36	3,3
	1919	370	35	53	1	10	6	177	2,5
	1920	86	8	5	—	4	2	18	1,6
	1921	47	43	5	—	3	—	—	—
		561	86	74	1	17	8	231	2,5
<i>C. pent.</i> × <i>pin.</i>	1918	43	—	26	—	—	—	158	6,1
	1919	21	2	3	—	—	—	16	5,3
	1920	52	10	14	—	3	—	54	3,2
	1921	3	—	—	—	—	—	—	—
		119	12	43	—	3	—	228	5,0

Tab. 21 (Fortsetzung).

Bestäubung	Jahr	Blüten		Früchte mit Samen		Früchte ohne Samen		Samen	Durchschnitt
		♂	♀	♂	♀	♂	♀		
C. pent. × pol.	1918	169	—	50	—	—	—	240	4,8
	1919	44	—	4	—	—	—	8	2,0
	1920	8	—	5	—	—	—	48	9,6
	1921	3	—	3	—	—	—	—	—
		224	—	62	—	—	—	296	5,0
C. pentaphylla × pratensis.	1919	3	—	—	—	—	—	—	—
C. pent. × (pent. × pol.)	1918	12	—	7	—	—	—	13	1,9
	1919	55	5	11	—	—	—	47	4,3
	1920	23	—	5	—	—	—	26	5,2
	1921	54	3	15	2	—	—	—	—
		144	8	38	2	—	—	86	3,7
C. pent. × (pent. × pin.)	1920	24	—	5	—	—	—	20	4,0
	1921	30	12	6	1	—	—	—	—
		54	12	11	1	—	—	20	4,0

hielt ich von den drei Kontrollblüten zwei Früchte; 1921 ergaben 118 Kontrollblüten keine Fruchtbildung. Es zeigt sich also aus diesen Versuchen, daß C. pol. in der Regel selbststeril ist, daß aber sich vereinzelt doch auch Früchte bilden können.

C. pinnata. Obschon 1919 u. 1920 nur wenige Blüten mit eigenem Pollen bestäubt wurden, erhielt ich doch zwei Früchte, C. pin. ist daher nicht vollständig selbststeril.

C. bulbifera. 1919 ergab Selbstbestäubung von 29 Blüten zwei samenlose Früchte, ein Zeichen, daß der eigene Pollen wenigstens eine Weiterentwicklung des Fruchtknotens anzuregen vermag. 1920 erhielt ich aus 38 selbstbestäubten Blüten vier Früchte mit Samen und drei ohne Samen, aus 113 Kontrollblüten zwei Früchte mit Samen und eine ohne Samen. Unter der Annahme eines hybriden Ursprunges von C. bulb. ist es möglich, daß unter einer größeren Anzahl Nachkommen, die aus Selbstbestäubung hervorgehen, sich Spaltungserscheinungen zeigen. Abweichungen vom Typus, die als Spaltungserscheinungen gedeutet werden könnten, beobachtete ich an den Standorten keine. Doch ist dabei zu bedenken, daß die meisten Individuen eines Standortes wohl

C. polyphylla.

Tab. 22.

Bestäubung	Jahr	Blüten		Früchte mit Samen		Früchte ohne Samen		Samen	Durchschnitt
		♂	♀	♂	♀	♂	♀		
Selbstbestäubung	1918	9	—	—	—	—	—	—	—
	1919	58	—	—	—	—	—	—	—
		67	—	—	—	—	—	—	—
Kontrollblüten	1918	19	—	—	—	—	—	—	—
	1919	89	13	—	—	—	—	—	—
	1920	3	—	2	—	—	—	12	6
	1921	118	—	—	—	—	—	—	—
		229	13	2	—	—	—	12	6
legitim, ♂ Pflanze vom selben Standort	1918	3	—	—	—	—	—	—	—
	1919	70	1	—	—	—	—	—	—
		73	1	—	—	—	—	—	—
legitim, ♂ Pflanze von anderem Standort	1918	10	—	2	—	—	—	12	6
	1919	48	2	5	2	—	—	29	4,1
		58	2	7	2	—	—	41	4,5
Pollen von anderem Blütenstande der selben Pflanze	1919	29	—	—	—	—	—	—	—
Pollen von anderer Blüte desselben Blütenstandes	1919	46	3	6	—	—	—	34	6,8
C. pol. × bulb.	1918	24	—	—	—	—	—	—	—
	1919	83	29	1	1	—	—	3	1,5
	1920	—	2	—	—	—	—	—	—
	1921	53	—	1	—	—	—	—	—
		160	31	2	1	—	—	3	1,5
C. pol. × pent.	1918	54	—	8	—	—	—	45	5,6
	1919	73	—	7	—	—	—	41	5,9
	1920	9	—	5	—	—	—	40	8,0
		136	—	20	—	—	—	126	6,3
C. pol. × pin.	1919	67	—	5	—	—	—	36	7,2
	1920	6	11	5	9	—	—	55	3,9
	1921	4	—	—	—	—	—	—	—
		77	11	10	9	—	—	91	4,8
C. polyphylla × pratensis	1919	3	—	—	—	—	—	—	—
C. pol. × (pent. × pol.)	1918	10	—	—	—	—	—	—	—
	1919	115	1	8	—	—	—	22	2,7
	1920	21	—	10	—	1	—	51	4,6
		146	1	18	—	1	—	73	3,8

C. bulbifera.

Tab. 23.

Bestäubung	Jahr	Bulbilen	Blüten		Früchte mit Samen		Früchte ohne Samen		Samen	Durchschnitt
			♂	♀	♂	♀	♂	♀		
Selbstbestäubung	1918	—	9	—	—	—	—	—	—	—
	1919	+	11	—	—	—	—	—	—	—
	1920	—	18	—	—	—	2	—	—	—
	1921	+	9	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	39	—	4	—	3	—	7	1
Kontrollblüten	1918	—	8	—	—	—	—	—	—	—
	1919	—	6	—	—	—	—	—	—	—
	1920	—	100	—	4	—	5	—	7	0,8
	—	—	12	—	—	—	—	—	—	—
	1921	—	23	—	1	—	—	—	—	—
legitim, ♂ Pflanze vom selben Standort	1918	—	3	—	—	—	—	—	—	—
	1919	—	60	—	1	—	—	—	1	1
	1920	—	53	—	1	—	1	—	1	0,5
	1921	—	11	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	162	—	2	—	1	—	2	0,7
legitim, ♂ Pflanze von anderem Standort	1918	—	7	—	—	—	—	—	—	—
	1919	—	16	—	—	—	—	—	—	—
	1920	—	25	—	—	—	2	—	—	—
	1921	—	44	—	2	—	—	—	2	1
	—	—	71	—	6	—	2	—	7	0,9
Pollen von anderem Blütenstand derselben Pflanze	1921	—	4	—	1	—	1	—	1	0,5
	—	—	167	—	9	—	5	—	10	0,7
	1918	—	8	—	—	—	—	—	—	—
	1919	—	26	—	—	—	—	—	—	—
	1920	—	24	—	2	—	—	—	4	2
Pollen von anderer Blüte desselben Blütenstandes	1920	—	25	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	40	—	10	—	1	—	26	2,4
	—	—	123	—	12	—	1	—	30	2,3
	1919	—	22	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—
Pollen von anderem Blütenstand derselben Pflanze	1920	—	12	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	17	—	1	—	—	—	1	1
	—	—	56	—	1	—	—	—	1	1
	1919	—	20	—	1	—	—	—	4	4
	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—
Pollen von anderer Blüte desselben Blütenstandes	1920	—	10	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	8	—	3	—	—	—	8	2,7
	—	—	43	—	4	—	—	—	12	3

Tab. 23 (Fortsetzung).

Bestäubung	Jahr	Bulbllen	Blüten		Früchte mit Samen		Früchte ohne Samen		Samen	Durchschnitt
			♂	♀	♂	♀	♂	♀		
<i>C. bulb. × pent.</i>	1918	+	35	—	—	—	—	—	—	—
	1919	+	75	—	—	—	—	—	—	—
		—	14	—	—	—	—	—	—	—
	1920	+	4	12	—	—	—	—	—	—
		—	21	4	1	—	—	—	1	1
	1921	+	16	—	—	—	—	—	—	—
		—	4	2	—	—	—	—	—	—
			169	18	1	—	—	—	1	1
<i>C. bulb. × pol.</i>	1918	+	17	—	—	—	—	—	—	—
	1919	+	41	—	—	—	—	—	—	—
		—	3	—	—	—	—	—	—	—
	1921	+	35	—	2	—	1	—	3	1
		—	36	5	—	—	1	—	—	—
			132	5	2	—	2	—	3	0,7
<i>C. bulb. × pinnata</i>	1919	+	51	—	—	—	—	—	—	—
	1920	+	37	2	2	—	—	—	2	1
		—	43	11	—	—	—	—	—	—
	1921	+	2	—	—	—	—	—	—	—
		—	12	—	—	—	2	—	—	—
			145	13	2	—	2	—	2	1
<i>C. bulb. × (pent. × pin.)</i>	1920	+	3	—	—	—	—	—	—	—
	1921	—	8	5	—	—	1	—	—	—
			11	5	—	—	1	—	—	—
<i>C. bulb. × (pent. × pol.)</i>	1920	—	6	—	—	—	—	—	—	—

auf vegetativem Wege entstanden sind. Es ist aber auch möglich, daß *C. bulb.* eine konstant gewordene Bastardform ist. Weiteres darüber folgt p. 508.

Diese Resultate der Versuche mit Selbstbestäubung ergeben folgende Konsequenzen für die übrigen Befruchtungs- und Kreuzungsversuche: Nur aus der Fruchtbildung aus kastrierten Blüten lassen sich sichere Schlüsse über die Möglichkeit einer bestimmten Befruchtungskombination oder einer Kreuzung ziehen. Bei allen nicht kastrierten Blüten wäre es möglich, daß vorher oder vielleicht erst durch die Fremdbestäubung angeregt Selbstbefruchtung

C. pentaphylla × *polyphylla*.

Tab. 24.

Bestäubung	Jahr	Blüten		Früchte mit Samen		Früchte ohne Samen		Samen	Durchschnitt
		♀	♂	♀	♂	♀	♂		
Selbstbestäubung	1919	26	—	—	—	—	—	—	—
	1920	4	—	—	—	—	—	—	—
		30		—		—		—	
Kontrollblüten	1919	24	—	—	—	—	—	—	—
	1920	3	—	—	—	—	—	—	—
	1921	6	—	—	—	—	—	—	—
		33		—		—		—	
legitim, ♂ Pflanze vom selben Standort	1919	35	—	—	—	—	—	—	—
	1920	1	—	—	—	—	—	—	—
	1921	26	—	—	—	—	—	—	—
		62		—		—		—	
legitim, ♂ Pflanze von anderem Standort	1919	38	—	5	—	—	—	12	2,4
	1920	13	—	5	—	1	—	8	1,3
	1921	7	1	—	—	—	—	—	—
		58		1		10		1	
		—		—		—		20	
Pollen von anderem Blütenstand der selben Pflanze	1919	2	—	—	—	—	—	—	—
C. (pent. × pol.) × pent.	1918	3	—	—	—	—	—	—	—
	1919	54	—	5	—	—	—	11	2,2
	1920	15	—	6	—	—	—	25	4,2
	1921	23	—	—	—	—	—	—	—
		95		—		11		—	
		—		—		—		36	
C. (pent. × pol.) × pol.	1918	12	—	—	—	—	—	—	—
	1919	55	—	4	—	—	—	12	3
	1920	13	—	3	—	—	—	6	2
	1921	23	2	—	—	—	—	—	—
		103		2		7		—	
		—		—		—		18	
C. (pent. × pol.) × bulb.	1920	11	—	—	—	—	—	—	—

C. pentaphylla × *pinnata*.

Tab. 25.

Bestäubung	Jahr	Blüten		Früchte mit Samen		Früchte ohne Samen		Samen	Durchschnitt
		♂	♀	♂	♀	♂	♀		
Selbstbestäubung	1920	6	—	—	—	—	—	—	—
	1921	20	—	—	—	—	—	—	—
		26		—		—		—	
Kontrollblüten	1920	6	—	—	—	—	—	—	—
	1921	5	—	—	—	—	—	—	—
		11		—		—		—	
legitim, ♂ Pflanze vom selben Standort	1921	12	—	—	—	—	—	—	—
C. (pent. × pin.) × pent.	1920	14	—	—	—	—	—	—	—
	1921	11	—	—	—	—	—	—	—
		25		—		—		—	
C. (pent. × pin.) × pin.	1920	13	—	1	—	—	—	1	1
C. (pent. × pin.) × bulb.	1920	5	—	—	—	—	—	—	—
	1921	15	—	—	—	—	—	—	—
		20		—		—		—	

eintrat. Aus der Fruchtbildung allein haben wir daher bei solchen Blüten keine Gewißheit, ob wirklich eine Kreuzung stattfand, diese Frage läßt sich erst aus der Beobachtung der F_1 -Generation entscheiden, bei vollständiger Dominanz des einen Elters sogar erst in F_2 . Die Blüten erweisen sich aber gegen Kastration ziemlich empfindlich. Die Antheren öffnen sich sofort beim Öffnen der Blüte, die Kastration muß daher an den noch geschlossenen Knospen vorgenommen werden. An einem Blütenstande befinden sich aber immer nur 2—4 Blüten in einem Stadium, das das Herausnehmen der Staubbeutel gestattet. Die Arbeit mit kastrierten Blüten erfordert daher sehr viel Zeit und Mühe. Die Versuche mit kastrierten Blüten ergaben sehr schlechte Resultate, die Kastration hatte also einen schädigenden Einfluß auf die Fruchtbildung. Da es sich bei meinen Versuchen darum handelte, eine größere Anzahl Samen zu erhalten, arbeitete ich auch, nachdem ich erkannt hatte, daß die Pflanzen nicht absolut selbststeril sind, noch mit unkastrierten Blüten und nahm Kastration nur bei einer kleineren Anzahl vor. Zudem entspricht die Kreuzung ohne Wegnahme der

Antheren der Bildung der Dentariabastarde an den natürlichen Standorten, und meine Versuche gehen ja darauf aus, solche Bastarde zu erzeugen, wie sie spontan entstehen können.

b) Legitime Bestäubungen.

In den Tabellen sind vier Formen von Bestäubung mit arteigenem Pollen unterschieden. 1. Bestäubung mit Pollen von einer Pflanze vom selben Standort, also die gewöhnliche Fremdbestäubung, die in der Natur am häufigsten vorkommt. 2. Bestäubung mit Pollen von einer Pflanze, die von einem anderen Standort herstammt. Dies geschah bei *C. bulb.* im Hinblick auf die Versuche von Focke (1890) mit *Lilium bulbiferum*, wo alle vegetativ erzeugten Nachkommen desselben Individuums untereinander gekreuzt zur Fruchtbildung unfähig sind, wo hingegen Exemplare verschiedener Standorte bei gegenseitiger Bestäubung reichlich Früchte ansetzen. Bei den normalen Arten wurden diese Versuche durchgeführt, um Vergleichungsmaterial zu erhalten. 3. Es wurden eine Anzahl Blüten mit Pollen von Blüten derselben Pflanze, die von einem anderen Blütenprosse des gleichen Rhizoms stammten, bestäubt. Solche Blüten sind bei *C. bulb.* in ihrem Verwandtschaftsgrad denjenigen gleichzusetzen, welche an Pflanzen gebildet werden, die aus Bulbillen derselben Elternpflanze entstanden. Solche aus Bulbillen gezogenen Nachkommen einer Pflanze standen mir noch nicht im blühreifen Alter zur Verfügung, so daß ich mich auf Versuche mit verschiedenen Sprossen desselben Rhizoms beschränken mußte. 4. Eine Anzahl Blüten wurden mit Pollen von einer anderen Blüte derselben Blütenstandes bestäubt. Es ist dies eine Kombination, die bei den Versuchen oft unbeabsichtigt eintritt, indem Pollen von einer oberen Blüte aus den offenen Antheren herausfällt und dabei auf die Narben tiefer stehender Blüten gelangen kann.

C. pentaphylla. Der Fruchtansatz ist bei den ersten beiden Formen legitimer Bestäubung schlecht. Eine bestimmte Beziehung über den Einfluß der Bestäubung mit Pollen von Pflanzen von einem anderen Standorte, läßt sich nicht erkennen. Die vollständige Sterilität bei dieser Form der Bestäubung 1918 erklärt sich dadurch, daß ein Teil der ♀ verwendeten Pflanzen erst kurz vor der Blütezeit am Standort geholt worden war. Es zeigte sich nun bei allen Arten, daß solche Individuen nur ausnahmsweise Früchte bilden. Bestäubung mit Pollen von einem anderen Blütenstande bewirkt Fruchtansatz. Pollen von anderen Blüten derselben Blütenstandes kann ebenfalls Fruchtansatz

bewirken, wie aus den Resultaten bei Selbstbestäubung zu erwarten war. Bei der Kastrierung von Blüten müssen daher alle anderen Knospen, die nicht gleichzeitig kastriert werden können, entfernt werden. Die Keimung der Samen von *C. pent.* wurde schon von A. Winkler (1882) beschrieben. Es treten entweder beide Keimblätter über den Boden, oder es bleibt eines klein und kommt nicht an die Oberfläche. Zwischen den Keimblättern entwickelt sich das Epikotyl, aus dem das Rhizom hervorgeht. Bis zum Ende der Vegetationsperiode entwickeln sich 5—10 Schuppenblätter, bei einzelnen entwickelt sich das unterste Schuppenblatt schon zum ein- oder dreiteiligen Laubblatt. In den folgenden Vegetationsperioden entsteht ein drei- bis fünfteiliges, gefingertes Laubblatt. Das Rhizom wächst jedes Jahr monopodial weiter, bis schließlich terminal ein Blütenproß gebildet wird, und eine der Seitenknospen die Führung übernimmt. Blütenprosse können nach A. Winkler an kräftigen Exemplaren schon im 3. Jahre gebildet werden, bei meinen Keimlingen war das nicht der Fall.

C. polypylla. Versuche mit legitimer Bestäubung zwischen Pflanzen vom gleichen Standorte wurden 1919 in größerer Zahl durchgeführt, ergaben aber sehr schlechte Fruchtbildung, da die Pflanzen, an denen diese Versuche ausgeführt wurden, durch Frost und Schneefall zur Blütezeit stark gelitten hatten. Die Versuche wurden zwar wiederholt, aber an Pflanzen, die kurz vorher vom Standort geholt worden waren, so daß das Resultat auch bei diesen Individuen negativ ausfiel. Die Bestäubungen mit Pollen von Pflanzen von anderen Standorten ergaben etwas bessere Resultate. Auch bei *C. pol.* kann Pollen von einer anderen Blüte desselben Blütenstandes Fruchtansatz bewirken, doch ist dazu zu bemerken, daß alle sechs Früchte 1919 an derselben Pflanze gebildet wurden. Fruchtansatz bei Bestäubung mit Pollen von einer Blüte eines anderen Blütenstandes derselben Pflanze ist zwar nicht eingetreten, doch wäre er im Hinblick auf die Resultate der vorigen Versuche wohl zu erwarten bei weiteren Bestäubungen. Die Keimung der Samen von *C. pol.* und die Weiterentwicklung der Keimlinge ist im wesentlichen gleich wie bei *C. pent.*, nur daß anscheinend etwas häufiger nur ein Keimblatt über den Boden tritt. Im zweiten und dritten Jahre ist das Laubblatt gefiedert.

C. pinnata. Infolge der Kulturschwierigkeiten standen mir hier nur wenige Blüten zur Verfügung, die ich vor allem für Kreuzungsversuche verwendete, Früchte aus legitimer Bestäubung erhielt ich keine. Die Keimung der Samen beobachtete ich an Material, das ich in Brusino-Arsizio sammelte. Wie schon A. Winkler (1878) bemerkte, bleiben bei

den Keimlingen von *C. pin.* im Gegensatz zu den anderen Arten beide Kotyledonen unterirdisch und es treten von Anfang an 1—2 einfache oder dreiteilige kleine Laubblätter über die Erde. Im zweiten Jahre tritt ein dreiteiliges oder fünftelig gefiedertes Blatt auf, und nach A. Winkler (1882) können auch hier im dritten Jahre Blütenzweige gebildet werden.

C. bulbifera. Während ich 1918 bei *C. bulb.* keinen Fruchtansatz erhielt, und auch in Buchs keine Früchte fand, erhielt ich 1919 bei legitimer Bestäubung mit Pollen einer Pflanze von einem anderen Standort zwei Früchte mit Samen, bei Bestäubung mit Pollen von einer Pflanze vom selben Standort zwei samenlose Früchte, ferner eine Frucht mit Samen bei Bestäubung mit Pollen einer anderen Blüte des gleichen Blütenstandes. Da ich an den Standorten in Buchs und Brusino Früchte fand, mußte ich annehmen, daß auch legitime Bestäubung zwischen Pflanzen vom selben Standort Fruchtansatz bewirke. Das bestätigte sich auch bei den Versuchen von 1920 und 1921, ebenso ergab sich 1920 eine Frucht bei Bestäubung mit Pollen von einem anderen Blütenstande desselben Rhizoms. Im Gegensatz zu *Lilium bulbiferum* können also bei *C. bulbifera* Nachkommen derselben „Paarkernbrut“ (Focke 1890) bei gegenseitiger Bestäubung Früchte bilden. Ob die Fruchtbildung bei der Bestäubung mit Pollen von Pflanzen von einem anderen Standort eine stärkere ist, läßt sich aus diesen Versuchen nicht ersehen. Die Keimung der Samen von *C. bulb.* wurde von Warming (1877) und später von A. Winkler (1893) beschrieben. Ähnlich wie bei *C. pent.* und *C. pol.* treten hier entweder beide Keimblätter zugleich oder wenig nacheinander über den Boden, oder es bleibt das eine unterirdisch. Oft wird nach A. Winkler (1893) noch in der gleichen Vegetationsperiode ein kleines dreiteiliges Laubblatt gebildet. Im zweiten Jahre entsteht ein dreiteiliges Laubblatt und im dritten Jahre können nach Schulz (1903, p. 284) Blütenzweige entstehen.

Ich möchte an dieser Stelle gerade die Beziehung zwischen Fruchtbildung und Bulbillenbildung besprechen, so weit die Versuche darüber Aufschluß geben. Eine Übersicht über die Fruchtbildung der zu Versuchen verwendeten Blüten in den Jahren 1919—21 ergibt folgendes Resultat:

575 Blüten an Pflanzen mit Bulbillen lieferten 9 Früchte¹⁾.

492	„	„	„	„	ohne	„	„	45	„
-----	---	---	---	---	------	---	---	----	---

1) Mit und ohne Samen.

Das Ausbrechen der Bulbillen erfolgte kurz vor der Blütezeit oder erst bei der Bestäubung. Die Bulbillen sind zu dieser Zeit noch klein, sie entwickeln sich erst nach der Blütezeit stärker. Da die Befruchtung nach den zytologischen Untersuchungen bei *C. pent.* und *C. pol.* erst am dritten bis vierten Tage nach der Bestäubung erfolgt, ist es begreiflich, daß die Nährstoffe, die sonst den Bulbillen zugute kämen, einen fördernden Einfluß auf die Entwicklung der Fruchtknoten ausüben können. Ich versuchte 1921 auch an einem Standorte in Runkels-Buchs an einer größeren Zahl von Blüten eine Erhebung über den Einfluß des Ausbrechens der Bulbillen auf die Fruchtbildung zu machen. Die Resultate finden sich in Tab. 10 (p. 422), Zählung 8 und 9. Es ergab sich das überraschende Ergebnis, daß der Fruchtansatz bei beiden Zählungen derselbe war. Dieses Resultat steht im Widerspruch zu den Ergebnissen der Versuche im Garten. Es zeigte sich aber, daß äußere Einflüsse hier im Spiele waren, die die Versuchsbedingungen wesentlich geändert hatten. Die erste Zählung wurde unmittelbar vor der Blütezeit (am 7. Mai 1921) ausgeführt, dabei wurden in einem geschlossenen Bestande auf einer abgesteckten Fläche bei allen Pflanzen die Bulbillen entfernt. Fünfzehn Tage später (am 22. Mai) wurde die Zählung der Früchte vorgenommen. Es zeigte sich dabei, daß von den Pflanzen außerhalb des abgesteckten Gebietes nur ganz wenige noch Bulbillen besaßen. Individuen, welche Früchte und Bulbillen zugleich trugen, fanden sich nur ganz vereinzelt. Wahrscheinlich hatte ein heftiger Wind oder Gewitterregen während der Blütezeit die Bulbillen losgelöst, so daß nachher kein Unterschied mehr zwischen den Versuchsbedingungen der beiden Gruppen bestand. Dieser Versuch weist aber auf eine Möglichkeit hin, wie die stark verschiedene Fertilität von *C. bulb.* an verschiedenen Standorten und in verschiedenen Jahren zustande kommen kann. Die Versuche im Garten zeigten, daß Entfernung der Bulbillen Vermehrung der Fertilität zur Folge hat, werden daher an einem Standorte, wie dies in Buchs geschah, durch äußere Einflüsse die Bulbillen frühzeitig entfernt, so werden beträchtlich mehr Früchte gebildet, als wenn die Bulbillen sich hätten entwickeln können. Ich möchte aber darauf hinweisen, daß die Bulbillen sich nur selten zur Fruchtzeit nicht mehr an den Pflanzen befinden. 1919 und 1920 waren in Buchs und in Brusino bei einem großen Teil der Pflanzen, die Früchte trugen, auch die Bulbillen noch in den Blattachsen. Auch Klein (1901) weist ausdrücklich darauf hin, daß sich beim selben Individuum sehr wohl reichliche Fruchtbildung und Ausbildung großer Bulbillen nebeneinander vorfinden können. Einzig

Schulz (1903, p. 365) gibt an, daß fruchttragende Exemplare selten Bulbillen besitzen.

c) Kreuzungsversuche.

C. pentaphylla. Wie aus dem Vorkommen spontaner Bastarde an den gemeinsamen Standorten zu erwarten war, erfolgte bei Bestäubung mit Pollen von *C. pol.* oder *C. pin.* Fruchtansatz. Bei der Kreuzung *C. pent.* \times *pin.* wurden nur wenige kastrierte Blüten verwendet, bei der Kreuzung *C. pent.* \times *pol.* keine solchen. Fruchtbildung aus kastrierten Blüten ergab sich bei diesen beiden Kombinationen nicht. Es ist also möglich, daß die Früchte nur scheinbar Kreuzungsprodukte sind; schon die Keimlinge zeigten aber 1919—1921 deutlich Merkmale beider Eltern. Die Keimlinge von *C. pent.* \times *pol.* unterscheiden sich im ersten Jahre nicht von denen der Eltern, im zweiten Jahre aber treten neben dreiteiligen und fünfteilig gefingerten Blättern auch fünfteilig gefiederte Blätter auf, im dritten Jahre auch solche mit sieben Fiederblättern. Es finden sich dabei alle Uebergänge vom gefingerten Blatte der Keimlinge von *C. pent.* bis zum gefiederten Blatte derjenigen von *C. pol.* Immerhin zeigen meist alle Nachkommen derselben Frucht die gleiche Blattform. Die Keimlinge der Kreuzung *C. pent.* \times *pin.* senden entweder beide Keimblätter über den Boden, oder nur eines, oder aber es bleiben beide Kotyledonen unterirdisch. Es zeigen sich also die Charaktere beider Eltern. Im zweiten Jahre zeigen sie die gleichen Formen wie diejenigen der Kreuzung *C. pent.* \times *pol.*, also gefingerte und gefiederte Laubblätter. Im ganzen haben wir also auch hier intermediäre Ausbildung der Keimlinge. Während bei legitimer Bestäubung keine samenlosen Früchte auftreten, entstanden bei der Kreuzung *C. pent.* \times *pin.* 1919 deren drei, wohl ein Zeichen dafür, daß bei einzelnen Blüten durch die artfremde Bestäubung Entwicklungshemmungen hervorgerufen werden. Der Fruchtknoten wird zwar zur Weiterentwicklung angeregt, die Samenanlagen entwickeln sich aber nicht zu reifen Samen (vgl. p. 494). Bestäubung der Fruchtknoten von *C. pent.* mit Pollen von *C. bulb.* ergab in allen 4 Jahren Fruchtansatz. Kastrierte Blüten lieferten eine Frucht mit Samen und acht Früchte ohne Samen. Der Pollen von *C. bulb.* kann also sicher eine Weiterentwicklung des Fruchtknotens und auch Samenbildung bei *C. pent.* bewirken. Die Keimlinge dieser Kreuzung verhalten sich genau gleich wie diejenigen von *C. pent.* Auch im zweiten und dritten Jahre zeigen die Laubblätter durchwegs 3—5 fingerförmig angeordnete Blättchen. Da die unteren Laubblätter von *C. bulb.* gefiedert sind, wäre zu erwarten gewesen, daß Keim-

pflanzen aus der Kreuzung *C. pent.* \times *bulb.* analog denjenigen der Kreuzungen *C. pent.* \times *pol.* und *C. pent.* \times *pin.* im zweiten und dritten Jahre teilweise gefiederte Blätter aufweisen würden. Es läßt dies die Vermutung aufkommen, daß es sich vielleicht in allen Fällen bei unkastrierten Blüten um induzierte oder autonome Selbstbefruchtung handelt. Erst nach dem Auftreten blühender Sprosse können wir daher bei dieser Kombination feststellen ob wirklich Bastardbefruchtung eintrat. Entsprechen die Pflanzen in F_1 alle *C. pent.*, so gibt uns sogar erst die F_2 -Generation sichere Auskunft, da es möglich wäre, daß die F_1 -Generation metromorph wäre. Doch erscheint mir dieser Fall wenig wahrscheinlich.

C. polypylla. Bestäubung mit Pollen von *C. pent.* und *C. pin.* ergab Fruchtansatz, bei der Kreuzung *C. pol.* \times *pin.* auch bei kastrierten Blüten. Die Kreuzungsmöglichkeit dieser letzten Kombination ist daher sichergestellt. Die Keimpflanzen *C. pol.* \times *pent.* sind im ersten Jahre gleich wie diejenigen der reziproken Kreuzung, im zweiten und dritten Jahre treten fünfteilig fingerförmige Blätter auf, also ein Merkmal von *C. pent.* Bei den Keimlingen *C. pol.* \times *pin.* treten oft ein Keimblatt und ein Laubblatt über den Boden, oft bleiben beide Kotyledonen unterirdisch. Wir finden also auch hier die Keimungsformen beider Eltern. Die Bastardform *C. pol.* \times *pin.* ist noch nicht bekannt, sie wäre nach diesen Ergebnissen aber da zu erwarten, wo sich beide Arten am selben Standorte finden. Doch blüht *C. pol.* bedeutend früher als *C. pin.*, außerdem sind die Bastarde wahrscheinlich nicht leicht zu erkennen, da ja beide Arten gefiederte Blätter haben, und kein großer Unterschied in der Blütenfarbe besteht. Die Kreuzung *C. pol.* \times *bulb.* ist nicht leicht auszuführen, da *C. pol.* zu Beginn der Blütezeit von *C. bulb.* schon verblüht hat. Trotzdem ich *C. bulb.* möglichst zu treiben und *C. pol.* zu hemmen versuchte, erhielt ich im Versuchsgarten keine Blüten zur gleichen Zeit. Ich war daher gezwungen, Pflanzen von *C. pol.* von einem höheren Standort (Oberseetal) zu holen, da sie dort zur gleichen Zeit blühten, wie *C. bulb.* im Garten. Diese Verpflanzung wirkte aber, wie ich bei den legitimen Bestäubungen ausführte, hemmend auf die Fruchtbildung. Ich erhielt 1919 immerhin zwei Früchte, davon eine aus einer kastrierten Blüte. 1921 führte ich diese Kreuzung an einem abgelegenen Standorte im Oberseetale aus, etwa 14 Tage später wurden die Pflanzen aber durch weidende Ziegen zerstört. Da ich unmittelbar nachher hinkam, konnte ich doch noch einige Beobachtungen machen. Bei einer einzigen Blüte ließ sich sicher Fruchtansatz feststellen, die meisten Fruchtknoten aber hatten sich nicht

weiter entwickelt, obschon die Bestäubung im günstigsten Augenblick erfolgt war. Ergibt sich, daß es sich bei *C. pent.* \times *bulb.* nur um durch Fremdbestäubung induzierte Selbstbefruchtung handelt, dann läßt sich dieses negative Resultat bei *C. pol.* \times *bulb.* wohl verstehen, da *C. pol.* ja bedeutend stärker selbststeril ist, als *C. pent.* Von Keimpflanzen konnte ich nur eine beobachten, da aber beide Elternarten gleich keimen, ließ es sich nicht feststellen, ob wirklich Kreuzung stattfand.

C. pinnata. Bei der Kreuzung mit *C. pent.* erhielt ich hier Fruchtansatz; Bestäubung mit Pollen von *C. pol.* ergab bisher noch keine Früchte. Doch glaube ich, daß bei einer größeren Anzahl von Kreuzungen auch hier Fruchtbildung stattfinden würde. Die Kombination *C. pin.* \times *bulb.* ergab auch hier Fruchtansatz, doch nur an unkastrierten Blüten. 1920 erhielt ich aus kastrierten Blüten dieser Kombination fünf samenlose Früchte, es steht daher fest, daß der Pollen von *C. bulb.* eine Weiterentwicklung des Fruchtknotens von *C. pin.* bewirken kann. Die Keimlinge dieser Kombination verhalten sich genau gleich, wie die von *C. pin.*, so daß auch hier die Feststellung, ob Kreuzung eintrat, erst nach der Bildung von Blütenprossen möglich ist.

C. bulbifera. Aus der Kombination *C. bulb.* \times *pent.* erhielt ich 1919 eine Frucht aus einer unkastrierten Blüte. Der einzige reife Same, den sie enthielt, ging ohne zu keimen zugrunde, so daß erst neue Versuche über die Möglichkeit einer solchen Kreuzung Aufschluß geben können. Bestäubung mit Pollen von *C. pol.* ergab 1921 zwei Früchte mit Samen und zwei samenlose Früchte, alle aber aus unkastrierten Blüten. *C. bulb.* \times *pin.* ergab 1920 zwei Früchte mit Samen, 1921 zwei solche ohne Samen, auch hier aus unkastrierten Blüten, so daß sich nichts Sichereres über die Möglichkeit dieser Kreuzung aussagen läßt.

d) Die Fruchtbildung der Bastarde¹⁾.

C. pentaphylla \times *polyphylla.* Wie schon die Zählungen an den natürlichen Standorten zeigen, ist die Fruchtbildung dieser Bastarde stark gehemmt im Vergleich zu den Elternarten. Die Versuchspflanzen wurden 1918 an den drei Standorten im Oberseetal, bei Buchs, und im Zürcher Oberlande ausgegraben. In jenem Jahre konnte ich damit nur zwei Versuche ausführen, die keine Fruchtbildung ergaben. 1919 und 1920 erhielt ich eine Anzahl Früchte, 1921 aber wieder gar keine. Auffallend ist dabei, daß auch an den natürlichen Standorten die Frucht-

1) Es handelt sich um spontane Bastarde, die an den Standorten ausgegraben wurden, deren genetische Verhältnisse daher durchaus nicht abgeklärt sind.

bildung der Bastarde im Jahre 1921 bedeutend geringer war als 1920¹⁾). Selbstbestäubungen und Kontrollblüten ergaben 1919—1921 keine Fruchtbildung. Bei Bestäubung mit Pollen einer Bastardpflanze vom selben Standort erhielt ich bisher keine Früchte, wohl aber, wenn der Pollen von einer Pflanze von einem anderen Standorte stammte, und zwar sowohl an Pflanzen von Buchs, als auch an solchen vom Obersee. Die Keimung der Samen erfolgt gleich wie bei den beiden Eltern. Die Rückkreuzung mit den beiden Elternarten ergab 1919 und 1920 Fruchtansatz, bei den Nachkommen dieser Kombination ist wohl eine Spaltung zu erwarten. Die sechs Keimpflanzen der Rückkreuzung mit *C. pent.*, die aus den 11 Samen von 1919 entstanden, zeigten 1921 2—5 teilig gefingerte Blätter, wie die Keimpflanzen von *C. pent.* Die Bestäubung einiger Blüten mit Pollen von *C. bulb.* ergab keine Früchte.

C. pentaphylla \times *pinnata*. Mit den Bastardpflanzen *C. pent.* \times *pin.* konnte ich erst 1920 und 1921 einige Versuche ausführen. Ich erhielt jedoch einzig 1920 bei der Rückkreuzung mit *C. pin.* eine Frucht, die zudem nur einen keimungsunfähigen Samen enthielt.

Zusammenfassung. Die in der Schweiz vorkommenden *Dentaria*-Arten sind in verschiedenem Grade selbstfertil. Während *C. pol.* bei nahe vollkommen selbststeril ist, findet bei *C. pent.* bei etwa 1 Zehntel der selbstbestäubten Blüten Selbstbefruchtung statt. Da der größte Teil der Versuche an unkastrierten Blüten durchgeführt wurde, sind sichere Resultate über den Erfolg einer Kreuzung bei den meisten Kombinationen erst nach der Bildung von Blütensprossen zu erwarten, also frühestens 1922. Aus den Versuchen mit kastrierten Blüten ergibt sich immerhin, daß die meisten Kombinationen der drei Arten *C. pentaphylla*, *polyphylla* und *pinnata* Fruchtansatz ergeben. Bei einzelnen Kombinationen zeigen zudem schon die Keimpflanzen oder die zweijährigen Pflänzchen eine intermediäre Stellung zwischen den beiden Elternarten, so daß feststeht, daß auch bei Bestäubung unkastrierter Blüten Kreuzung eintreten kann. Bestäubung der Blüten dieser drei Arten mit Pollen von *C. bulbifera* kann Fruchtansatz bewirken. Ein Teil der entstehenden Früchte ist dabei samenlos. Die Keimpflanzen zeigten aber bisher den Habitus der weiblich verwendeten Art, intermediäre Merkmale ließen sich nicht feststellen, so daß noch keine Sicherheit über die Möglichkeit einer solchen Kreuzung besteht. Die Kreuzung von *C. bulbifera* ♀ mit einer der drei anderen Arten ergab zwar Früchte, doch überall aus unkastrierten Blüten, so daß auch hier

1) Oberseetal: 1920 21% Fruchtansatz, 1921 7%.

Buchs : „ 19% „ , 1921 weniger als 1%.

noch keine eindeutigen Resultate vorliegen. Die natürlichen Dentaria-bastarde (*C. pent.* × *pol.*) bildeten Früchte bei der Rückkreuzung mit den Elternarten und bei der Bestäubung mit Pollen von Bastardpflanzen von einem anderen Standorte. Der Bastard *C. pent.* × *pin.* ergab bisher nur eine Frucht bei Rückkreuzung mit *C. pin.*

Das Ausbrechen der Bulbillen bei *C. bulbifera* vor oder während der Blütezeit bewirkt eine Förderung der Fruchtbildung. Da durch äußere Einflüsse auch an den natürlichen Standorten gelegentlich bei den meisten Pflanzen die Bulbillen abfallen, kann die Fertilität an solchen Standorten durch diese Korrelation gehoben werden.

III. Zytologische Untersuchungen.

I. Die Entwicklung des Pollens und Untersuchungen am fertigen Pollen.

a) Methoden.

Die zytologische Untersuchung wurde zum größeren Teil in den Jahren 1920 und 1921 durchgeführt, da ich vorher nur ungenügend fixiertes Material besaß. Für die gesamte zytologische Untersuchung erwies sich Bouins Pikroformollösung (Strasburger und Körnicke 1913, p. 790) als die beste Fixierungsflüssigkeit, mit nachfolgender Färbung mit Hämatoxylin nach Haidenhein. Die Fixierungs-lösungen nach Flemming, Benda, Juel, sowie 92% Alkohol und 1% Chromsäure ergaben weniger gute Resultate, zum Teil bewirkten sie eine starke Schrumpfung, andere wie Chromsäure und Osmium-säuregemisch nach Benda wirkten so auf das Plasma der Zellen ein, daß sich bei der Färbung mit Hämatoxylin nach Haidenhein die Farbe nicht mehr genügend heraus differenzieren ließ. Bei der Fixierung mit Pikroformol genügte eine Beizung mit Eisenalaun von 2—3 Stunden und eine Färbung von einer Stunde zur Erzielung haltbarer Präparate. Die Beschaffung von Material zum Studium der Reduktionsteilung in den Antheren ist nicht leicht, da bei *C. pent.*, *pol.*, *pin.* und bei den Bastarden dieser Arten die Knospen sich zu dieser Zeit noch im Boden befinden. Einzig bei *C. bulb.* erfolgt die Entwicklung der Knospen erst, wenn die Knospen schon über die Erde getreten sind, Reduktions-teilungen fand ich bei dieser Art in Knospen, die zwischen dem 15. bis 30. März fixiert wurden. Für die Fixierung von Knospen der übrigen Arten ist man daher auf Topfpflanzen angewiesen. Der beste Zeit-

punkt zur Fixierung ist bei diesen drei Arten nicht leicht zu bestimmen, da die Knospen schon im Herbst angelegt werden und sich unter günstigen Bedingungen noch ziemlich weit entwickeln vor Eintritt des Winters. So fand ich in Knospen von *C. pol.*, die am 1. Dezember 1919 im Oberseetal (950 m) fixiert wurden (der Boden war oberflächlich gefroren und es lag darüber eine Schicht von ca. 5 cm Schnee), Stadien mit kaum differenziertem Archespor, solche mit Synapsis und solche mit einkernigen Pollenkörnern. Blütenknospen von Rhizomen, die an diesem Tage ausgegraben und im Glashaus bei einer Temperatur von 15° bis 20° gehalten wurden, zeigten nach einer Woche Stadien der Reduktionsstellung. Bei *C. pent.* und *C. pol.* lassen sich auf diese Weise im Vorwinter durch einen Aufenthalt von 2—3 Wochen im Warmhaus ziemlich leicht günstige Stadien erhalten. Bei *C. pin.* gelang es mir aber nicht, auf diese Weise Knospen mit günstigen Stadien zu bekommen, doch konnte ich im Februar 1921 an Pflanzen, die im Freien überwintert hatten, Material fixieren. Für die Untersuchung der Reduktionsteilung erwiesen sich Längsschnitte von 6—8 μ Dicke am günstigsten. Da die Entwicklung in den Antheren von unten nach oben vor sich geht, können wir so mehrere Stadien gleichzeitig erhalten. Die Chromosomen sind bei allen Arten kugelig; bei *C. pent.*, *pol.* und *pin.* gelingt es ziemlich leicht, gute Kernplatten zu finden, bei *C. bulb.* sind die Chromosomen bedeutend kleiner und eng ineinander, so daß die Bestimmung der Chromosomenzahl schwierig ist. Die Zeichnungen wurden entweder mit Leitz Apochromat-Immersion 2 mm (2000/1) oder Zeiss homogene Immersion $1/_{12}$ (2200/1), Kompensokular 12 und mit Abbes Zeichenapparat ausgeführt.

b) Die Entwicklung des Pollens.

Im Stadium der Synapsis lassen sich keine Unterschiede bei den untersuchten Arten: *C. pent.*, *pol.*, *pin.* und *bulb.* erkennen. Im Diakinesestadium lassen sich meist eine größere Anzahl Chromosomenpaare deutlich erkennen (Taf. XII, Fig. 12c), und zwar bei allen Arten. Die weitere Entwicklung möchte ich für die einzelnen Arten gesondert besprechen.

C. pentaphylla. In der Diakinese sind 22—24 Chromosomenpaare erkennbar. Dann verschwindet die scharfe Abgrenzung des Zellkerns, und es bildet sich eine tripolare Spindel. Die Chromosomenpaare ordnen sich nun in der Zellplatte der ersten Teilung. Von der Seite lassen sich deutlich die Chromosomenpaare erkennen, in der Flächenansicht sehen wir nur kugelförmige Chromosomen (Fig. 1, Taf. XII).

Es läßt sich sicher die Zahl 24 erkennen. Bei manchen Platten lassen sich mehr als 24 Chromosomen feststellen, da bei einzelnen Paaren beide Chromosomen in der Ebene der Äquatorialplatte liegen. Die Chromosomen weichen ziemlich rasch auseinander. In diesem Stadium gelingt es nur selten eine Zelle zu finden, die eine sichere Zählung der beiden Tochterplatten zuläßt, unmittelbar nach der Trennung der Chromosomen lassen sich diejenigen der oberen und der unteren nicht sicher trennen, und wenn die Chromosomen sich den Polen nähern, treten sie so nahe zusammen, daß eine sichere Zählung nicht mehr möglich ist. Fig. 2 zeigt uns zwei solche übereinander liegende Platten mit je 24 Chromosomen. Die untere wurde beim Zeichnen etwas seitlich verschoben, da die Chromosomen der beiden Platten sich überdeckten. Die Interkinesiskerne zeigen deutlich die Prochromosomen, doch ergeben Zählungen keine sicheren Resultate. Oft zeigt eine dunklere Färbung des Protoplasmas zwischen den beiden Tochterkernen die Bildung einer Zellplatte an, doch läßt sich häufig gar keine Differenzierung im Plasma erkennen. Rasch beginnen die Kerne die Vorbereitungen zur zweiten Teilung, wir können daher oft im Längsschnitt derselben Anthere Stadien der ersten und zweiten Teilung verfolgen. Die Kernwandungen verschwinden, die Chromosomen, die erst ganz unregelmäßig verteilt sind, ordnen sich in die Äquatorialplatten der zweiten Teilung. Fig. 3 zeigt uns dieses Stadium, die eine Kernspindel sehen wir von der Seite mit den eben auseinander weichenden Chromosomenhälften, bei der anderen Teilung sehen wir die Äquatorialplatte von oben. Auch hier können wir deutlich 24 Chromosomen erkennen. Im folgenden Stadium (Fig. 4) lassen sich in jeder Tochterplatte 22—24 Chromosomen erkennen, wegen der Kleinheit und der ineinander gedrängten Lage der Chromosomen war eine eindeutige Zählung nicht möglich. Nach der Bildung der vier Tochterkerne bleiben die vier Zellen nur kurze Zeit in der Tetrade vereinigt, dann trennen sie sich und umgeben sich mit einer Membran. Die Pollenkörner zeigen meist drei Öffnungen für den Austritt des Pollenschlauches, die verdickten Teile der Exine sind von feinen, netzartigen Leisten überzogen. Nach der Bildung der Exine erfolgt die Teilung, die zur Bildung der generativen Zelle führt. Diese erfolgt nicht in allen Pollenkörnern gleichzeitig, es ist daher nicht leicht, gute Teilungsbilder zu finden. Fig. 5 zeigt eine Platte mit 24 Einzelchromosomen und darunter die Schwesterplatte, bei der nur eine annähernde Zählung möglich war, da Chromosomenklumpen vorkamen, es wurden daher nur 22 gezeichnet.

Vegetative Teilungen sind sehr schwierig zu zählen, da die Chromosomen bedeutend kleiner und enger beieinander sind, als bei den Teilungen, die zur Bildung des Pollenkorns führen. Fig. 6 zeigt eine Tochterplatte einer Teilung im Griffelgewebe. Es lassen sich annähernd 48 Chromosomen, also die diploide Zahl feststellen, doch war eine ganz sichere Zählung nicht möglich.

C. polyphylla. Von dieser Art gelang es mir nur Stadien mitzählbaren Äquatorialplatten der beiden Teilungen aufzufinden. In beiden lassen sich 24 Chromosomen feststellen (Fig. 7 und 8). Ich versuchte auch eine Äquatorialplatte einer somatischen Teilung zu zählen (Fig. 9). Es lassen sich 42—48 schon in die beiden Hälften geteilte Chromosomen erkennen. Doch ist die Zählung hier noch schwieriger als bei *C. pent.* *C. pol.* besitzt daher sehr wahrscheinlich wie *C. pent.* in den haploiden Phasen 24 Chromosomen und in den somatischen Teilungen 48.

C. pinnata. *C. pin.* weist in den Teilungen bei der Bildung der Pollenkörner die gleiche Chromosomenzahl auf, wie *C. pent.* und *C. pol.* Fig. 10 zeigt die Tochterplatte einer ersten Teilung mit 24 gutzählbaren Chromosomen, die zugehörige Platte lässt 23—24 Chromosomen erkennen, sie wurde in der Zeichnung weggelassen. Auch in den Äquatorialplatten der zweiten Teilung finden wir 24 längsgespaltene Chromosomen (Fig. 11). Bei einzelnen Kernplatten der Teilungen in Wurzelspitzen ließen sich 40—48 Chromosomen zählen, doch sind diese Zählungen schwierig und ziemlich unsicher.

C. bulbifera. Die Feststellung der Chromosomenzahl bei *C. bulb.* bietet bedeutend größere Schwierigkeiten als bei den übrigen Arten. Wohl ist es leichter, Knospen im richtigen Stadium der Entwicklung zu fixieren, die Chromosomen sind aber kleiner und in größerer Anzahl vorhanden, als bei den anderen Arten. Es gelang mir immerhin, Teilungen aufzufinden, die eine sichere Feststellung der Chromosomenzahl ermöglichten. Fig. 12 zeigt zunächst das Diakinesestadium. Es sind leicht 30—32 Chromosomenpaare und 6—9 einzelne Chromosomen zu erkennen, zusammen also 68—72 Einzelchromosomen. Da die Gemini an der Kernoberfläche liegen, ist eine sichere Zählung schwierig. Wie sich aus den nächstfolgenden Beobachtungen zeigt, sind wahrscheinlich 48 Chromosomenpaare vorhanden. Die hier als Einzelchromosomen gezeichneten Körner entsprechen wohl auch Chromosomenpaaren, bei denen das eine Chromosom das andere vollständig deckt. Ferner sind einige Komplexe etwas unklar, es wurden aber nur sicher erkennbare Chromosomen gezeichnet. Nach der Diakinese folgt rasch die

Bildung der Äquatorialplatten der ersten Teilung. Das Stadium der multipolaren Spindel fand ich nicht, doch glaube ich nicht, daß es fehlt. In der Äquatorialplatte der ersten Teilung lassen sich die Chromosomen am besten zählen (Fig. 13). Die Zählung der 48 Doppelchromosomen dieser Platte war zwar nicht leicht, doch kann die Abweichung davon höchstens 1—2 Chromosomen betragen. Bei einer größeren Anzahl von ähnlichen Platten ergaben sich Chromosomenzahlen zwischen 42 und 48. Bei einzelnen erhielt ich höhere Zahlen, zwischen 48—60. Doch sind in diesen Fällen sehr wahrscheinlich einzelne Doppelchromosomen schon mehr oder weniger zerfallen und die Einzelchromosomen liegen nebeneinander in der Äquatorialebene, ähnlich wie auch die Chromosomenzahlen über 24 in dieser Phase der ersten Teilung bei *C. pent.* zu erklären sind. Fig. 14 zeigt ein Stadium der ersten Teilung von schräg oben, in dem die Chromosomen schon auseinander gewichen sind, sich aber noch nicht in die beiden Tochterplatten eingeordnet haben. Diese lockere Anordnung der Chromosomen beim Auseinanderweichen ist durchaus nicht die normale. Es lassen sich dabei 70—80 Einzelchromosomen erkennen. Gute Diasterstadien der ersten Teilung sind schwer aufzufinden. Fig. 15 zeigt in der oberen Platte 48 Einzelchromosomen, die Zählung war nicht leicht, da der Schnitt etwas schwach differenziert war, es lassen sich aber auch in der unteren Platte sicher über 40 Chromosomen feststellen. In den Interkinesiskernen sind auch bei *C. bulb.* die Prochromosomen meist deutlich erkennbar. Laibach (1907) wies bei einer Anzahl Cruciferen nach, daß die Zahl der Prochromosomen genau mit der Chromosomenzahl übereinstimmt. Ich versuchte daher bei einer Anzahl Kerne in diesem Stadium diese Zahl festzustellen, kam aber zu keinem Resultate. Wohl erhielt ich sehr häufig Zahlen zwischen 30 und 48, daneben aber auch einzelne niedrigere. In einem Falle fand ich sogar etwa 80 allerdings ganz kleine Prochromosomen. Im Stadium der Äquatorialplatte der zweiten Teilung lassen sich die Chromosomen verhältnismäßig gut zählen (Fig. 16, Taf. XIII). Auch hier ergeben sich in den meisten Zählungen 45—48 Chromosomen. Eine weitere Bestätigung der haploiden Chromosomenzahl 48 gibt Fig. 17, wo wir die Diasterstadien der zweiten Teilung vor uns haben. Auch hier lassen sich in zwei Platten ziemlich sicher 48, in einer dritten annähernd so viele Chromosomen feststellen. Bei der ersten Teilung im Pollenkorn gelang es mir nicht, die Chromosomenzahl festzustellen, wahrscheinlich beträgt sie auch hier 48. Ich versuchte mehrmals somatische Teilungen zu zählen, doch erhielt ich keine auch nur einigermaßen sichere Zählung. So schwankten

die Zählungsresultate bei einem Diasterstadium bei der einen Platte zwischen 53 und 64 Chromosomen, bei der anderen zwischen 55 und 57. Wenn wir annehmen, daß 48 die haploide Zahl ist, so wären in vegetativen Teilungen 96 Chromosomen zu erwarten, eine Zahl, deren Nachweis bei der Kleinheit der Chromosomen und ihrer engen Lagerung in der Äquatorialplatte kaum möglich ist. Auf Grund von Zählungen an Diasterstadien scheint es mir immerhin festzustehen, daß die Chromosomenzahl in den vegetativen Teilungen höher ist als 48, so daß 48 wirklich die haploide Zahl ist.

In einzelnen Knospen sind Antheren, die degenerierende Pollenkörner enthalten. Manchmal ist das Plasma dieser Pollenkörner mit Hämatoxylin Haidenhein gelblich gefärbt und zeigt so deutlich, daß es vor der Degeneration steht. In anderen Fällen ist es normal gefärbt. Die Pollenkörner besitzen fertig ausgebildete Membranen mit netzartig verdickter Exine, oft aber sind sie noch im Zusammenhange, während sie in normalen Antheren in diesem Stadium voneinander gelöst sind. Das Plasma ist bei einem Teil der Pollenkörner stark geschrumpft, bei anderen ist es von der Exine losgelöst (Fig. 5), bei einem weiteren Teil ist es anscheinend normal. Es finden sich darunter oft zweikernige Pollenkörner, in einzelnen Antheren bis zu 20 %. Diese Zweikernigkeit ist aber nicht sicher das Resultat der progamen Teilung, denn die beiden Kerne sind genau gleich groß, und es ist keine generative Zelle vorhanden. Wahrscheinlich handelt es sich um Störungen bei der homöotypischen Teilung. Bei den zweikernigen Pollenkörnern war wohl die Membranbildung zwischen den Tochterkernen unterblieben, so daß beide Kerne in ein Pollenkorn kamen. Ich glaube nicht, daß sich solche Pollenkörner zu normalen, befruchtungsfähigen entwickeln.

C. pentaphylla \times *polypylla*. Die beiden Teilungen in den Pollenmutterzellen gehen bei diesem Bastard im allgemeinen gleich vor sich wie bei den Elternarten. Auch hier zeigen die Äquatorialplatten der Reduktionsteilung 24 Chromosomen. Fig. 18, Taf. XIII zeigt eine Teilung in einer Knospe aus dem Oberseetal. In der gleichen Blüte finden sich auch Interkinesiskerne und fertige Tetradsen, bei denen sich keine Anomalien feststellen lassen. Genau gleich verhalten sich auch die Bastarde aus dem Zürcher Oberlande (Fig. 19). Die Bastarde in

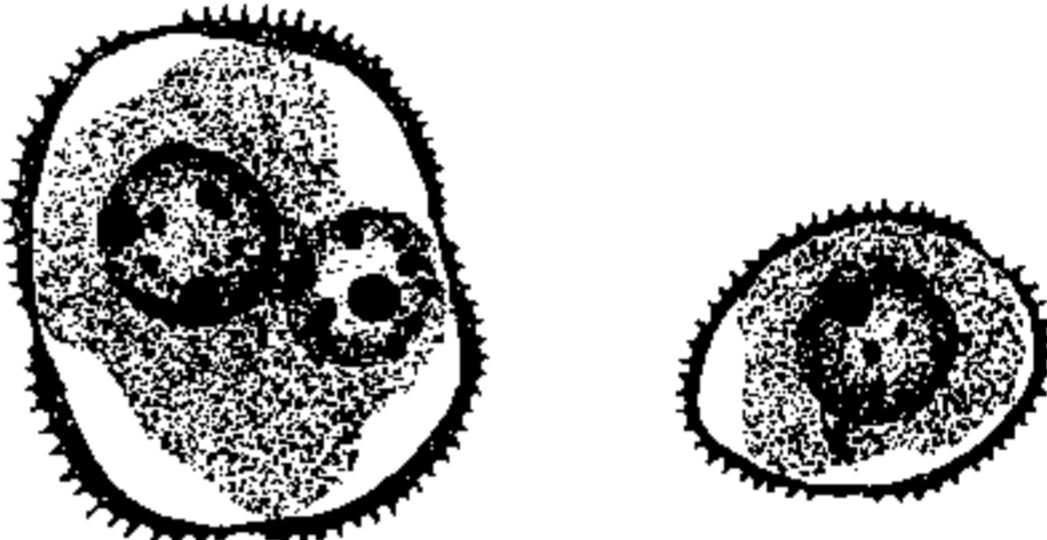


Fig. 5. *C. bulbifera*. Degenerierende Pollenkörner. $\frac{1230}{1}$.

Buchs weisen ebenfalls die haploide Chromosomenzahl 24 auf, wie das Diasterstadium von Fig. 20 zeigt. Die beiden Tochterplatten liegen unmittelbar übereinander, und zwar so, daß jedem Chromosom der oberen Platte eines der unteren entspricht. Die Teilungen verlaufen anscheinend in der ganzen Knospe regelmäßig. Wie bei den Elternarten folgt auch bei den Bastarden rasch die zweite Teilung. Fig. 21 zeigt eine Äquatorialplatte mit 24 Chromosomen aus einer Knospe vom Oberseetal, Fig. 22 das Diasterstadium dieser Teilung aus derselben Knospe von Buchs wie Fig. 20. Die untere Tochterplatte der Teilung links wurde dabei weggelassen, da eine klare Zählung nicht möglich war. Auch die Teilung zur Bildung der generativen Zelle findet in solchen Blüten regelmäßig statt.

In einzelnen Knospen von Buchs verlaufen die Teilungen nur bei einem Teil der Pollenkörner regelmäßig. So zeigt Fig. 23 eine Pollenmutterzelle, in deren Plasma etwa 70 Chromosomen ohne jegliche regelmäßige Anordnung verteilt sind. Die benachbarten Pollenmutterzellen zeigen Stadien der zweiten Teilung. Wäre die Teilung in dieser abnormalen Zelle richtig vor sich gegangen, und wären die Chromosomen erst nachher so regellos verteilt worden, so müßten wir 96 erwarten. Die Zahl 70 weist daher darauf hin, daß bei einer der Teilungen Unregelmäßigkeiten vorkamen; bei einem Teil der Chromosomen unterblieb wohl die zweite Teilung. Auch die Größenunterschiede zwischen den Chromosomen sprechen dafür. Darüber, wie sich die Störungen in der ersten Teilung äußerten, fehlen uns Anhaltspunkte. Unmittelbar neben dieser Pollenmutterzelle finden sich andere mit Stadien der zweiten Teilung. Andere Pollenmutterzellen weisen Stadien der ersten Teilung oder Interkinesiskerne auf. Auch hier haben wir es wohl mit Anomalien zu tun. Die Störungen können daher wohl auch eine Verlangsamung der Teilungen bewirken. Da die Vermutung naheliegt, daß in solchen Pollenmutterzellen, wie sie Fig. 23 darstellt, infolge der starken Störung die Bildung der vier Tochterkerne nicht erfolgt, musterte ich die benachbarten Antheren durch, in denen sich fertige Tetraden befanden. Unter diesen fanden sich nur ganz selten Bilder mit nur zweizelligen „Tetraden“, diese können zudem durch Anschniden entstanden sein. Da sich unter den Tetraden dieser Antheren aber auch solche mit Anomalien finden, nehme ich an, daß auch in Zellen mit ganz verstreuten Chromosomen eine Trennung in vier oder vielleicht auch mehr Kernbezirke stattfindet, und daß dann eine Bildung von vier Kernen stattfindet, die den Chromosomensatz erhalten, der zufällig im Bereich ihres Kernbezirkes liegt. Für diese Annahme spräche die

ganz verschiedene Größe der Kerne in Fig. 24. In dieser Zelle waren die Chromosomen vielleicht ähnlich im Plasma verteilt, wie dies Fig. 23 zeigt. Die Anordnung der Chromosomen war vielleicht noch etwas weniger regelmäßig als in Fig. 23, so daß bei der Bildung der vier Kerne auf die einzelnen Kernbezirke eine ganz verschiedene Zahl entfiel. Neben diesen abnormalen Teilungen finden sich in diesen Antheren viele anscheinend ganz normale. In Fig. 25 sehen wir eine weitere Abweichung, statt zwei Kernspindeln sind deren drei. Die Entstehung ist nicht eindeutig, es kann sich entweder bei der ersten Teilung ein Teil der Chromosomen im Diasterstadium aus der einen Tochterplatte losgelöst haben und einen besonderen dritten Kern gebildet haben. Vielleicht fand aber auch erst bei der zweiten Teilung eine Spaltung der Kernspindel der Länge nach statt, so daß daraus zwei Spindeln entstanden. Sichere Beobachtungen über die Möglichkeit einer Längsspaltung der Kernspindel in der zweiten Teilung machte ich keine. Aus solchen Pollenmutterzellen mit drei Kernspindeln entstehen dann „Tetraden“, die aus sechs Zellen bestehen. Solche finden sich vereinzelt in den benachbarten Antheren. Es können sich aber auch vier Kernspindeln in einer einzigen Pollenmutterzelle vorfinden (Fig. 26). Es bilden sich dann acht Kerne (Fig. 27¹), 28²). Diese Kerne umgeben sich mit Plasma, und aus einer einzigen Pollenmutterzelle können so durch zwei Teilungsschritte acht Pollenkörner entstehen, die natürlich eine gegenüber normalen Pollenkörnern verminderte Chromosomenzahl aufweisen. Es hat den Anschein, als ob aus diesen Zellen dann kleinere Pollenkörner entstehen, die keine Weiterentwicklung mehr erfahren, und deren Plasma frühzeitig degeneriert. Ob aus solchen abnormalen Teilungen gelegentlich auch befruchtungsfähige Pollenkörner gebildet werden, läßt sich wohl kaum nachweisen. Es wäre dies ein Weg auf dem bei Befruchtung Formen mit neuen Chromosomenzahlen entstehen könnten. Es scheint aber wahrscheinlich, daß diese Pollenkörner einen Teil der degenerierenden Pollenkörner liefern, die sich in den meisten Bastardblüten finden. Fig. 29 zeigt, daß Störungen auch noch in späteren Stadien auftreten können³). Es sind hier in der vegetativen Zelle 24 Chromosomen unregelmäßig im Plasma verteilt, während in der generativen Zelle schon der Kern gebildet ist. Die Ursache der

1) In dieser Blüte fanden sich in einer benachbarten Anthere mit Tetraden, die eben vor dem Zerfall standen, unter 100 Tetraden 88 anscheinend normale, und 12 mit mehr als 4 Zellen.

2) Stammt aus einer anderen Blüte vom gleichen Standort.

3) Stammt aus einer Blüte aus dem Zürcher Oberlande.

Störung beruht hier sicher nicht auf einer Verschiedenheit der Zahl der Chromosomen, da wir ja 24 haben, wie bei normalen Teilungen, die Tetradenteilung, die zur Bildung dieses Pollenkorns führte, muß also regelmäßig verlaufen sein.

c) Untersuchungen am ausgebildeten Pollen.

Bei allen untersuchten Arten findet die Bildung der generativen Zelle ziemlich bald nach dem Zerfall der Tetrade und der Membranbildung statt. Die Teilung des Kernes dieser Zelle in die beiden Spermakerne, konnte ich nirgends beobachten, aber die Pollenkörner in den offenen Blüten zeigen überall die beiden Spermakerne. Die fertigen Pollenkörner von *C. bulb.* und von den Bastarden *C. pent. × pol.* zeigen bedeutende Größenunterschiede (Fig. 6a—d), was mich veranlaßte, eine vergleichende Messung durchzuführen.

Von jeder der drei Arten *C. pent.*, *pol.*, und *bulb.*, sowie vom Bastard *C. pent. × pol.* von den drei verschiedenen Standorten, maß ich aus 20 Blüten je 20 Pollenkörner, von einer Art also 400 Pollenkörner. Die Resultate dieser Messungen sind in Fig. 7 graphisch dargestellt¹⁾. Bei *C. pent.* und *C. pol.* erhalten wir ein Bild, das mehr oder weniger die Zufallskurve wiedergibt. *C. pent.* zeigt als Abweichung

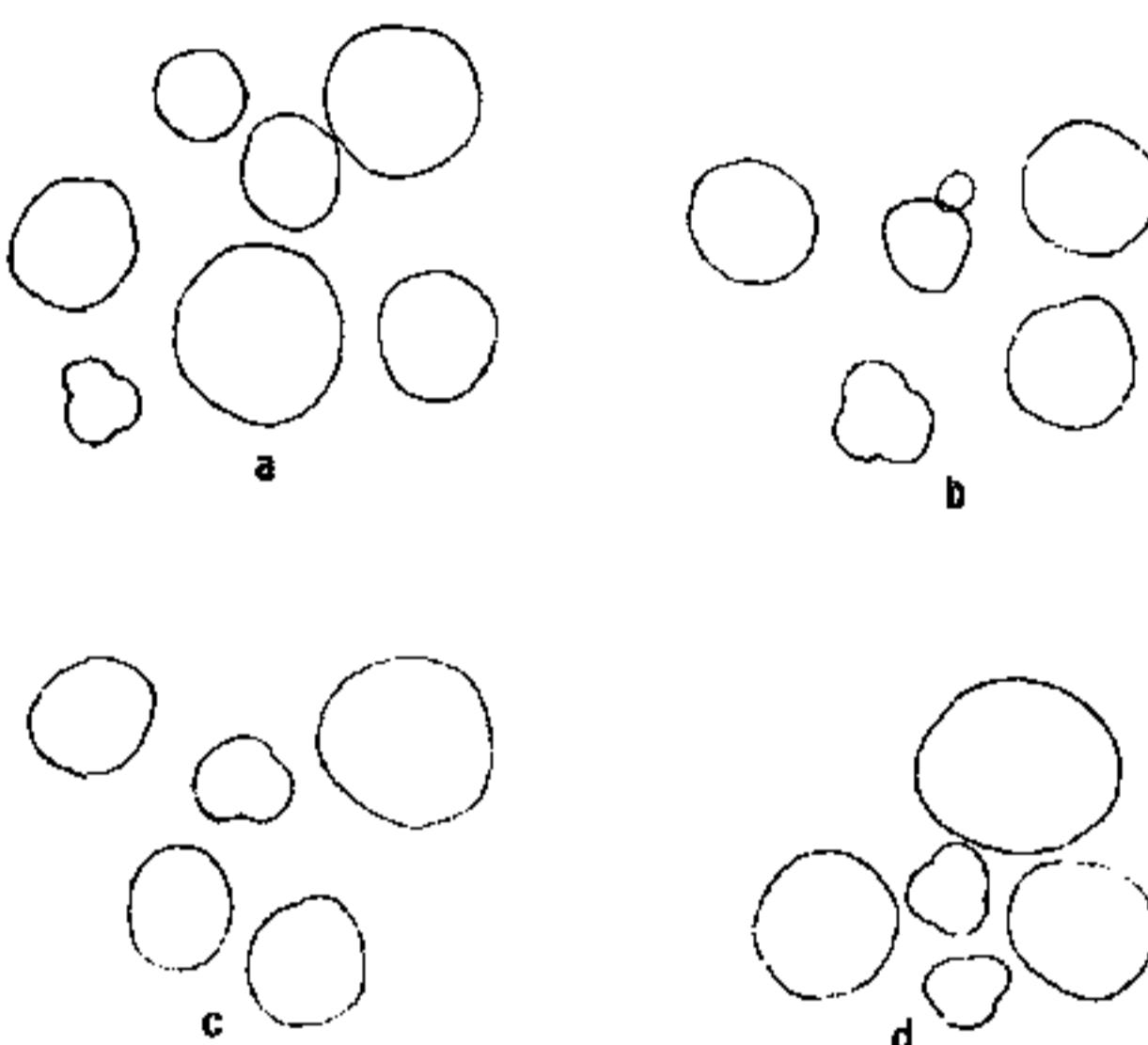


Fig. 6. Größenunterschiede der Pollenkörner. ^{240/1.} a) *C. bulbifera*, Buchs. b) *C. bulbifera*, Brusino. c) *C. pentaphylla × polypyphylla*, Zürch. Oberland. d) Selber Bastard, Buchs.

davon einen kleinen Nebengipfel bei der Größenklasse 6,5—7,5. *C. bulb.* vom Standort in Buchs zeigt ebenfalls die Zufallskurve, nur ist der Gipfel etwas niedriger, da mehr kleinere Pollenkörner vorhanden sind, als bei den übrigen Arten. Die durchschnittliche Größe der Pollenkörner ist bei *C. bulb.* etwas kleiner, als bei den anderen beiden Arten, der Gipfel der Kurve liegt in der Größenklasse 8,5—9,5, während er bei *C. pol.* und *C. pent.* in der Klasse 9,5—10,5 liegt. Ein abweichendes Bild

1) Die Messungen wurden ausgeführt mit Leitz-Apochromat 3 mm und Meßokular 6. Ein Teilstrich mißt 2,6 μ . Die Messungen wurden an Alkoholmaterial ausgeführt, das bei *C. bulb.* 1919, bei den übrigen Arten 1917—1919 fixiert worden war.

zeigen die Messungen der Pollenkörner aus Blüten von Brusino. Der Hauptgipfel der Kurve liegt hier zwischen 9,5 und 10,5 doch wohl näher an 9,5. Außerdem findet sich ein Nebengipfel bei der Größenklasse 6,5—7,5 (Frequenz bei $6,5-7,5 = 74$; bei $7,5-8,5 = 44$; bei $9,5-10,5 = 128$). Diese Verschiedenheit des Pollens von Brusino und von Buchs veranlaßte mich zur Messung von weiteren je 200 Pollenkörnern, die das vorherige Resultat bestätigen. Da aber einzelne Blüten von Buchs analoge Größendifferenzen der Pollenkörner zeigten wie die von Brusino, führte ich bei zwei Blüten von Buchs Messungen aus, bei jeder Blüte aus einer kürzeren und einer längeren Anthere bei je 400 Pollenkörnern. Die Resultate finden sich in Tab. 26. Blüte I zeigt im längeren Staubblatt eine ziemlich geringe Anzahl kleinerer Pollenkörner, in der kürzeren Anthere ist die Gesamtzahl der kleineren Pollenkörner größer, aber ein Nebengipfel ist auch hier kaum angedeutet. Im Gegensatz dazu zeigen beide Antheren von Blüte II einen deutlichen Nebengipfel in der Größenklasse 7—8. Auch hier ist die absolute Zahl

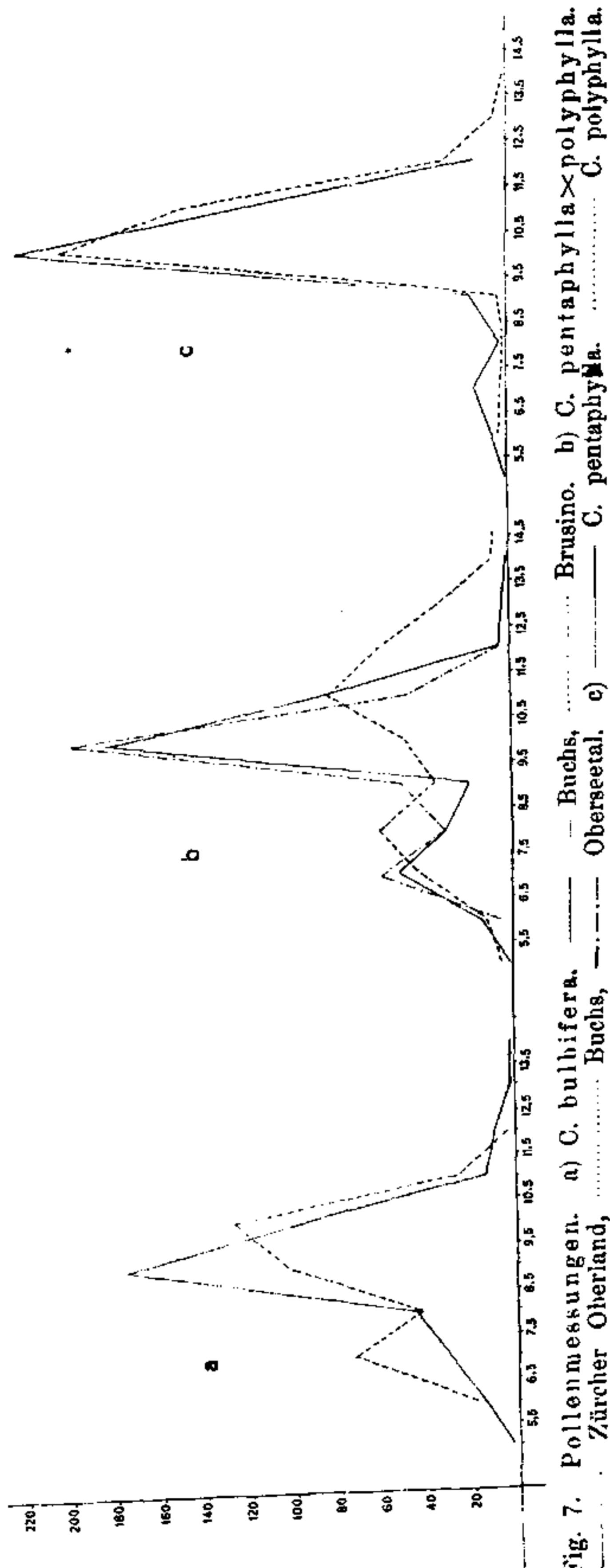


Fig. 7. Pollenmessungen. a) *C. bulbifera*, *C. pentaphylla*, *C. polyphylla* aus Oberseetal, b) *C. pentaphylla*, *C. polyphylla* aus Brusino, c) *C. pentaphylla*, *C. polyphylla* aus Buchs, Zürcher Oberland.

Pollenmessungen, *C. bulbifera*.

Tab. 26.

	1-2	3	4	5	6	7	8	9	10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15	15-16	16-17	17-18	18-19	19-20	20-21	21-22	22-23	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Blüte I langes Staubblatt				2	222	124	1236	66	14	2	2	1											
kurzes Staubblatt		1	1	1	10	33	47	46	133	100	27	1	1										
Blüte II langes Staubblatt		1	1	7	15	50	26	23	101	77	54	19	8	6	8	—	1	2	—	1	1		
kurzes Staubblatt				15	29	51	22	45	132	64	22	8	6	3	2	1							

der kleineren Pollenkörner in der kürzeren Anthere etwas größer, doch läßt sich nur auf Grund dieser beiden Zählungen kein weiterer Schluß über eine gegenseitige Beziehung ziehen. Auffallend sind bei Blüte II in der längeren Anthere die bedeutenden Schwankungen in der Pollengröße, es finden sich vereinzelt Pollenkörner, die die doppelte Größe des Durchschnitts der Pollenkörner erreichen. Die größeren Pollenkörner besitzen sehr oft vier Keimporen, während die übrigen nur deren drei aufweisen. Das Fehlen eines Nebengipfels in der Kurve der Pollenkörner von Buchs (Fig. 7 a) läßt sich so erklären: Bei einem Teil der Blüten zeigt eine Verteilung der Pollenkörner nach Größenklassen ein ähnliches Bild wie bei *C. pent.* und *C. pol.* (Fig. 7 c). Bei einem anderen Teil der Blüten lassen sich aber deutlich zwei Größenordnungen von Pollenkörnern feststellen, die bei graphischer Darstellung eine zweigipflige Kurve ergeben würden. Unter den Blüten dieser Zählungen von Buchs finden sich aber auch einzelne, bei denen sich die mittlere Größe der Pollenkörner mehr der Klasse 7,5—8,5 nähert. Durch alle diese Faktoren wird die Zweigipfligkeit der Kurve der Blüte vom Typus II verdeckt.

Ganz ähnliche Unterschiede in der Größe der Pollenkörner wie bei den Blüten von *C. bulb.* von Brusino finden sich auch bei den Bastarden *C. pent* × *pol.* (Fig. 7 b). Beim Pollen der Blüten vom Zürcher Oberlande und aus dem Oberseetale zeigen sich auch zwei Gruppen von Pollenkörnern, eine kleinere Anzahl, deren mittlere Größe in der Größenklasse 6,5—7,5 liegt, eine größere Anzahl, deren durchschnittliche Größe zwischen 9,5 und 10,5 liegt. Bei der Kurve der Blüten von Buchs, die ja auch in der Reduktionsteilung die meisten Anomalien aufwiesen, ist der Gipfel in der höheren Größenklasse bedeutend niedriger, und nur wenig höher als der erste Gipfel. Der ab-

steigende Ast des zweiten Gipfels verläuft bedeutend flacher, als bei den Bastarden von den anderen Standorten, wir haben bei dieser Form bedeutend mehr größere Pollenkörner. Im Hinblick auf die Resultate der Untersuchungen über die Tetrade Teilung liegt die Vermutung nahe, daß die große Zahl kleinerer Pollenkörner durch Unregelmäßigkeiten der Teilungen bei der Ausbildung der Kerne bewirkt wurde. Auffallend ist dabei aber, daß sich diese Erscheinung auch bei *C. bulb.* zeigt, wo ich keine analogen Störungen in den Teilungen beobachtet hatte. Allerdings hatten ja einige Knospen anormale 1—2kernige Pollenkörner gezeigt, deren Entstehung ich nicht verfolgen konnte, aber überzählige Tetraden hatte ich bei *C. bulb.* nie beobachtet. Ich versuchte daher die Resultate der Messungen in Zusammenhang mit der Ausbildung der Kerne in den Pollenkörnern zu bringen. Die Pollenmessungen waren in der Weise ausgeführt worden, daß der Inhalt einer Antheré vom Alkoholmaterial direkt auf den Objektträger ausgedrückt wurde. Eine Messung an Schnitten hätte zu unzuverlässigen Resultaten geführt. Eine gute Färbung, die sicher die Kerne erkennen ließ, war aber auf diese Weise nicht möglich. Ich drückte daher einzelne Antheren direkt in Celloidin aus, das ich in Äthyläther gelöst auf dem Objektträger ausbreitete. Es entstand ein dünner Celloidinbelag, in dem sich die Pollenkörner mit Haidenhainscher Farblösung färben ließen. Allerdings wird dabei leicht die ganze Celloidinschicht im Wasser abgelöst, die Methode ist daher ziemlich mühsam. Immerhin erhielt ich einige gute Präparate, die mir eine Vergleichung des Pollens ermöglichten. Die Großzahl der Pollenkörner zeigt deutlich den vegetativen und die beiden Spermakerne, oft ist der vegetative oder die beiden anderen etwas schwächer gefärbt. Die kleinen Pollenkörner beim Bastard *C. pent.* \times *pol.* erweisen sich meist als leer, die Exine ist noch intakt, aber der plasmatische Inhalt ist verschwunden. Bei einzelnen dieser kleinen Pollenkörner ist das Plasma noch erhalten.

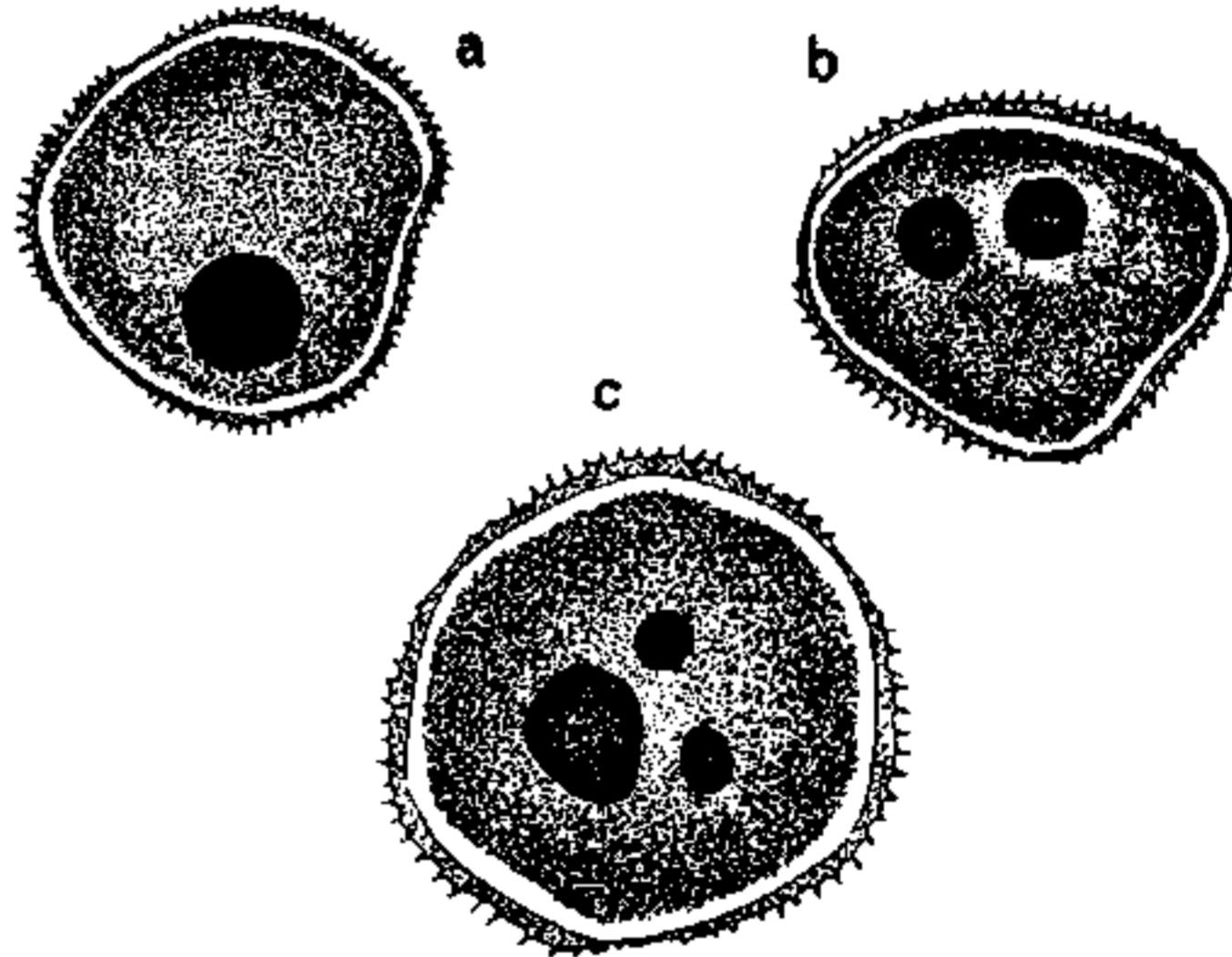


Fig. 8. Pollenkörner aus einer offenen Blüte vom Bastard *C. pentaphylla* \times *polyphylla* von Buchs 1230/1.

Es findet sich darin entweder ein einziger Kern (Fig. 8 a), wobei die Färbung des Plasmas meist zeigt, daß der Inhalt bald zugrunde geht, oder vereinzelt finden sich auch zwei Kerne (Fig. 8 b), oder aber es sind wie bei den normalen Pollenkörnern drei Kerne vorhanden (Fig. 8 c). Bei den zweikernigen unterblieb wohl die Teilung des generativen Kerns, wahrscheinlich sind sie nicht mehr Entwicklungsfähig, während die kleinen dreikernigen Pollenkörner wahrscheinlich Entwicklungsfähig sind. Die meisten der kleinen leeren Pollenkörner waren wahrscheinlich nur ein- oder zweikernig. Ich machte auch bei einer Anthere von *C. pent. × pol.*, wo bei den meisten Pollenkörnern die Zahl der Kerne noch feststellbar war, einige Messungen und erhielt folgende Resultate¹⁾:

	Pollenkörner	durchschnittliche Größe
1) Pollenkern leer	31	7,0
2) „ mit 1 Kern	63	7,9
3) „ „ 2 Kernen	19	• 8,0
4) „ „ „ 3 „	30	8,8

Wahrscheinlich stammt ein Teil der kleinen, degenerierenden Pollenkörner aus unregelmäßigen Teilungen, wie sie zur Bildung von überzähligen Tetraden führen, wie ich sie in Knospen von Bastarden von Buchs und vom Zürcher Oberlande fand. Wie wir sahen, können sich aber Störungen gelegentlich auch erst bei der Bildung der generativen Zelle bemerkbar machen. Es ist daher anzunehmen, daß in einer Anzahl Pollenkörner, deren Teilungen normal verliefen und die die normale Chromosomenzahl besaßen, sich eine Entwicklungshemmung erst nach dem Zerfall der Tetraden bemerkbar machte, indem bei ihnen die Teilung, die zur Bildung des generativen Kerns führt, unterblieb. Solche Pollenkörner blieben einkernig. In anderen Pollenkörnern unterblieb die Teilung des generativen Kerns, und sie blieben zweikernig.

Bei *C. bulb.* waren fast alle kleinen Pollenkörner leer oder dann normal dreikernig. Nur ganz vereinzelt fanden sich ein- bis zweikernige Pollenkörner. Auch hier liegt der Schluß nahe, daß in den meisten dieser kleinen Pollenkörner keine weitere Teilung mehr erfolgte nach dem Zerfall der Tetraden, und daß die Degeneration des Plasmas auf der Stufe des Ein- oder höchstens Zwei-Kernstadiums stattfand. Über den Grund der Hemmung in diesem Entwicklungsstadium fehlen mir

1) Die Pollenkörner stammen aus einer Blüte des Bastards *C. pent. × pol.* von Buchs. Die Maße sind etwas kleiner, als bei den früheren Messungen, da durch die Färbung und Einbettung in Xylol-Kanadabalsam eine leichte Schrumpfung der Exine aller Pollenkörner eintrat.

aber Beobachtungen. Ebenso fehlen Beobachtungen über die Herkunft der vereinzelten kleinen Pollenkörner bei *C. pol.* und *C. pent.*

Die Pollenmessungen ergeben uns daher einen Maßstab für den Grad der Entwicklungshemmung der Pollenkörner bei den verschiedenen Arten. Sie geben uns aber noch keinen absoluten Maßstab über die Fertilität des Pollens, denn eine Reihe von leeren Pollenkörnern besitzen die Größe von normal entwickelten Körnern, andererseits sind ja auch einzelne Pollenkörner von der Größe der einkernigen ganz normal ausgebildet. Tab. 27 gibt für eine Anzahl Blüten das Verhältnis des befruchtungsunfähigen (leeren oder einkernigen) zum anscheinend normalen Pollen. Wir sehen bei den beiden normalen Arten eine Pollen-

Pollensterilität.

Tab. 27.

Art und Herkunft der Blüte	Guter Pollen	Schlechter Pollen	% des schlechten Pollens
1. <i>C. pentaphylla, Morschach</i>	96	19	17
2. <i>C. polyphylla, Buchs</i>	753	65	8
3. " Oberseetal	80	16	17
4. <i>C. bulbifera, Buchs</i>	672	110	14
5. " "	624	326	34
6. " "	169	109	39
7. " Brusino	291	72	20
8. " "	300	167	36
9. " "	428	347	45
10. " "	180	208	54
11. <i>C. pent.</i> × <i>pol.</i> , Zürcher Oberland	375	87	19
12. " " " "	382	125	25
13. " " " "	244	335	58
14. " " Oberseetal	587	146	20
15. " " Buchs	243	376	61
16. " " " "	103	263	72

sterilität von 8—17 %, wobei aber die Zahl 17 % auf einer verhältnismäßig geringen Zahl gezählter Pollenkörner beruht. Bei *C. bulb.* von Buchs finden wir 14—39 % schlecht entwickelten Pollen, bei Blüten aus Brusino 20—54 %. Trotzdem nur Pollen aus sieben Blüten von *C. bulb.* gezählt wurde, läßt sich doch erkennen, daß diese Art eine bedeutend höhere Durchschnittszahl von entwicklungsunfähigen Pollenkörnern aufweist, als *C. pent.* oder *C. pol.*

Analoge Verhältnisse treffen wir beim Pollen der Bastarde vom Zürcher Oberlande. Wahrscheinlich liegen die Verhältnisse bei den Bastarden im Oberseetale gleich, doch wurde nur eine Zählung von dieser Form ausgeführt. Eine sehr hohe Pollensterilität finden wir bei

den Exemplaren von Buchs. Es war dies zu erwarten auf Grund der häufigen Anomalien bei der Reduktionsteilung und der abnormalen Größenunterschiede bei der Pollenmessung.

d) Die Keimung der Pollenkörner.

Zur Untersuchung der Keimfähigkeit des Pollens versuchte ich im März und April 1920 Pollen von *C. pol.*, *pent.*, *pin.*, *bulb.* und dem Bastard *C. pent. × pin.* zur Keimung zu bringen. In 1% Rohrzuckerlösung hatten nach 15—18 Stunden bei allen Arten $\frac{1}{3}$ — $\frac{3}{4}$ der Pollenkörner gekeimt. Bei einem Teil der Körner wurde einfach das Plasma ausgepreßt mitsamt dem Kern, ohne daß Schlauchbildung stattfand. Die Keimung der Pollenkörner scheint stark vom Alter des Pollens abhängig zu sein. Wegen der geringen Zahl der Versuche ließ

sich kein Vergleich über die Keimfähigkeit bei den verschiedenen Arten durchführen, doch steht fest, daß der Prozentsatz der keimenden Pollenkörner bei *C. bulb.* ebenso groß sein kann, wie bei einer anderen Art, ebenso beim Bastard *C. pent. × pin.* Die gekeimten Pollen-

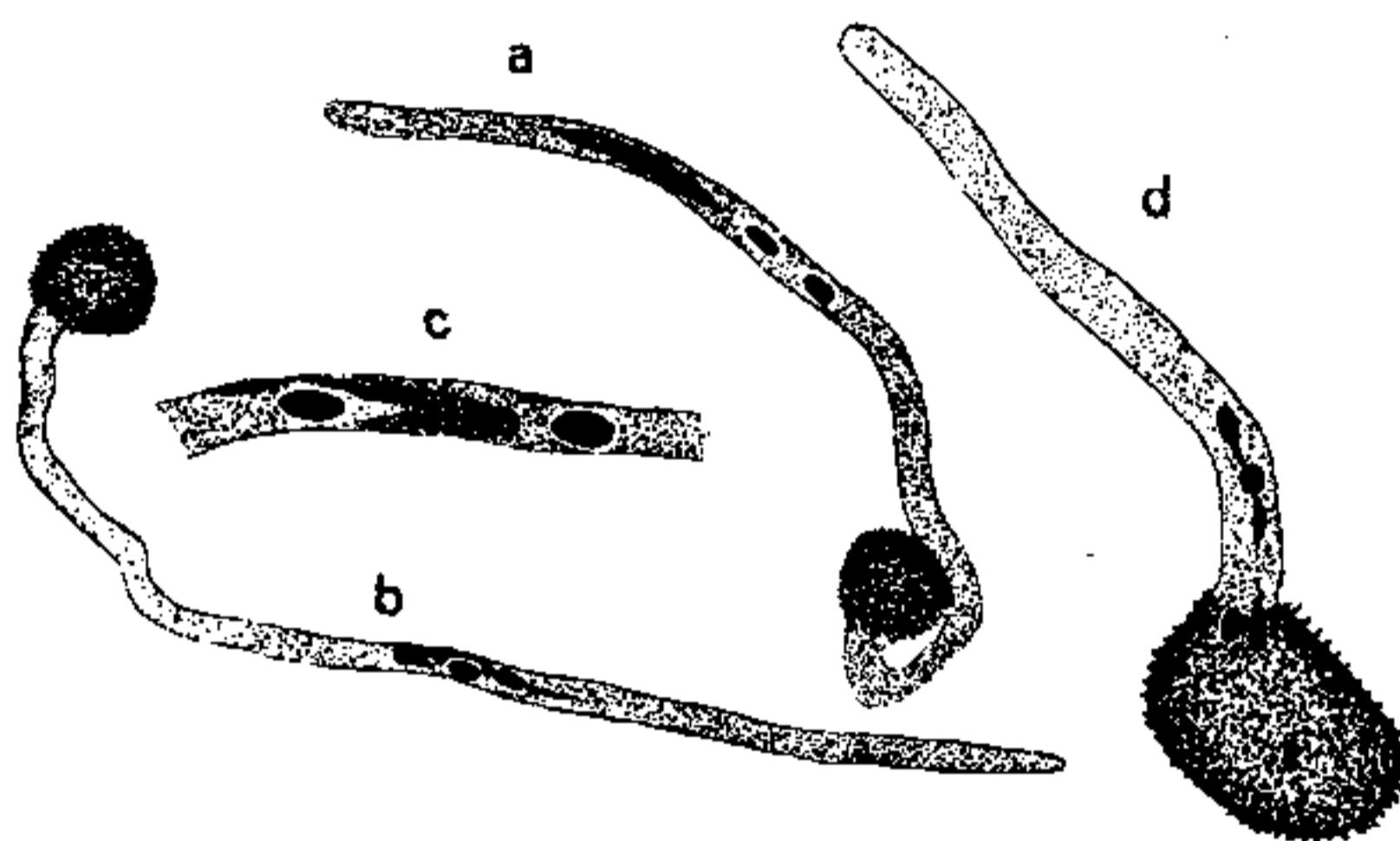


Fig. 9. Pollenkeimung. a) *C. bulbifera*, $\frac{310}{1}$, b) *C. bulbifera*, $\frac{310}{1}$, c) *C. bulbifera*, $\frac{585}{1}$, d) *C. pinnata*, $\frac{620}{1}$.

schlüche wurden mit Jod fixiert und mit Hämatoxylin nach Haidenhein gefärbt. Die Verteilung der Kerne zeigte keine wesentlichen Unterschiede bei den verschiedenen Formen, ich halte mich daher vor allem an *C. bulb.* In den Pollenschläuchen geht meist der langgestreckte, oft ganz unregelmäßig geformte, vegetative Kern den beiden Spermakernen voraus (Fig. 9a), doch finden sich auch Pollenschläuche, in denen der vegetative Kern den beiden Spermakernen folgt (Fig. 9b). Es hat dabei den Anschein, als versuche er an den beiden Spermakernen vorbeizuwandern. Gelegentlich liegt er zwischen den beiden Kernen (Fig. 9c). Oft ist der vegetative Kern stark in die Länge gezogen (Fig. 9d), in dieser Figur ist auch der eine der beiden Spermakerne dem anderen ziemlich weit voraus.

Zusammenfassung. Die zytologische Untersuchung der Pollenentwicklung zeigt, daß die beiden Teilungen in der Pollenmutterzelle

bei *C. pentaphylla*, *polyphylla* und *pinnata* regelmäßig vor sich gehen, alle drei Arten besitzen in der haploiden Phase 24 Chromosomen. Bei *C. bulbifera* ist 48 die haploide Chromosomenzahl. Die Teilungen verlaufen auch bei dieser Art regelmäßig, doch finden sich hier gelegentlich Antheren mit ein- bis zweikernigen, entwicklungsunfähigen Pollenkörnern, bei denen die Teilungen entweder ganz unterdrückt wurden, oder unregelmäßig verliefen. Die Bastarde *C. pentaphylla* \times *polyphylla* von drei Standorten zeigen meist regelmäßige Teilungen, wie die Elternarten, auch mit der haploiden Chromosomenzahl 24, doch finden sich einzelne Blüten, bei denen starke Störungen auftreten. Diese können sich äußern in einer regellosen Verteilung der Einzelchromosomen auf das ganze Protoplasma, in der Bildung ganz ungleich großer Interkinesis- und Tetradenkerne, dem Auftreten von 3—4 Teilungsspindeln, die zu 6—8 kernigen „Tetraden“ führen. Auch bei der Teilung des progamen Kerns können noch Unregelmäßigkeiten auftreten. Der fertige Pollen zeigt bei *C. bulbifera* und den spontanen Bastarden *C. pentaphylla* \times *polyphylla* auffallende Größenunterschiede zwischen den einzelnen Pollenkörnern, die bedeutend häufiger auftreten als bei den beiden Arten *C. pentaphylla* und *C. polyphylla*. Eine graphische Darstellung ergibt bei *C. bulbifera* und den Bastarden meist eine deutlich zweigipflige Kurve. Die meisten der kleinen Pollenkörner enthalten kein Protoplasma mehr, wahrscheinlich ist die Entwicklung im ein- oder zweikernigen Stadium gehemmt worden. Der Prozentsatz des befruchtungsunfähigen Pollens ist im Durchschnitt bei *C. bulbifera* und bei den Bastarden *C. pentaphylla* \times *polyphylla* bedeutend höher als bei *C. pentaphylla* und *C. polyphylla*. Versuche über Pollenkeimung erwiesen die Keimfähigkeit des Pollens bei den drei normalen Arten *C. pentaphylla*, *C. polyphylla* und *C. pinnata*, sowie bei *C. bulbifera* und dem Bastard *C. pentaphylla* \times *pinnata*.

2. Die Entwicklung der Samenanlagen.

Die Entwicklung der Samenanlagen wurde für eine Anzahl Arten der Gattung *Cardamine* von Vandendries (1909, 1912) untersucht. Er fand dabei eine aufsteigende Reihe von *C. pratensis* bis *C. impatiens*. Bei *C. pratensis* werden 12 Archesporzellen ausgebildet, wobei bei der Entwicklung des Archespors alle Zellen die Tetradeteilung beginnen. Die meisten führen beide Teilungen durch, die kleineren, peripheren Zellen oft nur eine. Die basale Zelle einer einzigen Tetrade wird zum Embryosack. Ähnlich verhält sich *C.*

amara, doch sind hier weniger Archesporzellen, und der Zerfall derjenigen Tetraden, die keine Embryosäcke entwickeln, erfolgt rascher. Bei *C. hirsuta* und *silvatica* werden wohl noch 6—1, meist deren drei Archesporzellen angelegt, aber es wird nur eine Tetrade gebildet. Bei *C. impatiens* endlich differenziert sich vom Anfang an nur noch eine Archesporzelle. Vandendries hat diese fortschreitende Reduktion in der folgenden Tabelle zusammengefaßt. Eine ähnliche Abstufung

<i>Cardamine pratensis</i>	<i>C. amara</i>	<i>C. hirsuta</i> <i>C. sylvatica</i>	<i>C. impatiens</i>
Cellules initiales nombreuses produisant des sporocytes en nombre double	Sporocytes en nombre variable	6 à 1 sporocyte	1 sporocyte
Tétrades multiples	Tétrades multiples	1 tétrade	1 tétrade
Désorganisation lente des tétrades frappées de stérilité	Désorganisation rapide		
Différenciation tardive de la cellule fertile définitive	Différenciation précoce de la cellule fertile définitive		

besteht auch in der Gattung *Sisymbrium*. Das Archespor der vier untersuchten *Dentaria*-Arten schließt sich dem von *C. amara* an. Die Entwicklung der Archesporzellen und der Embryosäcke verläuft im wesentlichen bei allen vier Arten gleich, ich halte mich daher bei der Besprechung vorwiegend an *C. bulb.* und beziehe mich nur auf die anderen Arten, wo Abweichungen vorkommen.

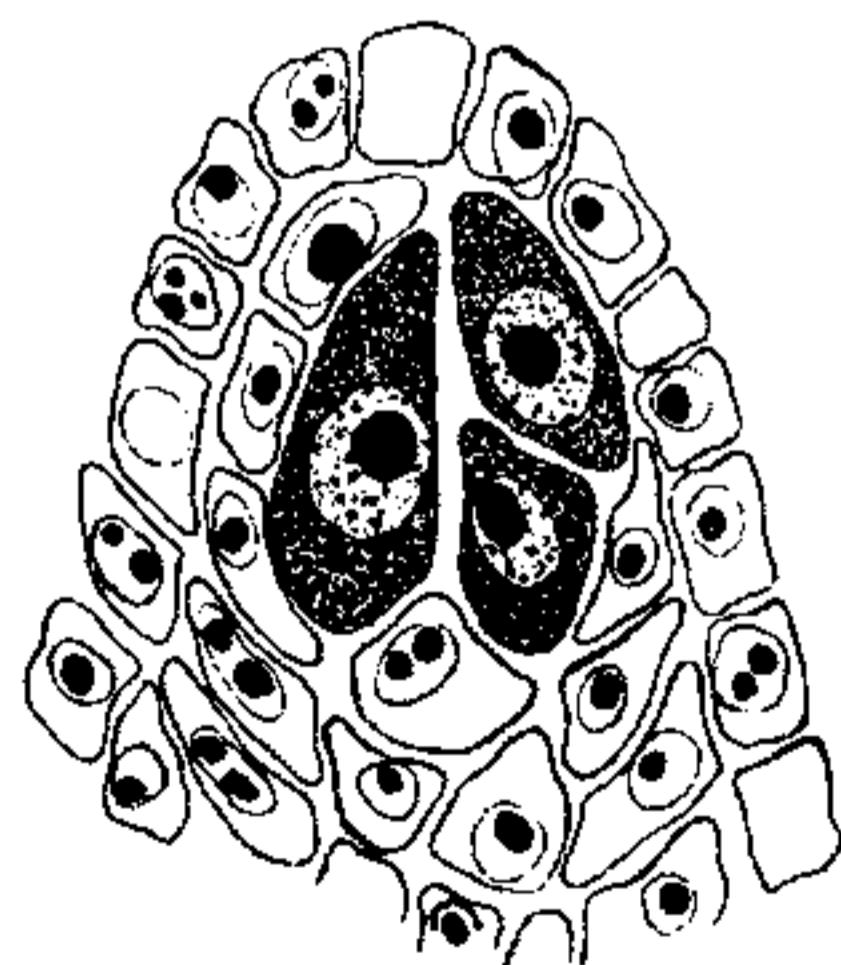


Fig. 10. *C. bulbifera*. Nucellus einer Samenanlage mit Archespor. $\frac{670}{1}$.

Das Archespor der *Dentaria*-Arten ist mehrzellig. Die meisten Archesporzellen lassen sich bei der Färbung mit Hämatoxylin nach Haidenhain leicht erkennen, da sie die Farbe stärker speichern (Fig. 10), doch läßt sich bei manchen peripheren Zellen nicht sicher entscheiden, ob sie noch zum Archespor zu rechnen sind. Die Zahl der Archesporzellen schwankt zwischen 6—12, wir haben es jedenfalls nicht mit einer festen Zahl zu tun. Eine eindeutige Unterscheidung der Archesporzellen von den sterilen Nucelluszellen ist erst im Synapsisstadium möglich. Eine Vergleichung der Synapsisstadien von *C. pol.* und *C. bulb.* ergab keine Unterschiede. Doch ist auch hier, wie bei

der Pollenentwicklung, eine genaue Beobachtung der Schleifenbildung und der folgenden Stadien wegen der Kleinheit der Kerne nicht möglich, so daß wohl Unterschiede vorbanden sein können, die ich nicht wahrnahm. Fig. 11 a u. b zeigen zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch den Nucellus einer Samenanlage von *C. bulb.* Die Integumente beginnen sich zu entwickeln, in den Antheren sind eben die Pollentetraden auseinandergefallen. Die eine der Archesporzellen hat gerade die heterotypische Teilung beendet. Obschon ich mehrmals Bilder dieser ersten Teilung fand, gelang es mir nirgends die Chromosomenzahl auch nur einigermaßen sicher festzustellen. Bilder, die eine Zählung der Chromosomen im Diakinesestadium ermöglichen, sind selten. Immerhin zeigt Fig. 13 c ein Diakinesestadium einer sich spät entwickelnden

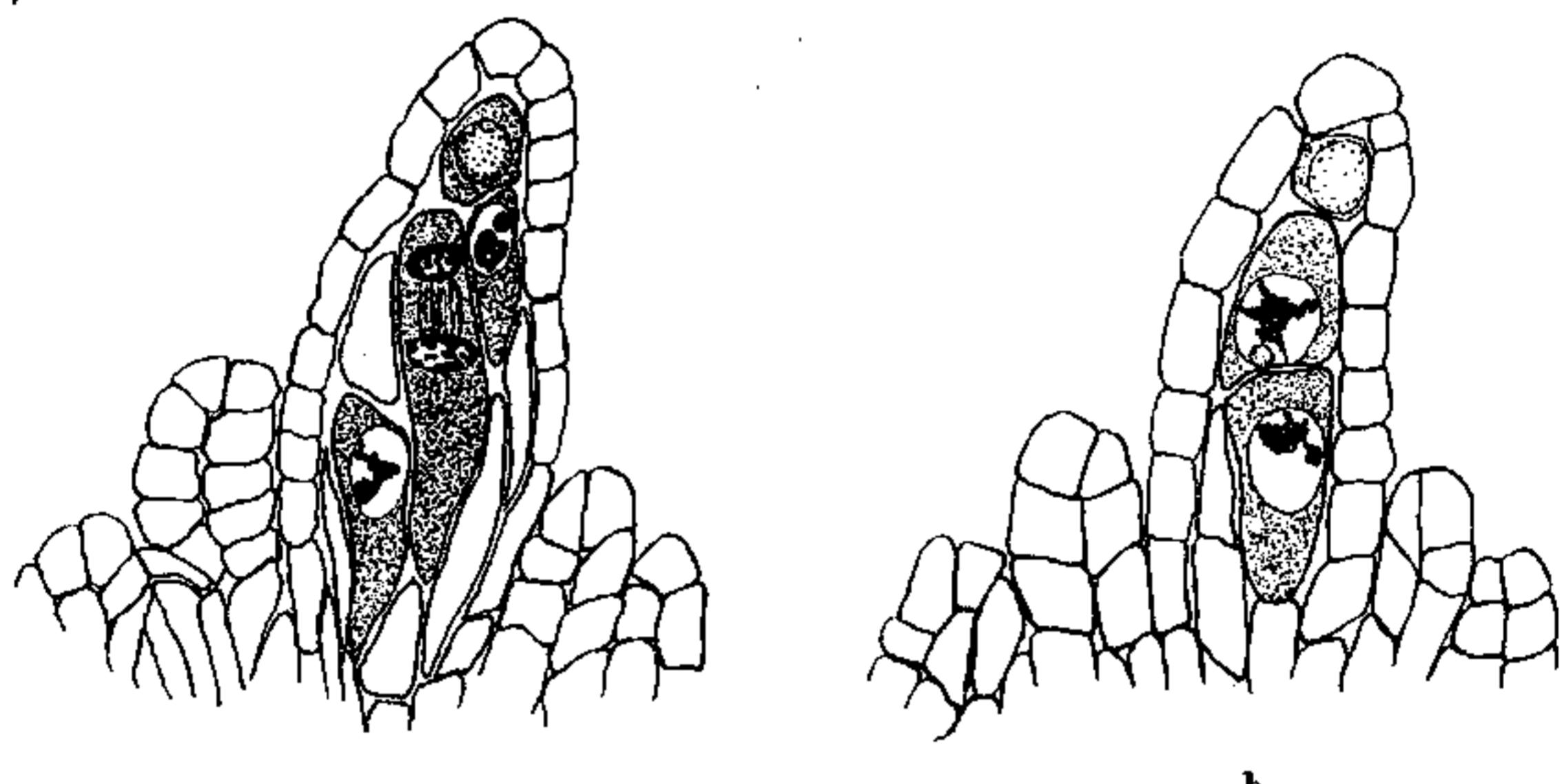


Fig. 11. *C. bulbifera*. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch den Nucellus einer Samenanlage. Reduktionsteilung und Synapsisstadien. $\times 100/1$.

Archesporzelle mit sicher über 40, aber jedenfalls nicht über 48 Chromosomenpaaren; daraus läßt sich schließen, da ja 48 die haploide Chromosomenzahl ist bei *C. bulb.*, daß auch die weiblichen Sexualzellen ihre Entwicklung mit der reduzierten Chromosomenzahl durchführen. Einige der Archesporzellen bleiben meist im Synapsisstadium stehen. Sie vermögen sich dabei während längerer Zeit zu behaupten, oft finden wir neben dem chalazalen Teil des Embryosackes Zellen, deren Kerne Synapsisbilder zeigen. Die Bildung der Tetraden aus den Archesporzellen, die sich weiter entwickeln, erfolgt, wie schon Fig. 11 zeigt, durchaus nicht gleichzeitig. Fig. 12 zeigt eine fertige Tetrade neben einer Anzahl Archesporzellen im Synapsisstadium. Die Abgrenzung der basalen Zelle nach unten ist im Präparat nicht sicher erkennbar, da noch eine weitere

Archesporzelle (die nicht gezeichnet wurde) unmittelbar darüber liegt. Immerhin scheint sie nach unten bedeutend verlängert zu sein. In

den folgenden Stadien ist die Beobachtung meist sehr schwierig. Die Integumente nähern sich dem Nucellusscheitel und schließen darüber zusammen, im Nucellus selbst finden wir Synapsisstadien, Tetraden und sich entwickelnde Embryosäcke. Nur selten gelingt es, Bilder zu finden, die eine klare Scheidung der verschiedenen Entwicklungsstadien ermöglichen. Fig. 13 zeigt uns 2 aufeinanderfolgende Schnitte durch einen Nucellus in dieser Phase. Die basale Zelle einer Tetraden hat sich zum einkernigen Embryosack entwickelt, die Schwesterzellen sind schon im Zerfall begriffen. Daneben finden wir in a die Bildung einer Tetrade. Die zweite Teilung ist dabei in den beiden Tochterzellen der heterotypischen Teilung nicht gleichweit vorgeschritten, in

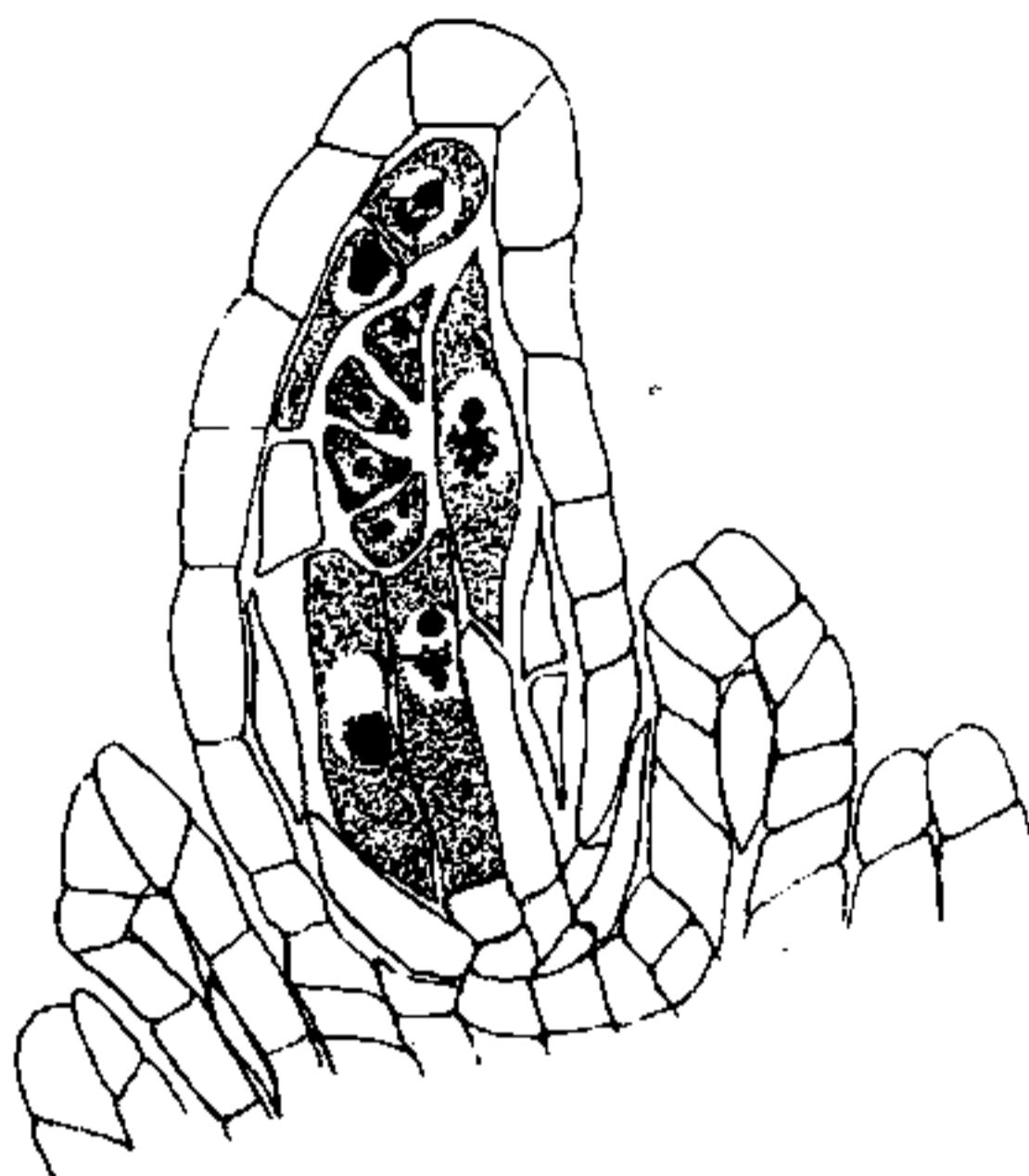
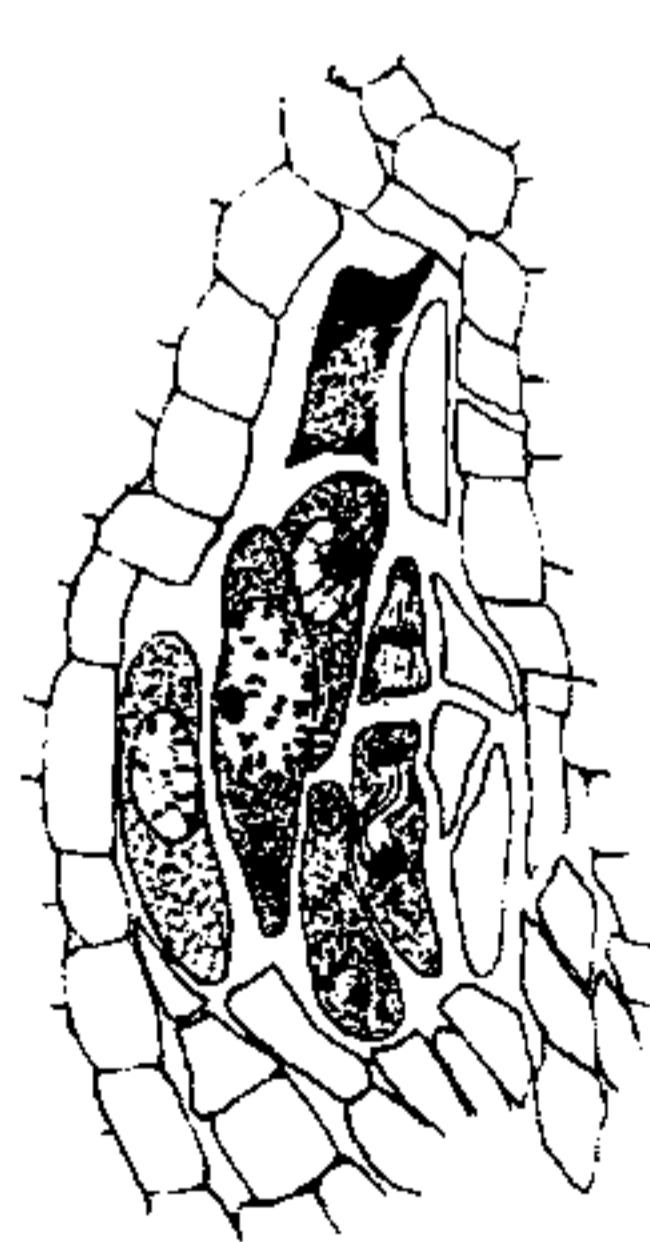
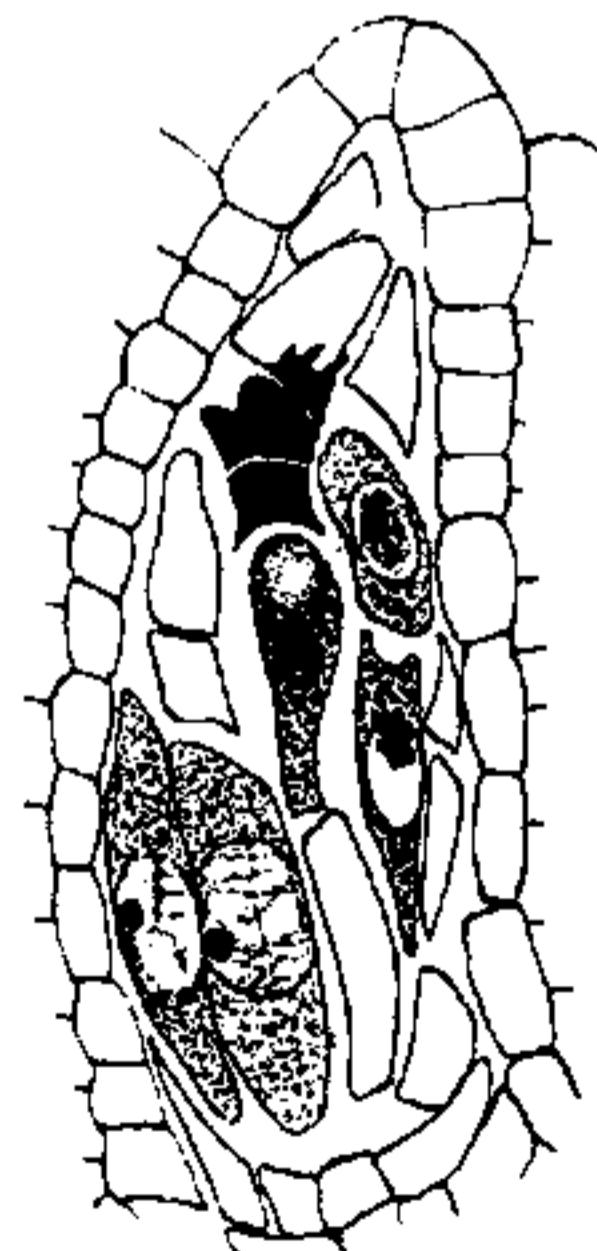


Fig. 12. *C. bulbifera*. Schnitt durch den Nucellus. Tetrade und Synapsisstadien. $490/1$.

einer Tetrade. Die zweite Teilung ist dabei in den beiden Tochterzellen der heterotypischen Teilung nicht gleichweit vorgeschritten, in



a



b



c

Fig. 13. *C. bulbifera*. Schnitte durch den Nucellus. a) Synapsisstadien, homöotypische Teilung. $490/1$. b) Embryosackzelle und verdrängte Tetradezellen. Synapsisstadien. $490/1$. c) Diakinesestadium aus a. $1330/1$.

der oberen sind die Chromosomen noch in der Äquatorialplatte, während sie unten schon ganz an die Pole der Teilungsspindel gerückt sind. Diese Erscheinung findet sich nach Vandendries (1909, p. 419) auch bei der Reduktionsteilung in den Samenanlagen von *C. pratensis*. Unmittelbar links von der unteren Teilungsfigur findet sich eine längliche, zweikernige Zelle, deren Bedeutung mir nicht klar ist. Es liegt zwar die Annahme nahe, daß es sich um einen jungen, zweikernigen Embryosack handelt, der auf normalem Wege aus einer Tetrade hervorging, doch fehlt jede Spur von verdrängten Tetradezellen. Es ist daher wahrscheinlicher, daß wir es mit einer Embryosackmutterzelle zu tun haben, die die erste Teilung durchgeführt hatte, wobei aber die Scheidewand nicht ausgebildet wurde. Wahrscheinlich findet keine weitere Entwicklung dieser Zelle mehr statt, denn ähnliche Zellen finden sich häufig in den Samenanlagen offener Blüten am chalazalen Ende des Nucellus, und dort entwickeln sie sich nicht mehr weiter. Eine ähnliche Erscheinung findet sich nach Peter (1920, p. 13) auch bei *Calycanthus floridus* und einigen verwandten Arten. Auch hier ist das Archespor mehrzellig, und es entwickeln sich mehrere Archesporzellen zu Tetraden, wobei häufig die Bildung von Zellwänden unterbleibt, so daß vierkernige Zellen entstehen, die Peter als Degenerationserscheinung betrachtet. In der Samenanlage von *C. bulb.* (Fig. 13) finden sich neben den besprochenen Zellen noch sieben Archesporzellen, deren Kerne erst das Synapsisstadium erreicht haben. Eine dieser Zellen wurde nicht gezeichnet, da sie unmittelbar über dem einkernigen Embryosacke liegt, die äußerste Zelle links wurde entzwei geschnitten und findet sich auf beiden Bildern. Fig. 13c zeigt das schon erwähnte Diakinesestadium von Fig. 13a in stärkerer Vergrößerung.

Bei den übrigen drei Arten ist die Untersuchung in diesem Stadium eher noch schwieriger, als bei *C. bulb.* Es gelingt nur schwer, ein klares Bild der Verhältnisse im Nucellus zu erhalten, Archesporzellen im Synapsisstadium, frühzeitig degenerierte Archesporzellen, sich entwickelnde Embryosäcke, liegen so dicht nebeneinander, daß eine eindeutige Scheidung nur ganz selten möglich ist. Fig. 14 zeigt eine Äquatorialplatte der Reduktionsteilung bei *C. pol.* Es sind 24 Chromosomen sicherzählbar, also die haploide Zahl von *C. pol.* Die basale Zelle

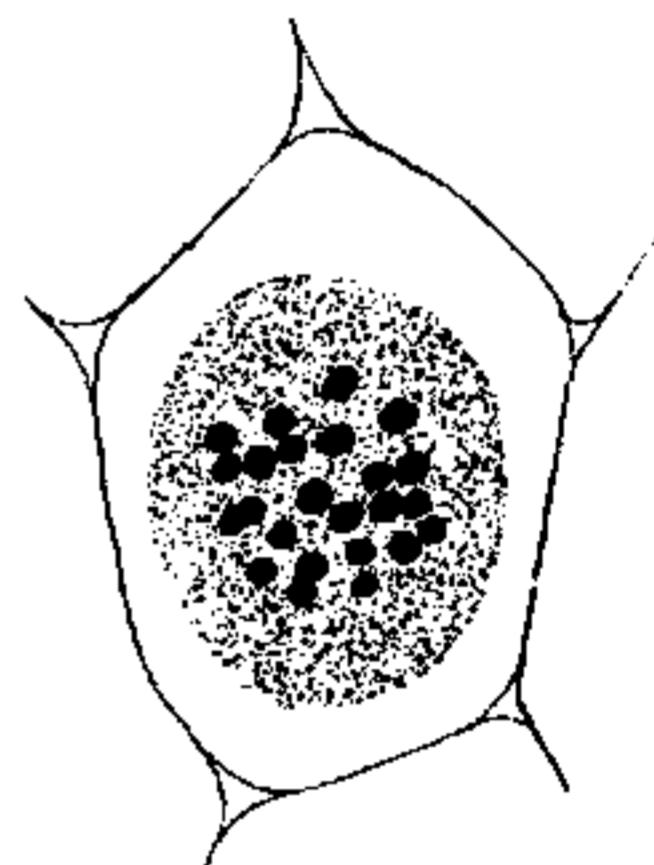


Fig. 14. *C. polypylla*. Reduktionsteilung in einer Samenanlage $\times 30/1$.

der fertig ausgebildeten Tetraden entwickelt sich zum Embryosack. Sie streckt sich in die Länge und wächst gegen das Mikropylende und gegen das Chalazaende. Das größte Wachstum vollzieht sich im Stadium des zweikernigen Embryosackes, er erreicht schon beinahe die definitive Größe, bevor die weiteren Teilungen stattfinden. Es entwickelt sich aber nicht nur eine einzige basale Tetradenzelle zum Embryosacke, sondern in den meisten Samenanlagen finden wir daneben noch 1—6 mehr oder weniger weit entwickelte Embryosäcke. Es lässt sich zwar nicht sicher

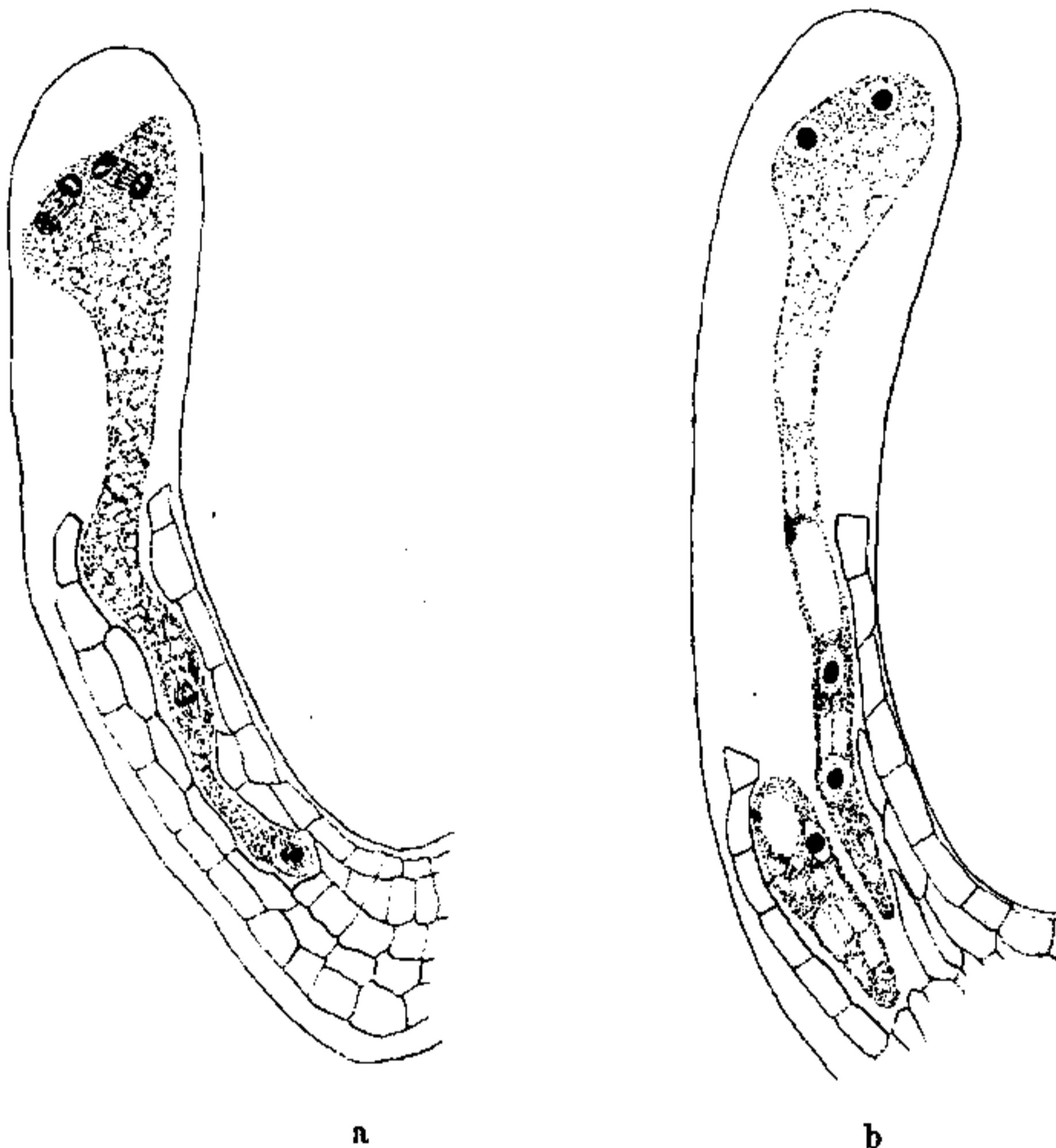


Fig. 15. *C. bulbifera*. a) Bildung des achtkernigen Embryosackes.
b) Vierkerniger und einkerniger Embryosack $\frac{910}{1}$.

erkennen, ob alle ihren Ursprung aus einer normal gebildeten Tetraden nahmen, doch erscheint mir dies sehr wahrscheinlich. Fig. 15a u. b zeigen uns zwei Schnitte durch eine Samenanlage von *C. bulb.* In a sind am Mikropylarende eines Embryosackes eben die vier Kerne gebildet worden, die zum Eiapparat und dem oberen Polkern werden. Am basalen Ende sehen wir noch die Äquatorialplatten der dritten Teilung. Im folgenden Schnitte (b) finden wir einen zweiten Embryosack, der erst im Vierkernstadium angelangt ist, links davon befindet sich noch ein weiterer,

erst einkerniger. Zwei bis drei 1—4kernige Embryosäcke befinden sich noch links vom mittleren Teil dieses vierkernigen Embryosackes, ein weiterer ein- oder zweikerniger über dem gezeichneten einkernigen. Diese letzteren Embryosäcke wurden nicht gezeichnet, da ihre Zusammensetzung aus den einzelnen Schnitten nicht sicher möglich war. Die beiden größeren gezeichneten Embryosäcke liegen je auf einem Schnitte. In noch späteren Stadien lassen sich meist nur die Mikropylarenden der größeren Embryosäcke sicher erkennen, während in der Chalazaregion des Nucellus eine Unterscheidung von Antipodenkomplexen und sich entwickelnden Embryosäcken nicht sicher möglich ist. In den sekundären Embryosäcken kommt es nur bei einem oder zwei bis zur fertigen Ausbildung eines Eiapparates*, die übrigen bleiben im ein-, zwei- oder vierkernigen Stadium stehen und werden nach der Blütezeit durch denjenigen Embryosack, in dem sich der Embryo entwickelt, verdrängt. Eine interessante Erscheinung zeigt Fig. 16. Es handelt sich hier um eine Samenanlage aus einer offenen Blüte von *C. bulb.* Die Zeichnung mußte aus mehreren Schnitten zusammengesetzt werden, die basalen Enden der größeren Embryosäcke konnten daher nicht sicher festgestellt werden. Am Mykropylarende finden wir einen normal ausgebildeten Embryosack (die beiden Synergiden liegen übereinander). Etwas tiefer liegt das obere Ende eines achtkernigen Embryosackes, in dem eben die Bildung des Eiapparates stattfindet. In der Gegend der Antipoden dieser beiden Embryosäcke finden sich noch vier etwas weiter entwickelte Zellen, die sicher ihren Ursprung aus Archesporzellen nahmen, und wohl 1—2kernigen Embryosäcken entsprechen. Ob sie aus Tetraden

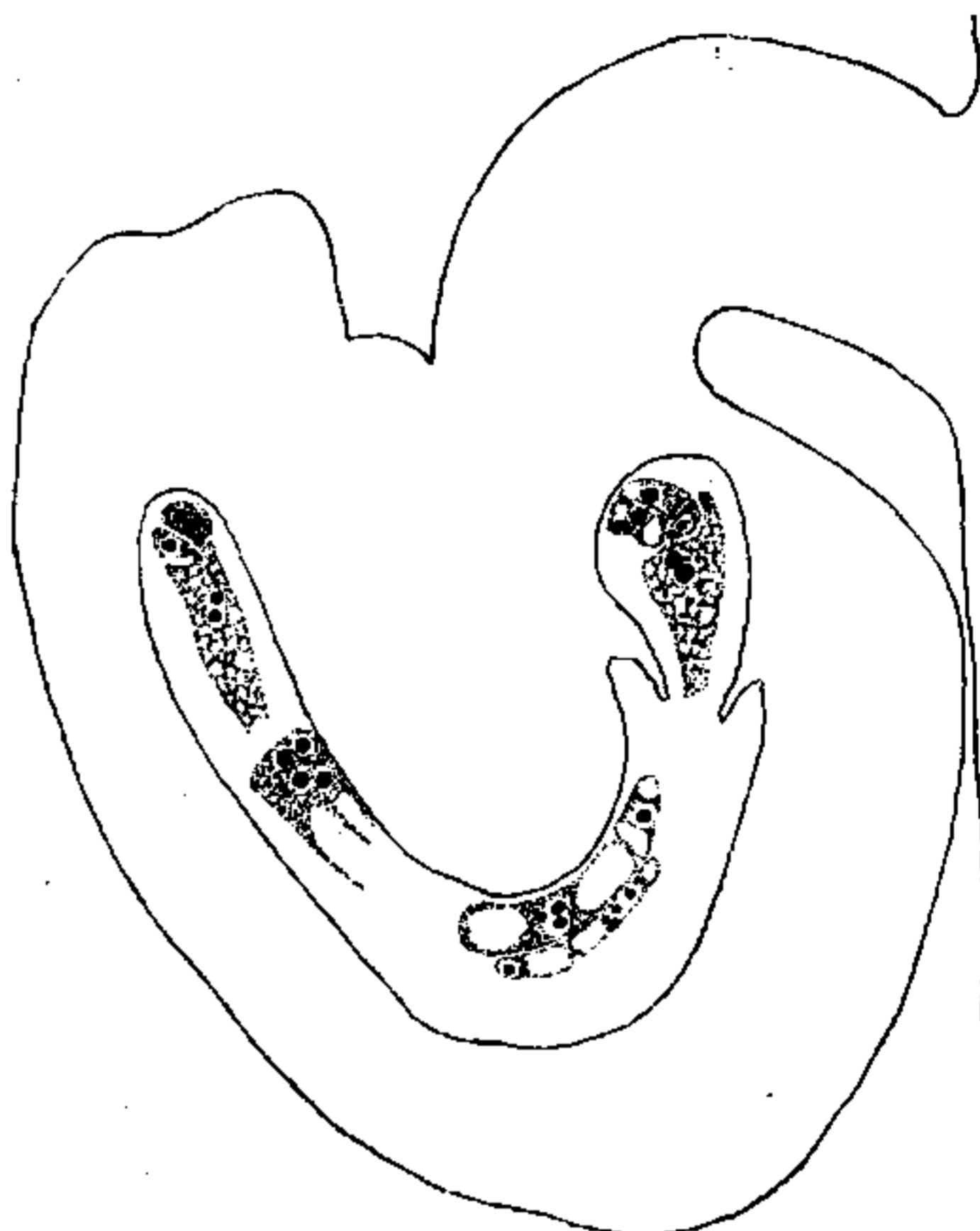


Fig. 16. *C. bulbifera*. Samenanlage mit einem normalen Embryosack an der Mikropyle, 8kernigem Embryosack, vier 1—2kernigen Embryosäcken und vollständigem Chalazaembryosack 150%.

gesetzt werden, die basalen Enden der größeren Embryosäcke konnten daher nicht sicher festgestellt werden. Am Mykropylarende finden wir einen normal ausgebildeten Embryosack (die beiden Synergiden liegen übereinander). Etwas tiefer liegt das obere Ende eines achtkernigen Embryosackes, in dem eben die Bildung des Eiapparates stattfindet. In der Gegend der Antipoden dieser beiden Embryosäcke finden sich noch vier etwas weiter entwickelte Zellen, die sicher ihren Ursprung aus Archesporzellen nahmen, und wohl 1—2kernigen Embryosäcken entsprechen. Ob sie aus Tetraden

hervorgegangen sind, läßt sich nicht nachweisen. Ein weiterer Embryosack hat sich gegen das Chalazaende der Samenanlage entwickelt. Er hat sich zum Nucellus hinaus in das basale Gewebe der Integumente gedrängt und hat dort einen vollständigen Eiapparat mit den beiden Polkernen gebildet. Diese Entwicklung von Embryosäcken gegen die Chalaza hin findet sich bei allen vier untersuchten Arten, und zwar nicht nur als vereinzelte Erscheinung, sondern ziemlich häufig, so daß wir sie keineswegs als teratologische Bildungen betrachten dürfen. Allerdings fand ich nur in drei Fällen (alle bei *C. bulb.*) fertig entwickelte Eiapparate, in den übrigen Fällen finden wir nur in der basalen Region der Integumente große rundliche Höhlungen mit 1—2 Embryosäcken, meist im 2—4-Kernstadium. Diese Höhlungen erstrecken sich oft bis direkt unter die äußerste Schicht der Samenanlage. Wir müssen diese Chalazaembryosäcke wohl als Ausdruck einer starken, den Archesporzellen innewohnenden Tendenz zur Weiterentwicklung betrachten. Embryosäcke, die am Mikropylarend der Samenanlage keinen Platz finden, entwickeln sich nach der Chalazaseite, obschon diese Reaktion wohl durchaus unzweckmäßig ist, denn es ist kaum anzunehmen, daß auch von der Chalazaseite her eine Befruchtung stattfinden kann, wenigstens sprechen keine Beobachtungen dafür. Auch die sekundären Embryosäcke am Mikropylend werden nicht befruchtet, ich fand wenigstens nirgends zwei Embryonen oder Bilder, wo ein Embryo sich aus einem sekundären Embryosack entwickelt hätte. Eine physiologisch beachtenswerte Erscheinung ist bei den Chalazaembryosäcken die Umkehrung der Polarität, denn das Chalazaende des Embryosackes bildet hier den Eiapparat aus, während das der Mikropyle genäherte Ende zur Basis des Embryosackes wird und wohl auch die Antipoden enthält. Es gelang mir zwar nicht, in den betreffenden Embryosäcken Antipoden festzustellen, doch sind sie in diesem Stadium auch bei den normalen Embryosäcken nur selten sicher zu erkennen. Sehr häufig sind die Höhlungen, in denen diese Chalazaembryosäcke liegen, im Schnitte kreisrund, und vom Plasma des Embryosackes ausgefüllt. Diese stark verbreiterte Form steht vielleicht in Zusammenhang mit der Umkehrung der Polarität, sie kann aber auch dadurch bewirkt werden, daß das Gewebe der Integumente einer Ausdehnung des Embryosackes weniger Widerstand entgegengesetzt, als dies im Nucellusscheitel der Fall ist. Peter (1920, p. 14) beschreibt Chalazaembryosäcke bei *Calycanthus florida*. Es entwickeln sich dort häufig die untersten Makrosporen zu 2—4kernigen Embryosäcken und degenerieren dann, während sich einzelne der gegen die Mikropyle gelagerten Makrosporen zu normalen

Embryosäcken entwickeln können. Ob in jenen Chalazaembryosäcken auch eine Umkehrung der Polarität stattfindet, läßt sich nicht entscheiden, scheint mir aber kaum wahrscheinlich. Murbeck (1902, p. 4) stellte bei *Alchemilla pastoralis* Bus. fest, daß ein 4kerniger Embryosack aus dem Nucellus in die Chalazaregion gewachsen war. Es scheinen also dort ähnliche Verhältnisse vorzuliegen.

Der fertig ausgebildete Eiapparat zeigt bei den untersuchten Arten *C. pol.*, *pent.* und *bulb.* genau die gleiche Form (Fig. 17 u. 18). Die Eizelle ist bedeutend kleiner als die Synergiden. Die Polkerne haben sich eben vereinigt, da beide Figuren aus älteren Blüten stammen; wenn sich die Blüte öffnet, sind sie meist noch getrennt. Für die

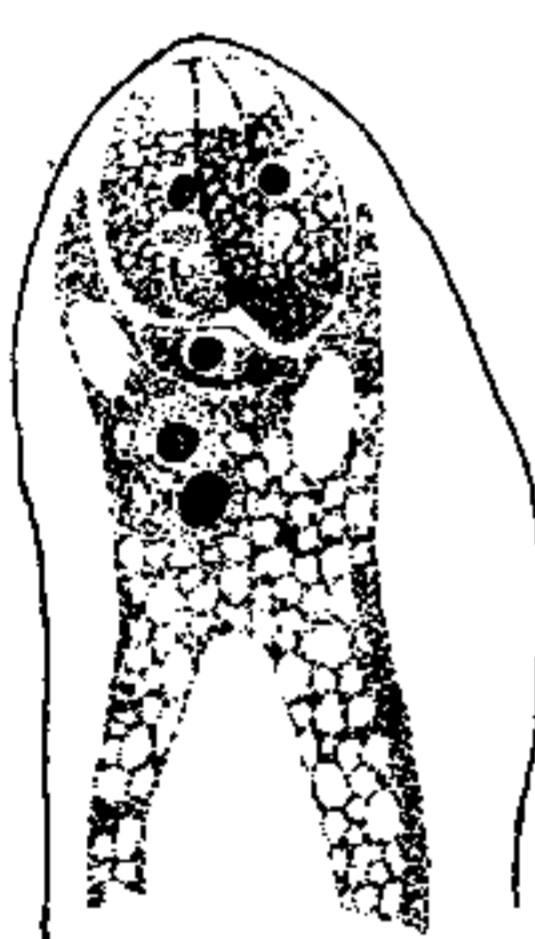


Fig. 17. *C. polyphylla*.
Eiapparat.
 $400/1$.

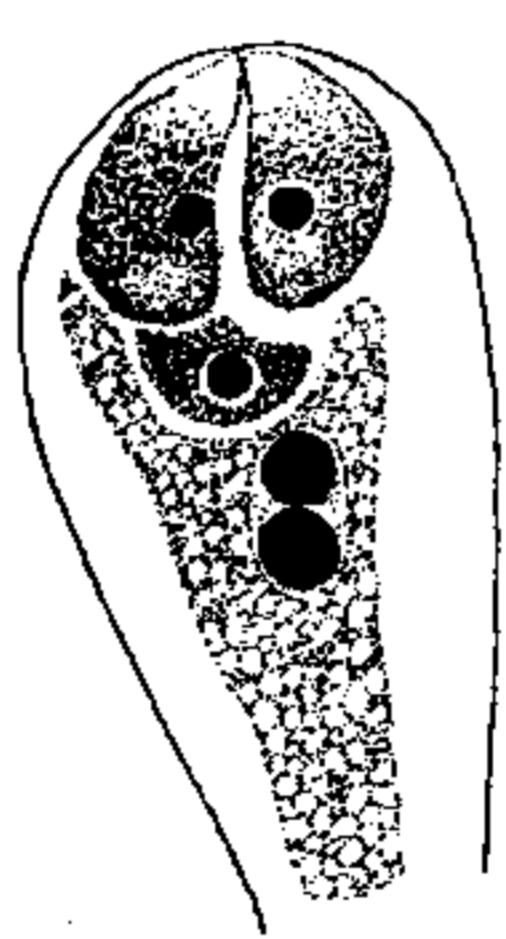


Fig. 18. *C. bulbifera*.
Eiapparat.
 $400/1$.

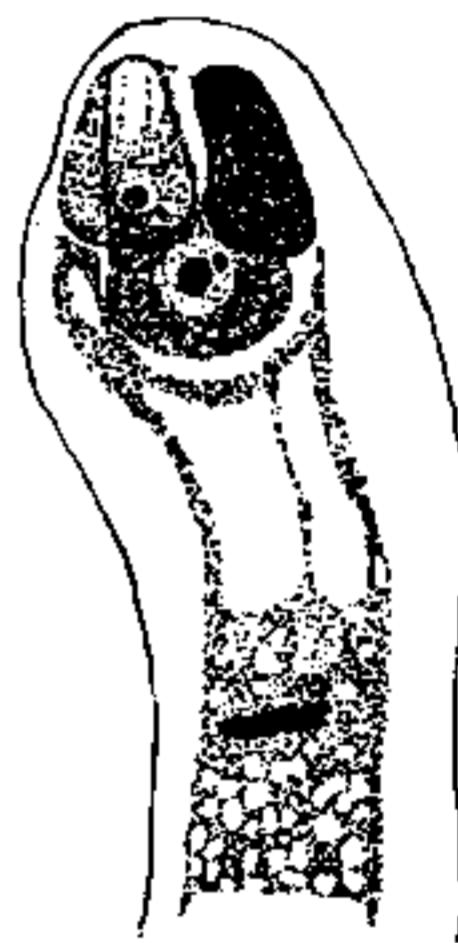


Fig. 19. *C. polyphylla*. 1zelliger Embryo,
erste Teilung des
Endospermkerns.
 $400/1$.

weitere Entwicklung in der Samenanlage halte ich mich an *C. pol.* Der Pollen keimt rasch auf der Narbe. Im Griffelgewebe sind aber die Pollenschläuche nur ganz selten sicher zu erkennen. Wohl lassen sie sich häufig ein Stück weit ins Griffelgewebe hinein verfolgen, dann aber wird ihre Erkennung unsicher, da ähnliche längliche Zellen das Leitungsgewebe in der Mitte des Griffels begleiten. Die Pollenschläuche lassen sich erst wieder sicher erkennen, wenn sie aus dem Plazentengewebe austreten und gegen die Mikropyle der Samenanlagen dringen. Bei *C. bulb.* gelang es mir nirgends, Pollenschläuche in der Nähe der Samenanlage festzustellen. Die Befruchtung von Eizelle und Polkern findet etwa am dritten Tage nach der Bestäubung statt. Befruchtungsstadien fand ich keine, doch zeigt Fig. 19 einen einzelligen

Embryo und daneben noch die Reste der durch den Pollenschlauch zerstörten Synergide und ihrer noch intakten, aber jedenfalls rasch degenerierenden Schwesterzelle. Der sekundäre Endospermkern führt eben die erste Teilung aus, die zur Endospermbildung führt. Rasch bildet sich ein starkes Endosperm, während die Entwicklung des jungen Embryos erst nur langsam vor sich geht. Die Chromosomenzahl bei Teilungen von Endospermkernen ließ sich nicht feststellen, zu erwarten wären bei *C. pol.* deren 72. Obschon es mir bei *C. bulb.* nirgends gelang, Pollenschläuche im Griffelgewebe in der Nähe der Samenanlagen festzustellen, glaube ich, daß dennoch die weitere Entwicklung der

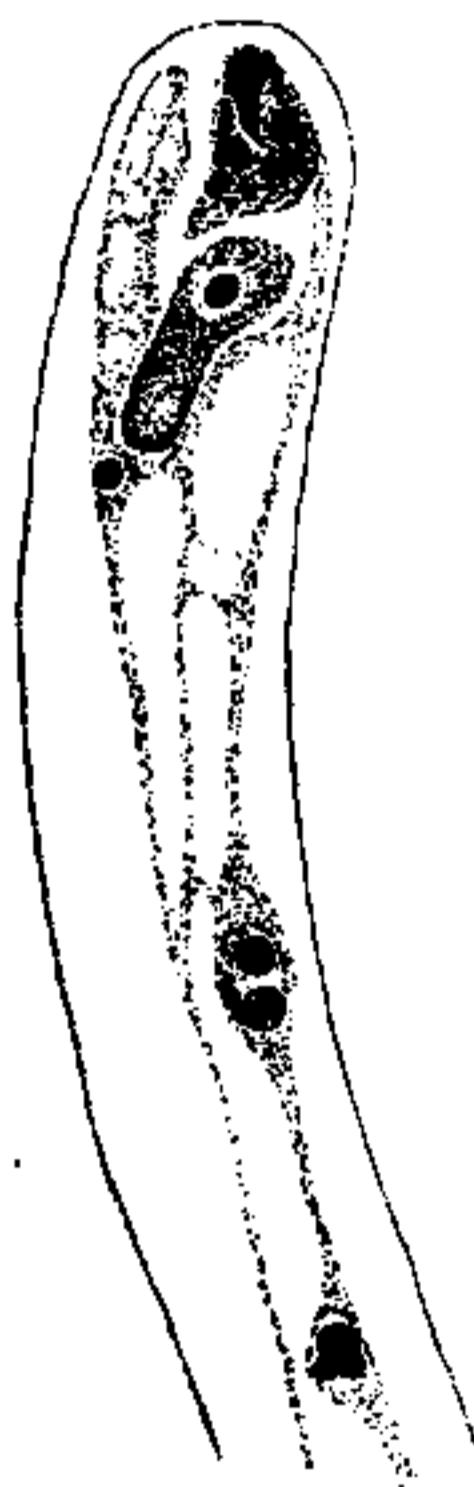


Fig. 20. *C. bulbifera*
1-zelliger Embryo.
Endosperm $400/1$.

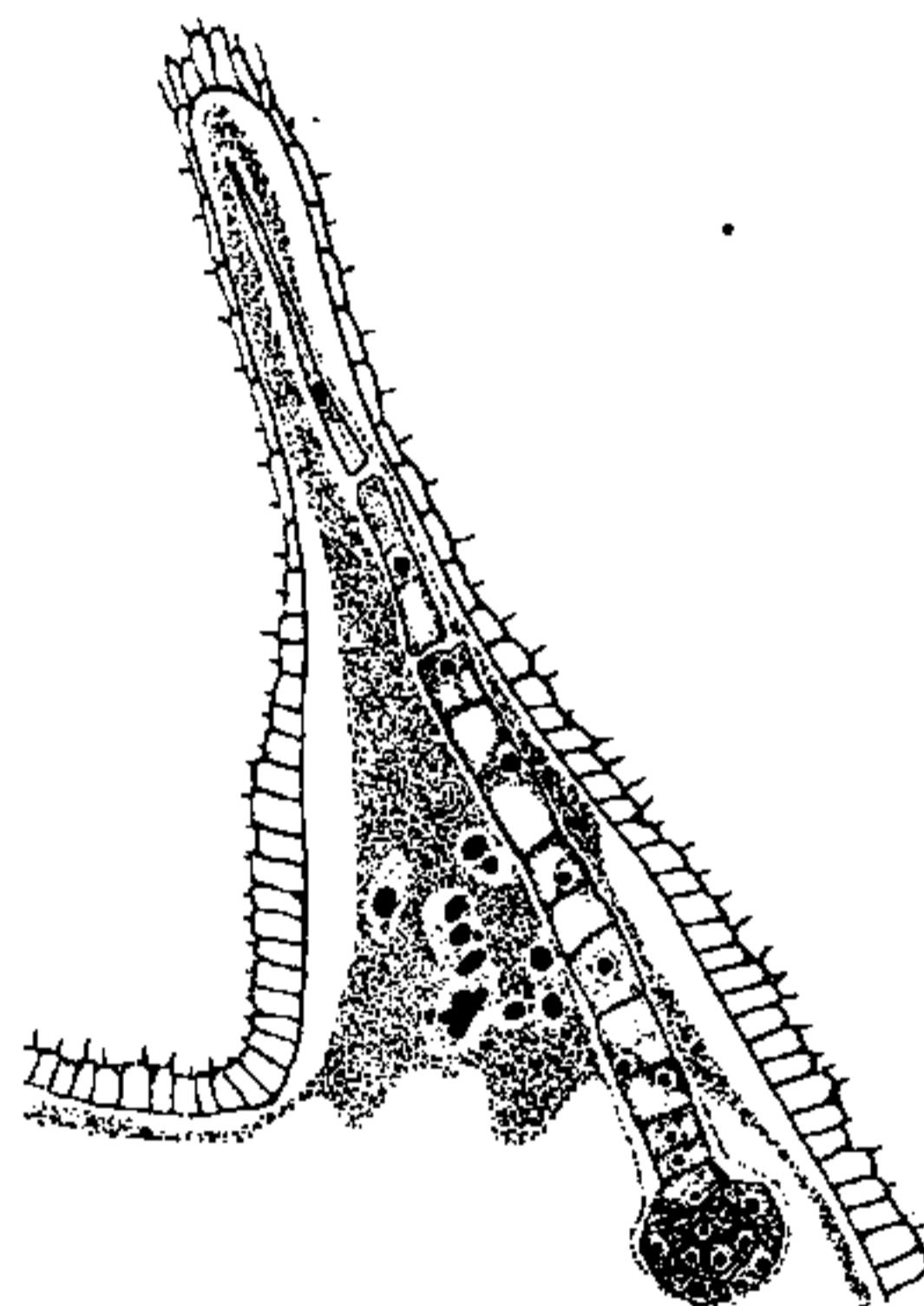


Fig. 21. *C. bulbifera*.
Älterer Embryo $150/1$.

Samenanlagen nur nach Befruchtung stattfindet. Der Embryo entsteht auch hier aus der Eizelle (Fig. 20). Wenn auch die Synergiden nicht mehr deutlich erkennbar sind, so läßt doch die Lagerung des Keimlings keinen Zweifel daran aufkommen, daß er aus der Eizelle entstand. Reste des Pollenschlauches waren nirgends zu sehen, doch fand ich solche auch bei *C. pol.* nicht. Die weitere Entwicklung des Embryos erfolgt bei *C. pent.*, *pol.* und *bulb.* gleich wie bei den übrigen Cruciferen (Fig. 21, vgl. auch Vandendries 1909). Wie wir bei den Fruchtzählungen und auch bei den Befruchtungsversuchen sahen, setzen bei *C. bulb.* eine Anzahl Fruchtknoten ihre Entwicklung nach der

Blütezeit fort, ohne daß aber Samen gebildet werden. Die zytologische Untersuchung von solchen Fruchtknoten zeigt folgendes: Wird eine Samenanlage nicht befruchtet, so degenerieren bald die Synergiden, und ihnen folgt die Eizelle. Die verschmolzenen Polkerne, die meist noch deutlich die beiden Nucleolen der Einzelkerne erkennen lassen, gehen erst ziemlich lange nach der Eizelle zugrunde. Sie vergrößern sich oft stark und wandern gelegentlich vom Eiapparat weg in die Mitte des Embryosackes. Am basalen Ende des Nucellus entwickeln sich oft Chalazaembryosäcke ziemlich stark, ohne daß es zur Differenzierung eines Eiapparates käme. Die Kerne dieser Embryosäcke täuschen leicht Endospermkerne vor. Nach der Zerstörung der Eizelle setzt von außen her die Degeneration der Integumente ein. Während dieser ganzen Periode läßt sich äußerlich nicht sicher erkennen, ob der Fruchtknoten sich weiterentwickeln wird oder nicht, er hat sich nach der Blütezeit noch etwas vergrößert und bleibt dann auf diesem Stadium stehen. Nur in einem Teil der Fruchtknoten, die sich weiterentwickeln, finden sich Samenanlagen mit Embryonen. In einem Falle fand ich unmittelbar neben einer Samenanlage mit zweizelligem Embryo und normaler Endospermbildung eine solche mit gleich großem, zweizelligem Embryo, bei dem sich der Embryosack in normaler Weise weiterentwickelt hatte, doch fehlten die Endospermkerne. Neben dem Embryo befand sich der anscheinend nicht mehr entwicklungsfähige Polkern. Es ist fraglich, ob dieser Embryo sich hätte weiterentwickeln können, die Beobachtung, daß bei den zwei der übrigen Samenanlagen, wo sich Embryonen fanden, auch reichlich Endosperm gebildet worden war, spricht dagegen. Über die Entstehung dieses zweizelligen Embryos läßt sich durchaus nichts sicheres feststellen, es bestehen da verschiedene Möglichkeiten. Es kann die Verschmelzung des Polkerns mit dem einen generativen Kern unterblieben sein, oder aber sie fand statt, doch war der entstehende Endospermkern nicht entwicklungsfähig. Es könnte auch ein Pollenkorn, bei dem die Teilung des generativen Kerns unterblieb, einen Pollenschlauch gebildet haben, so daß nur die Eizelle befruchtet wurde. Ich wies aber schon früher (p. 476) darauf hin, daß solche zweikernige Pollenkörner gewöhnlich nicht entwicklungsfähig sind. Es könnte sich aber auch die Eizelle spontan weiterentwickelt haben. Da es sich nicht entscheiden läßt, welche dieser Möglichkeiten zutrifft, ist es zwecklos, diese Frage weiter zu verfolgen.

Daneben finden wir aber Fruchtknoten, die sich weiterentwickelten, ohne daß in ihnen ein Embryo zu erkennen ist. Die meisten Samenanlagen dieser Fruchtknoten degenerieren bald nach der Blütezeit, ohne

eine Weiterentwicklung zu erfahren. Einzelne werden aber bedeutend größer. In ihnen wachsen die Zellen der die Nucellushöhle umgebenden Schicht in diese hinein. Sie färben sich mit Hämatoxylin nach Haidenhain schwarz, genau wie in Samenanlagen mit einem Embryo. Reste des Embryosackes durchziehen als dünne, zusammengequetschte Stränge die Höhlung. Gegen die Mykropyle hin ist diese meist sehr eng, oft findet sich dort noch etwas Plasma mit 1—3 Kernen. In keinem Falle konnte ich aber sicher erkennen, ob ein Embryo gebildet worden war, der dann degenerierte, oder ob die Vergrößerung der Samenanlage durch andere Ursachen bewirkt wurde. Es scheint mir wahrscheinlich, daß in diesen Samenanlagen die Entwicklung gleich vor sich ging, wie in der eben beschriebenen Samenanlage, in der die Endospermierung unterdrückt war, nur wäre hier der Embryo schon zugrunde gegangen.

Eine weitere Hemmung in der Entwicklung der Samenanlagen fand ich bei Blüten, die ich 1919 in Buchs nach künstlicher Bestäubung fixiert hatte. Tab. 4, Zähl. 4 zeigt, daß an jenem Standorte die durchschnittliche Blütenzahl die höchste war, die ich je zählte. Wie ich schon erwähnte, zeigten aber viele dieser Blüten kleine, verkümmerte Fruchtknoten. Fruchtbildung konnte keine festgestellt werden, da wegen der Trockenheit die Pflanzen früh zerfielen. Die zytologische Untersuchung der bestäubten Fruchtknoten zeigt nirgends befruchtete Samenanlagen, dafür aber in den meisten Fruchtknoten eine größere oder kleinere Anzahl von degenerierten Samenanlagen. In manchen Fruchtknoten finden sich von einzelnen oder von allen Samenanlagen nur noch die Stiele. Die Narbenpapillen dieser Fruchtknoten sind meist verkümmert. Bei anderen Samenanlagen sind vor allem die Integumente zerstört, entweder beide, oder nur das eine. Gelegentlich sind die Integumente noch intakt, aber statt den Nucellus zu umschließen, sind sie nach außen gespreizt und geben der Samenanlage ein ganz verändertes Aussehen. Im Nucellus von Samenanlagen mit verbildeten oder zerstörten Integumenten ist kein Embryosack ausgebildet, es läßt sich meist nicht erkennen, auf welcher Stufe der Entwicklung die Hemmung stattfand. Manchmal ist auch der Nucellus degeneriert und die Integumente sind intakt. Oft zeigen 1—2 Samenanlagen in einem Fruchtknoten einen fertig ausgebildeten Eiapparat, bei 2—3 weiteren sind die Integumente degeneriert und der Nucellus ist von vegetativem Gewebe erfüllt, und von den übrigen Samenanlagen existieren nur noch die Stiele. Bei Fruchtknoten, in denen nur wenige normale Samenanlagen vorkommen, war oft die Narbe gut aus-

gebildet, aber die Pollenkörner hatten nicht gekeimt, obschon die Bestäubung mehr als 2 Tage vor der Fixierung erfolgt war. Die Untersuchung jüngerer Stadien zeigt, daß die Degeneration auf ganz verschiedenen Stufen der Entwicklung einsetzen kann. So fand ich eine Samenanlage, bei der das äußere Integument ganz zerstört war, deren Nucellus aber einen fertigen Embryosack mit Eiapparat enthielt, in einer allerdings ungewöhnlich weiten Nucellushöhle. In einem anderen Falle war die Entwicklung auf dem 4- oder 8-Kernstadium stehen geblieben. Im Fruchtknoten einer fast offenen Blüte von Brusino waren eine Samenanlage mit Eiapparat, zwei mit 4—8kernigem Embryosack und vier weitere Samenanlagen mit degeneriertem Inhalte, bei denen wahrscheinlich die Entwicklung während der Ausbildung des Embryosackes unterbrochen worden war, wenigstens zeigten sich Reste in der ganzen Länge des Nucellusgewebes. Von diesen sieben Samenanlagen besaßen sechs normal ausgebildete Integumente, während bei einer das äußere Integument auf einer Seite nach außen gekrümmmt war. In einem weiteren Fruchtknoten war noch der einkernige Embryosack gebildet worden, doch zeigte er deutlich Zeichen der Degeneration. In einer Knospe von Serpiano waren die Integumente schon teilweise degeneriert, im Nucellus fanden sich aber Synapsisstadien und ein einkerniger Embryosack mit den Resten der verdrängten Tetradezellen, ein ähnliches Bild zeigte sich auch in einer Knospe von Buchs. Diese Degeneration scheint stark von äußeren Verhältnissen abhängig zu sein. So fand ich bei der zytologischen Untersuchung von offenen Blüten von 1919 folgendes Verhältnis von guten und entwicklungsunfähigen Samenanlagen:

	Fruchtknoten	Normale S'anl.	Schlechte S'anl.	% der schl. S'anl.
Runkels II	77	268	421	61
Brusino	45	215	14	6

1921 fixierte ich am gleichen Standort in Runkels Blüten und fand dabei fast gar keine entwicklungsunfähige Samenanlagen. Welche Faktoren diese Hemmung in der Fruchtbildung bewirken, geht aus meinen Beobachtungen nicht klar hervor. Bei den untersuchten Knospen von Serpiano liegt die Annahme nahe, daß die Zerstörung der Integumente durch Frost verursacht wurde, da in den beiden Nächten vor der Fixierung die Temperatur unter 0° gesunken war, so daß bei manchen Exemplaren, besonders von *C. bulb.*, auch einzelne Blattfiedern geschädigt worden waren. Auffallend wäre in diesem Falle nur, daß im selben Fruchtknoten die Integumente der einen Samenanlage zerstört wurden, diejenigen der unmittelbar benachbarten aber nicht, ebenso

warum die nicht geschützten Nucellusspitzen keinen Schaden litten. Ob auch bei den Pflanzen in Runkels 1919 Frost als Ursache in Frage kommt, ließ sich nicht feststellen. Die Degeneration dieser Samenanlagen kann aber auch aus inneren Gründen erfolgt sein, wir sahen ja bei der Fruchtbildung der Bastarde, daß diese oft am selben Standorte ohne erkennbare äußere Ursachen starke Schwankungen aufweist in zwei aufeinander folgenden Jahren. Immerhin ist es auffallend, daß die Degeneration bei *C. bulb.* anscheinend zuerst bei den Integumenten beginnt und oft von da aus die Entwicklung im Nucellus gehemmt wird, während die Untersuchung der sterilen Bastarde (p. 493) zeigt, daß dort meist die Entwicklung im Nucellus gehemmt ist, während die Integumente sich normal entwickeln.

Die Entwicklung der Samenanlagen der Bastarde *C. pent. × pol.* zeigt gegenüber den Elternarten einige Abweichungen. Bei einer großen Zahl von Individuen verläuft die Entwicklung des Archespors und die Bildung des Embryosackes genau so, wie sie für *C. bulb.* beschrieben wurde. Ebenso geht auch hier der Embryo, wie ich mehrfach feststellen konnte, aus der Eizelle hervor. Auch hier zeigt die zytologische Untersuchung der Fruchtknoten, daß ein großer Teil der Samenanlagen nicht mehr Entwicklungsfähig ist. Es bestehen dabei ebenfalls bedeutende Unterschiede im Grad der Sterilität.

Fruchtknoten	Normale S'anl.	Schlechte S'anl.	% der schl. S'anl.
Tobelbachtal I 16	—	197	100
Oberseetal 44	255	276	52

Im Tobelbachtal handelte es sich um die *C. pol.* näher stehende Form, die in allen 4 Jahren, in welchen ich sie beobachtete, an diesem Standorte keine Früchte ausbildete. Im Oberseetal waren es Fruchtknoten von beiden Bastardformen. Ähnlich wie bei *C. bulb.* kommen auch hier bedeutende Schwankungen in der Ausbildung der Samenanlagen in den verschiedenen Jahren vor, ich verweise dabei auf die p. 437 gemachten Zählungen beim Bastard *C. pent. × pol.* II am Standort IV im Tobelbachtal, wo ich 1920 19% Fruchtansatz fand, 1921 weniger als 1%. 1921 zur Blütezeit fixiertes Material von diesem Standorte zeigte fast durchwegs entwicklungsunfähige Samenanlagen, nur vereinzelte besaßen einen normalen Eiapparat, und nur in einer einzigen der Form I war ein Embryo ausgebildet. Entsprechende Untersuchungen in Fruchtknoten der beiden Elternarten ergaben nur vereinzelte entwicklungsunfähige Samenanlagen. Die Degeneration bei den Bastarden äußert sich dabei gewöhnlich in etwas anderer Weise als bei *C. bulb.* In den meisten Fällen sind die Integumente normal ausgebildet. Im

Nucellus finden wir zur Blütezeit Samenanlagen ohne jede Spur eines Embryosackes, oder höchstens mit Resten davon. Bei anderen ist ein Embryosack zwar ausgebildet worden, aber die Entwicklung ist erst auf dem 2-, 4- oder 8-Kernstadium angelangt, ohne daß bei dem 8kernigen schon eine Differenzierung des Eiapparates eingetreten wäre. Im selben Fruchtknoten finden sich dabei Samenanlagen mit normalem Eiapparat neben solchen mit 2- oder 4kernigen Embryosäcken, oder solchen, bei denen gar keine Embryosäcke festgestellt werden können. Diese Form der Degeneration erweckt den Eindruck einer im Prinzip normalen, aber stark verlangsamen Entwicklung des Embryosackes, die durch den hybriden Ursprung bewirkt wurde. Die Narbe solcher Fruchtknoten mit entwicklungsunfähigen Samenanlagen ist meist normal ausgebildet, oft findet sich darauf ungekeimter Pollen, in einzelnen Fällen aber auch gekeimter, wobei die Schläuche ins Griffelgewebe eintreten. Aber auch die bei *C. bulb.* vorwiegende Degenerationsform kommt bei den Bastarden vor, indem die Integumente oder der Nucellus in offenen Blüten degeneriert sind, manchmal ist auch die ganze Samenanlage bis auf den Stiel zerstört. Diese Erscheinung zeigte sich bei Blüten vom Oberseetal und von Buchs, doch ist sie weniger häufig als die andere Degenerationsform, bei der die Integumente normal ausgebildet sind.

Von *C. pent.* \times *pin.* standen mir nur Stadien aus offenen Blüten zur Verfügung. Auch hier finden sich Samenanlagen, bei denen die Ausbildung des Embryosackes verlangsamt ist. Embryonen entstehen bei diesem Bastard auch aus der Eizelle (Fig. 22).

Die Entwicklung des Archespors in den jungen Samenanlagen verläuft beim Bastard *C. pent.* \times *pol.* bis zum Synapsisstadium gleich, wie bei den Elternarten und wie bei *C. bulb.* Es werden eine größere Anzahl langer Archesporzellen gebildet, von denen ein Teil degeneriert, ohne sich zu teilen. Wie bei den Elternarten können sich diese Zellen im Synapsisstadium oft lange erhalten. Andere vollenden die erste Teilung, und die Tochterzellen gehen dann zugrunde. Es gelang mir nicht, die Chromosomenzahl bei der Teilung festzustellen, Unregelmäßigkeiten in der Teilung bemerkte ich keine, doch sind gute Teilungen in jenem Stadium schwer zu finden. Im Diakinesestadium konnte ich immerhin bei einer Zelle zwischen 20 bis 24 Chromosomenpaare feststellen. Sichere Stadien der zweiten Teilung fand ich keine. Auch aus den Resten der zugrunde gegangenen Zellen ließ sich nicht sicher



Fig. 22.
C. pentaphylla \times *pinnata*.
 1-zelliger
 Embryo.
 400/1.

erkennen, ob die Tetradenteilung durchgeführt wurde, doch erscheint mir das für einen Teil der Samenanlagen wahrscheinlich. In den folgenden Stadien wird die Beobachtung noch schwieriger. In einem Teil der Samenanlagen finden wir noch Synapsisstadien und Reste von zugrunde gegangenen Archesporzellen und wahrscheinlich auch von Tetradsen. Es gelang mir nicht, die Embryosackzelle im 1kernigen Stadium sicher festzustellen. Es scheint hier schon eine Verzögerung der Entwicklung stattzufinden. In anderen Samenanlagen finden sich nur vereinzelte, anscheinend nicht mehr entwicklungsfähige Archesporzellen im Synapsisstadium, daneben Reste von degenerierten Archesporzellen, oder aber durchaus keine entwicklungsfähigen generativen Zellen mehr.

Bei der Untersuchung von künstlich bestäubten Fruchtknoten von *C. pol.* mit Pollen von *C. pent.* zeigte sich kein Unterschied in der Geschwindigkeit der Entwicklung zwischen diesen Fruchtknoten und solchen, die zu gleicher Zeit legitim bestäubt worden waren. Die Untersuchung der samenlosen Früchte der Kreuzungen *C. pent. × bulb.* und *C. pin. × bulb.* ergab keine sicheren Resultate. Ich untersuchte 12 solche Fruchtknoten, 10 von der Kombination *C. pent. × bulb.* und 2 derjenigen *C. pent. × pin.* In allen Fällen fand ich 1—5 Samenanlagen, die etwas größer waren als die übrigen, und die im Inneren eine Höhlung zeigten, die in ihrer Form genau der Nucellushöhle von Samenanlagen gleicht, die einen Embryo und Endosperm enthalten. Nirgends ließen sich Reste von Endosperm oder von einem Embryo erkennen, doch waren alle Fruchtknoten in einem ziemlich späten Stadium fixiert worden. Auf Grund der Beobachtungen an den samenlosen Früchten von *C. bulb.* können wir wohl auch hier annehmen, daß Befruchtung und Weiterentwicklung der Eizelle stattfand, daß die jungen Embryonen aber zugrunde gingen.

Zusammenfassung. Die Samenanlagen der untersuchten Dentaria-Arten weisen 6—12 Archesporzellen auf, deren Kerne das Synapsisstadium zeigen. Die Tetradenteilung wird von den meisten dieser Archesporzellen ausgeführt, doch ganz ungleichzeitig. Auf diese Weise entsteht in den Samenanlagen häufig mehr als ein fertig ausgebildeter Embryosack. In den Samenanlagen offener Blüten finden wir sehr oft 1—2 fertige Embryosäcke und daneben noch mehrere unvollständig ausgebildete Embryosäcke im 1—8kernigen Stadium. Häufig entwickeln sich einzelne Embryosäcke, die am Mikropylende keinen Platz finden, gegen das Chalazaende. Sie dringen dabei oft bis an die äußerste Zellschicht des äußeren Integumentes vor. Doch kommt es in diesen Chalazaembryosäcken nur selten zur Differenzierung eines Eiapparates.

Befruchtet wird immer nur ein einziger Eiapparat am Mikropylenende. Die Pollenschläuche lassen sich im Griffelgewebe und im Mikropylenkanal nur sehr schwer feststellen, doch wurden sie bei *C. pent.* und *C. pol.* in der Nähe der Mikropyle beobachtet. Die Befruchtung erfolgt bei diesen Arten am 2.—3. Tage nach der Bestäubung. Es zeigt sich dabei kein Unterschied in der Geschwindigkeit des Pollenschlauchwachstums bei *C. pol.*, ob diese Art mit eigenem oder artfremdem (*C. pent.*) Pollen bestäubt wird. Bei *C. bulb.* konnte ich keine Pollenschläuche im Gewebe feststellen. Der Embryo entsteht bei den untersuchten Arten und Bastarden aus der Eizelle. In der Entwicklung der Samenanlagen von *C. bulb.* stellte ich keine Unregelmäßigkeiten bei der Reduktionsteilung fest, doch war es mir nicht möglich, dieses Stadium eingehender zu untersuchen. Die Chromosomenzahl bei diesen Teilungen konnte nicht bestimmt werden. Oft sind bei *C. bulb.* ein Teil der Samenanlagen degeneriert, die Degeneration ist dabei nicht an ein bestimmtes Entwicklungsstadium gebunden. Die Häufigkeit dieser Erscheinung scheint stark von lokalen und temporären Faktoren abhängig zu sein. Auch bei den Bastarden *C. pent. × pol.* finden wir viele entwicklungsunfähige Samenanlagen. Die Degeneration äußert sich hier vor allem in einer Verlangsamung der Entwicklungsvorgänge im Archespor und im Embryosack. Häufig findet hier eine Degeneration der Archesporzellen im Synapsisstadium oder während der Tetradenteilung statt.

3. Vergleich der zytologischen Befunde bei *C. bulbifera* und den Bastarden.

a) Pollenentwicklung.

Wie wir sahen zeigt der fertige Pollen bei *C. bulb.* mehrfach die gleichen Unregelmäßigkeiten wie derjenige der Bastarde *C. pent. × pol.* In Blüten von *C. bulb.* fand ich 14—54 % schlechten Pollen, bei den Bastarden 19—72 %. Mehr oder weniger weitgehende Pollensterilität findet sich bei den meisten Artbastarden. Die einzelnen Individuen zeigen dabei oft einen ganz verschiedenen Prozentsatz von schlechtem Pollen, wie dies aus meinen Zählungen hervorgeht. Ähnliche Angaben finden sich auch in der Zusammenstellung von Jenčič (1900). Der Schluß liegt nahe, daß die Pollensterilität bei *C. bulb.* gleich wie bei den Dentariabastarden durch hybriden Ursprung verursacht wurde. Es können aber auch andere Faktoren teilweise Pollensterilität bewirken. Tab. 27 zeigt, daß sich auch bei den reinen Arten *C. pent.* und *C. pol.* ein gewisser Prozentsatz sterilen Pollens findet. Allerdings wurden die

Zählungen nur an drei Blüten durchgeführt und an wenig Pollenkörnern. Ähnliche Angaben finden sich aber auch bei Gates und Goodspeed (1916). Sie fanden bei *Scoliopus Bigelovii* zwischen 3,25 und 31,9 % sterilen Pollens. Sie schreiben von dieser Liliacee (p. 868) „It furnishes all the conditions that the most captious critic could desire, including relative uniformity and the absence of a related species with which it might cross“. Bei der Thymeliacee *Dirca occidentalis* waren sogar oft über 50 % des Pollens steril. Sie geben als Ursachen, die Pollensterilität bewirken können, an: 1. Kreuzung von genügend geschiedenen Species. 2. Besondere Bedingungen der Variation oder Mutation in der Art. 3. Der Ersatz sexueller durch vegetative Fortpflanzung. 4. Unbekannte physiologische Ursachen. Zur dritten Möglichkeit schreiben sie (p. 86): „The view that a great increase in the vegetative methods of reproduction in a species may lead to or be accompanied by partial sterility of the pollen, is often expressed and apparently with reason“. Diese Korrelation besteht ja außer bei *C. bulb.* auch bei *Ranunculus Ficaria* (Th. Kindler, 1914) und wohl den meisten bulbillentragenden Angiospermen mit geschwächter Fertilität. Sie braucht aber wie das Beispiel von *Saxifraga granulata* (Juel, 1907) zeigt, durchaus nicht immer aufzutreten. Die Pollensterilität von *C. bulb.* kann daher ebensowohl als Korrelationserscheinung zur vegetativen Propagation betrachtet werden, wie als Folge eines hybriden Ursprungs. Die Frage, die sich daraus ergibt, ob die Verminderung der Fertilität oder die vegetative Propagation als primäre Erscheinung zu betrachten sei, wird im nächsten Abschnitt eingehender besprochen werden.

Eine weitere Übereinstimmung zwischen den Pollen von *C. bulb.* und dem der Bastarde besteht in den bedeutenden Größenunterschieden der Pollenkörner. Tischler (1908, p. 84) gibt an, daß Wicha (1865) bei Weidenbastarden ähnliche monströse Pollenkörner beobachtete. Tischler fand sie beim Bastard *Potentilla Tabernaemontani Aschers > rubens* Zimm., wenn er diese Pflanze unter abnormalen Bedingungen (Etiollement) aufzog. Er schreibt dazu (1908, p. 85): „Gemeinsam ist für die Bildung aller dieser abnorm großen Körner offenbar nicht der Bastardeinfluß, sondern die Tatsache, daß die normale Entwicklungsrichtung durch äußere oder innere Einwirkungen so stark abgelenkt wird, daß sie in eine andere Bahn kommt, und der Hybridismus wäre dann eben nur eines der Mittel zu derartigen Umgestaltungen“. Es würde sich nach seinen Angaben um eine Folgeerscheinung zu Störungen in der geschlechtlichen Fortpflanzung, die

durch irgend welche Ursachen bewirkt werden, handeln. Auffallend ist immerhin bei seinen Versuchen, daß sich solche monströse Pollenkörner nur bei der etiolierten Form des Bastards fanden, nicht aber bei etiolierten Exemplaren von *Potentilla rubens*, die durch die Etiolierung bedeutend an Fertilität eingebüßt haben. Allerdings gibt er an, daß die durch die Etiolierung verursachte Sterilität bei *P. rubens* ungefähr den gleichen Grad aufwies wie beim Bastard unter normalen Bedingungen, und daß die Fertilität des Bastards durch den Lichtentzug noch bedeutend zurückging. Darwin (1877, p. 191) fand in Antheren von zwei gleichgriffeligen Blüten von *Primula sinensis*, also in abnormen Formen, ebenfalls monströs große Pollenkörner. Es ergibt sich also, daß auch bei anderen hybriden Formen gelegentlich solche monströse Pollenkörner auftreten, doch zeigt das Beispiel von *Primula sinensis*, daß solche Unterschiede auch im Zusammenhang mit anderen Anomalien auftreten können.

Auffallend ist dann wieder die weitgehende Übereinstimmung der Resultate der Pollenmessungen bei *C. bulb.* und den spontanen Dentariabastarden. Allerdings sind diese Messungen nur der Ausdruck der schon besprochenen Pollensterilität, aber sie zeigen doch, daß auch die Form der Degeneration die gleiche ist, die Pollenkörner gehen auf dem 1- oder 2-Kernstadium zugrunde. Auch diese Tatsachen lassen sich auf zwei Arten deuten. Es kann diese Form der Hemmung der Pollenentwicklung durch hybriden Ursprung verursacht werden, wie bei den Bastarden, wobei die Bastardierung das ausschlaggebende Moment ist. Dieser Annahme kommt wohl die größere Wahrscheinlichkeit zu. Andererseits können wir diese Verhältnisse auch einfach als Ausdruck der Schwächung der Fertilität betrachten, wobei diese durch andere Einflüsse bewirkt wurde. Die Bildung der abnormalen Pollenkörner ist bei den Bastarden und bei *C. bulb.* teilweise verschieden. Während sich häufig bei den Bastarden die Störungen in den Teilungen bemerkbar machten, fand ich bei *C. bulb.* in diesem Stadium keine Abweichungen, obschon sie nach der Häufigkeit der Pollensterilität sicher in einzelnen Knospen aufgefallen wären.

Ähnliches stellte Tischler (1906, 1908) für Bastarde von *Ribes aureum* \times *sanguineum*, *R. sanguineum* \times *nigrum* (1906, p. 556) und von *Mirabilis Jalapa* \times *tubiflora* (1908, p. 36) fest. Auch beim Bastard *C. pent.* \times *pol.* weisen durchaus nicht alle Pflanzen Unregelmäßigkeiten in den beiden Teilungen auf, trotzdem findet sich in allen Blüten ein gewisser Prozentsatz von sterilen Pollenkörnern. Wie bei *C. bulb.* äußern sich daher auch bei diesen Pollenkörnern

die Hemmungen nicht in Störungen in den Teilungen. Die Verschiedenheit der Chromosomenzahlen bei *C. bulb.* und bei den Bastarden wird im nächsten Abschnitt erörtert werden.

b) Die Entwicklung der Samenanlagen. Die Abweichungen von der normalen Entwicklung stimmen auch bei der Ausbildung der Samenanlagen weitgehend überein bei *C. bulb.* und den spontanen Dentariabastarden. Bei beiden finden wir bedeutende Schwankungen im Grad der Degeneration. Die näheren Übereinstimmungen und Unterschiede in der Form der Degeneration habe ich bei der Besprechung der Beobachtungen schon hervorgehoben. Wie die Sterilität des Pollens, so ist auch die Unfruchtbarkeit von Samenanlagen eine häufige Erscheinung bei Bastarden. Störungen in der Entwicklung der Samenanlagen finden sich nach Th. Kindler (1914) aber auch bei dem sich ungeschlechtlich fortpflanzenden *Ranunculus Ficaria*. Es sind daher wie bei der Pollenentwicklung auch hier mehrere Deutungen der einzelnen Erscheinungen möglich, von genau den gleichen Voraussetzungen ausgehend.

Zusammenfassung. Der Entwicklungsverlauf stimmt in den Hauptzügen bei *C. bulb.*, bei den untersuchten Bastarden und ihren Elternarten überein. Die auftretenden Anomalien in der Ausbildung der Pollenkörner und der Samenanlagen bei *C. bulb.* und den Bastarden, die der Ausdruck der weitgehenden Sterilität dieser beiden Formen sind, stimmen weitgehend überein. Eine wesentliche Abweichung ist der Unterschied der Chromosomenzahl, die bei den spontanen Bastarden gleich derjenigen ihrer Elternarten ist, bei *C. bulb.* aber das Doppelte dieser Zahl.

Zusammenfassung der Resultate der Untersuchung über die Sterilität bei *Cardamine bulbifera* und deren Ursache.

Im folgenden möchte ich untersuchen, wie weit uns die vorliegenden Beobachtungen Aufschluß geben über die Entstehung der verminderten Fertilität bei *C. bulb.* Diese Art weist gegenüber den drei gleichzeitig untersuchten Arten *C. pentaphylla*, *polyphylla* und *pinnata* sicher eine starke Hemmung in der geschlechtlichen Fortpflanzung auf. Diese äußert sich in einer bedeutend geringeren Blütenzahl, die sicher eine sekundäre Erscheinung ist und den Unterschieden in der Zahl der Blüten bei den übrigen Arten nicht gleichgesetzt werden darf. Frucht- und Samenbildung sind gegenüber den

anderen drei Arten stark unterdrückt. Als Ursache der Verminderung der Fertilität ergab die zytologische Untersuchung Störungen sowohl in der Ausbildung des Pollens als auch der Samenanlagen. Der Prozentsatz des befruchtungsunfähigen Pollens ist bei *C. bulb.* größer als bei den anderen Arten, zudem zeigen sich beträchtliche abnormale Unterschiede in der Größe der Pollenkörner. Gelegentlich finden sich Blüten, bei denen die Entwicklung aller Pollenkörner unterdrückt ist, anscheinend unterblieb hier die Reduktionsteilung. Ich stellte aber bei der zytologischen Untersuchung nirgends größere Unregelmäßigkeiten bei den Teilungen im Pollenkorn fest. Die Fruchtknoten weisen alle Abstufungen auf von normaler Fertilität bis zur vollständigen Degeneration aller Samenanlagen. Die Befruchtung findet anscheinend normal statt, wenigstens entwickelt sich der Embryo aus der Eizelle, und nur Fruchtknoten aus offenen Blüten bilden Samen. Trotzdem sehr oft mehr als ein Embryosack vollständig ausgebildet ist, fand ich nirgends mehr als einen Embryo. Oft entwickelt sich der Fruchtknoten nach der Blütezeit weiter, ohne daß in den Samenanlagen Embryonen oder Endosperm nachzuweisen sind. Wahrscheinlich findet aber in allen Fällen eine Weiterentwicklung der Eizelle in einer oder mehreren Samenanlagen statt, doch gehen die entstehenden Embryonen früh zugrunde. Die Bulbillenbildung ist ein für *C. bulb.* charakteristisches Merkmal, ich fand sie an den natürlichen Standorten unter ganz verschiedenen äußeren Bedingungen. Es ist immerhin möglich, daß an einzelnen Standorten Individuen vorkommen, bei denen die Bulbillenbildung vollständig unterdrückt ist. So schreibt Schulz (1903, p. 365): „An den Fruchtexemplaren werden übrigens die Bulbillen nur in geringer Anzahl oder gar nicht ausgebildet“. Da zur Zeit der Fruchtreife aber auch bei manchen Exemplaren ohne Fruchtbildung die Bulbillen durch äußere Einflüsse nicht mehr vorhanden sind, ist in diesem Stadium eine Unterscheidung zwischen Pflanzen, die von Anfang an keine Bulbillen ausbildeten und solchen, bei denen sie später abfielen, kaum möglich. Diese Beobachtung ist daher kaum ganz einwandfrei. Entfernung der Bulbillen vor oder während der Blütezeit bewirkt eine Förderung der Fruchtbildung. Im Gegensatz dazu findet nach den Untersuchungen von Th. Kindler (1914) bei *Ranunculus Ficaria* keine wesentliche Förderung der Fruchtbildung statt durch Ausbrechen der Bulbillen. Lindemuth (1896) fand, daß *Lilium candidum* und *Lachenalia luteola*, die gewöhnlich steril sind, Früchte bilden, wenn die Stengel zur Blütezeit über der Zwiebel abgeschnitten und in Wasser gestellt werden. Th. Kindler (1914) machte den gleichen

Versuch mit *Ranunculus Ficaria* und erhielt dadurch etwas mehr Früchte als an Pflanzen, die unter normalen Bedingungen lebten, doch wurden nur wenige Samen reif. Für *C. bulb.* wurden diese Versuche durch Fischer (1919, p. 775) ausgeführt. Er gibt an, daß bei Entfernung aller Bulbillen solche abgeschnittenen Sprosse Früchte bilden. Doch fehlen nähere Angaben über die Häufigkeit und über Kontrollversuche. Dies kann natürlich nur in Fällen eintreten, wo die Samenanlagen normal ausgebildet sind. Sowohl hier wie bei der vorhergehenden Feststellung einer Wechselbeziehung zwischen Bulbillen- und Fruchtbildung sind die zytologischen Vorgänge völlig unklar. Wir sahen, daß viele Samenanlagen normal ausgebildete Eiapparate besitzen, die sich nicht weiterentwickeln, anscheinend infolge Nichtbefruchtung. Auf welche Weise sich nun ein fördernder Einfluß geltend machen kann, ob dadurch die Selbstbefruchtung vielleicht etwas gefördert wird, oder ob sich die Eizelle ohne Befruchtung weiterentwickeln kann, läßt sich aus den bisherigen Beobachtungen nicht feststellen.

Da alle Beobachtungen darauf hindeuten, daß die teilweise Sterilität von *C. bulb.* eine Rückbildungerscheinung ist, erhebt sich die Frage, ob die Bulbillenbildung und die Hemmung der Fruchtbildung auf dieselbe Ursache zurückgehen, oder ob die beiden Merkmale unabhängig voneinander entstanden. Es setzte das die Möglichkeit voraus, daß bei einer Pflanze mit vegetativer Propagation und normaler geschlechtlicher Fortpflanzung letztere unterdrückt würde, ohne daß irgend eine Beeinflussung durch die ungeschlechtliche Vermehrung festzustellen wäre. Doch fehlen jede Anhaltspunkte für eine solche Annahme. Die folgenden Beobachtungen bei *C. pratensis* sprechen im Gegenteil durchaus dafür, daß bei *C. bulb.* die Hemmung der Fertilität und die Bulbillenbildung als Korrelationserscheinungen zu betrachten sind, die Entstehung der einen Bildung bewirkte das Auftreten der anderen. Eine Anzahl Pflanzen bilden bei Unterdrückung der geschlechtlichen Fortpflanzung durch äußere Einflüsse als neue Vermehrungsart Brutknospen oder Ableger. Es findet dies vor allem an der Grenze der Verbreitungsgebiete oder bei Einwanderung in Gegenden mit anderen klimatischen Bedingungen oder durch Besiedelung von Standorten mit ganz anderen Feuchtigkeitsverhältnissen statt. Rickli (1917, p. 47) stellte bei *C. pratensis* fest, daß diese Art in der Arktis sehr selten zur Fruchtbildung gelangt und deshalb „fast ausschließlich auf vegetative Vermehrung durch Bulbillen angewiesen ist“. Ähnliche Erscheinungen zeigen sich nach Glück (1911, p. 141) bei dieser Art auch beim Übergang zum Wasserleben. In der Sektion *Dentaria* findet sich nach

Schulz (1903, p. 287) unter besonderen äußerem Umständen Bildung von Brutknospen bei *C. tenella*, *californica* und *quinquefolia*. Doch fand ich keine näheren Angaben über Beziehungen zwischen Fertilität und Vermehrung durch akzessorische Sprosse bei diesen Arten.

In den Fällen bei *C. pratensis* besteht sicher eine gegenseitige Abhängigkeit dieser beiden Erscheinungen, das Auftreten der Bulbillen wird durch die Hemmung der Fertilität bewirkt. Es fragt sich nun, welche der beiden Erscheinungen bei *C. bulb.* als primäre zu betrachten ist, ob die Hemmung der geschlechtlichen Fortpflanzung oder die Bildung von Brutknospen. Vegetative Propagation durch Ausläufer, Ableger, Bulbillen usw. findet sich sehr häufig neben normaler geschlechtlicher Fortpflanzung, ohne daß sich irgend welche Hemmungsercheinungen zeigten. Ich möchte als Beispiel einer Pflanze mit Brutknospen auf *Saxifraga granulata* hinweisen, da bei dieser Pflanze auch die zytologische Untersuchung (Juell 1907) keinerlei Hemmungsercheinungen feststellte. Es besteht nun die Möglichkeit, daß bei Formen wie *C. bulb.*, *Ranunculus Ficaria* usw. ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung ohne gegenseitige Störung früher nebeneinander vorkamen, wie das bei *Saxifraga granulata* heute der Fall ist. Im Laufe der Zeit wäre dann nach und nach die geschlechtliche Fortpflanzung unterdrückt worden durch die sicherere ungeschlechtliche Vermehrung. Auf Grund der oben erwähnten Beobachtungen bei *C. pratensis* erscheint es mir aber wahrscheinlicher, daß die Hemmung der geschlechtlichen Fortpflanzung bei *C. bulb.* und ähnlichen Formen die primäre Erscheinung ist. Als Folgeerscheinung bewirkte sie entweder gleichzeitig oder erst später die Bildung von Bulbillen. Allerdings treten bei *C. bulb.* die Bulbillen regelmäßig auf, während wir es bei *C. pratensis* nur mit fakultativ auftretenden, durch äußere Einflüsse bewirkten Bildungen zu tun haben. Doch ist dies leicht verständlich, da bei *C. bulb.* ja die Sterilität nicht nur durch lokale Umstände bedingt ist, sondern sich unter allen äußeren Bedingungen findet. Unter dieser Annahme, daß die Hemmung der Fertilität die primäre Erscheinung sei, drängt sich die Frage nach den Ursachen dieser Unterdrückung der geschlechtlichen Fortpflanzung auf. Bei der Beantwortung der Frage nach dem Ursprung der verminderten Fertilität von *C. bulb.* kommen vor allem drei Möglichkeiten in Betracht:

1. Die Hemmung der Fertilität wurde bewirkt durch den Einfluß äußerer Faktoren, wie klimatischer Einflüsse usw.
2. *C. bulb.* weist gegenüber den anderen untersuchten Arten die

doppelte Chromosomenzahl auf. Die Verdoppelung der Chromosomenzahl ist als Ursache der Sterilität zu betrachten. Die doppelte Chromosomenzahl wäre daher nicht als ursprüngliches Merkmal der Art aufzufassen, sondern hätte sich erst im Laufe der Entwicklung der Species eingestellt. 3. *C. bulb.* ist als Artbastard zu betrachten (Ernst 1918). Im ersten Abschnitt wurden noch zwei andere Faktoren als Ursache der Sterilität genannt. 1. Kerners Annahme, daß die Sterilität durch mangelnde Bestäubung wegen des Ausbleibens von Insekten bewirkt wurde. Diese Annahme ist hinfällig geworden durch die Beobachtungen, daß *C. bulb.* an manchen Standorten ebenso reichlich von Insekten besucht wird wie andere Arten, daß aber auch an solchen Standorten der Fruchtansatz geringer ist. 2. Die Vermutung von Schulz, daß ein gewisser Zusammenhang zwischen der Fruchtbildung von *C. bulb.* und der Nähe solcher Standorte vom Meere bestehe. Wie ich zeigte, findet sich aber auch Fruchtbildung am Alpensüdfuß (Tessin), an Standorten der Nordostschweiz (Buchs), in den Bergen von Ofen (Klein 1901). Im Herbar des Instituts für systematische Botanik der Universität Zürich finden sich zwei Exemplare mit Früchten aus dem Guldenbachtal in Rheinpreußen. Ferner fand Kirchner (1900, p. 368) junge Früchte an einem Standort in der schwäbischen Alb.

Bevor ich auf die Erörterung der oben angeführten drei Möglichkeiten eingehe, möchte ich noch auf zwei weitere Angaben über verminderte Fertilität bei Arten der Sektion *Dentaria* hinweisen. Schulz (1903, p. 381) schreibt von *C. glandulosa*: „Eine liebliche Pflanze mit wenigen großen Blüten, welche selten fruchtet“. Ähnlich verhält sich die amerikanische *C. diphylla* (p. 354): „Scheint höchst selten reife Früchte hervorzubringen und ähnelt hierin der *C. bulbifera*“. Es sind dies Arten, bei denen keine vegetative Vermehrung durch Ableger oder Bulbillen bekannt ist.

1. Verminderung der Fertilität von *C. bulbifera* als Folge von äußeren Einflüssen?

Eine Hemmung der Fertilität erfolgt bei manchen Pflanzen an der Grenze ihrer Verbreitungsgebiete, bei Einwanderung in Gebiete mit anderen klimatischen Bedingungen und beim Übergang zum Wasserleben. Ich verweise dafür auf Ernst (1918, p. 569/574) sowie auf die oben angeführten Beispiele bei *C. pratensis*. Der Annahme, daß auch bei *C. bulb.* ähnliche Einflüsse wirksam waren, stehen Schwierigkeiten gegenüber. *C. bulb.* lebt heute unter ganz verschie-

denen klimatischen Bedingungen, wir finden sie noch in der Umgebung von Stockholm, andererseits aber auch in Griechenland. Überall zeigt sie als charakteristische Merkmale verminderte Fertilität und Vermehrung durch Bulbillen. Wir müßten daher annehmen, die Verminderung der Fertilität sei an einer oder an wenigen Stellen erfolgt, die Pflanze hätte sich während langer Zeit durch Brutknospen vermehrt, und schließlich seien Bulbillebildung und Sterilität erbliche Merkmale geworden. Infolge der vegetativen Vermehrung hätte die Art dann ihr heutiges Areal besiedelt. Wir könnten ja annehmen, daß die Unterdrückung der Fertilität während der Eiszeiten erfolgte, und daß sich *C. bulb.* beim Rückzuge des Eises dann ausbreitete. Eine fertile, bulbillenlose Form von *C. bulb.* ist heute nicht bekannt. Es erhebt sich daher die Frage, warum die Hemmung der geschlechtlichen Fortpflanzung nur bei der Stammart von *C. bulb.* erfolgte, nicht aber bei den übrigen *Dentaria*-arten. Wir müßten schon die weitere Annahme machen, daß die übrigen Arten jüngere Bildungen seien, oder aber daß sie in jener Periode günstigere Bedingungen hatten als die heute nicht mehr existierende Stammart von *C. bulb.* Die Schwierigkeiten, die sich bei der Annahme einer Ausbreitung von *C. bulb.* von wenigen Standorten aus ergeben, wurden schon im Abschnitt über die geographische Verbreitung besprochen.

Th. Kindler (1914), die bei *Ranunculus Ficaria* ähnliche Fertilitätsverhältnisse feststellte, wie sie bei *C. bulb.* bestehen, macht für die Entstehung der Sterilität bei dieser Art folgende Annahme: *Ranunculus Ficaria* ist eine jener Frühlingspflanzen, die ihren Standort im Waldschatten haben, wo Insektenbesuch spärlich ist. Zudem sind diese Pflanzen starken Temperaturschwankungen unterworfen, die die Fruchtbildung häufig hemmen. Bestäubung war daher ziemlich selten, der Nahrungsstrom, der zur Ausbildung der Samen bestimmt war, wurde dort überflüssig und wurde zur Bildung von Brutknospen verwendet. Die Neigung zur Leitung der Assimilate zu den Blattachseln, wo die Bulbille sich fanden, wurde erblich fixiert, so daß diese Leitung auch stattfand, wenn normale Fortpflanzungsbedingungen vorhanden gewesen wären. Dadurch entstand eine Schwächung des Embryosackes und eine Reduktion desselben, parallel damit erfolgte auch eine Reduktion in der Pollenentwicklung. Sie nimmt ferner an, daß die Rückbildung bei dieser Art noch keineswegs am Ende angelangt sei, sondern daß nach und nach noch eine weitere Reduktion der geschlechtlichen Fortpflanzung erfolge. Wenn wir versuchen, diese Annahme auf *C. bulb.* auszudehnen, so stoßen wir auf Schwierigkeiten.

Die verwandten Arten leben unter ganz ähnlichen Bedingungen, insbesondere ist *C. pol.* noch stärker an den Waldesschatten gebunden als *C. bulb.*, und sie blüht zudem noch 3—4 Wochen früher als diese Art. Es sind aber keine Anzeichen vorhanden, daß diese Arten durch diese Lebensbedingungen stark gehemmt werden, die Fruchtbildung kann auch an stark schattigen Stellen über 50 % erreichen. Im weiteren ist dieser Annahme, daß die Sterilität bei *Ranunculus Ficaria* infolge der Witterungseinflüsse und des mangelnden Insektenbesuches nicht ausreichend war, um die Erhaltung der Art zu sichern, entgegenzuhalten, daß zu jener Zeit eine ganze Reihe von Waldpflanzen blühen, die keine besonderen Einrichtungen zu ausgiebiger ungeschlechtlicher Vermehrung besitzen und die dennoch dauernd lebensfähig sind. Ich verweise nur auf einige Begleitpflanzen von *C. bulb.*, die gleichzeitig oder noch früher blühen, wie *Anemone nemorosa* L., *Corydalis cava* (Miller) Schw. u. K. usw.

Die Annahme, daß die Sterilität von *C. bulb.* durch äußere Einflüsse verursacht wurde, setzt voraus, daß solche erworbenen Eigenschaften auch erblich fixiert werden. Es sind aber bis heute keine Fälle bekannt, wo die Vererbung von durch direkte Anpassung erworbenen Eigenschaften einwandfrei festgestellt wurde.

Die bisherigen Beobachtungen sprechen daher durchaus nicht für die Annahme, daß die Sterilität von *C. bulb.* durch äußere Einflüsse verursacht wurde. Diese Annahme gibt uns auch keine Erklärung über die Entstehung der bei *C. bulb.* im Vergleich zu anderen Arten verdoppelten Chromosomenzahl. Doch läßt sich die Frage einer Beeinflussung der Fertilität bei *C. bulb.* durch äußere Faktoren auf Grund der vorliegenden Beobachtungen nicht eindeutig entscheiden.

2. Verminderung der Fertilität von *C. bulbifera* als Folge einer Änderung der Chromosomenzahl?

C. bulb. besitzt gegenüber den drei übrigen untersuchten Arten die doppelte Chromosomenzahl. Ähnliche Verhältnisse finden sich in manchen anderen Gattungen, ohne daß damit eine Schwächung der Fertilität verbunden wäre. Ich erwähne nur das bekannte Beispiel von *Drosera longifolia*, die gegenüber *D. rotundifolia* die doppelte Chromosomenzahl aufweist (Rosenberg 1909). Weitere Beispiele finden sich bei Tischler (1916), Ishikawa (1916) und Holmgreen (1919, p. 32). Für unseren Fall interessiert uns besonders das Beispiel von *Saxifraga granulata*, einer Pflanze mit Brutknospen und normaler geschlechtlicher Vermehrung. Ihre Chromosomenzahl ist

nach Juel (1907) im Gametophyten „mehr als 30 Chromosomen“, während *Saxifraga sponhemica* nach L. Pace (1912) haploid ca. 15 Chromosomen aufweist. Oft aber weisen Arten, welche gegenüber verwandten Spezies die doppelte Chromosomenzahl besitzen, Hemmungen in der sexuellen Sphäre auf. Ich verweise dafür auf die Zusammenstellung bei Ernst (1918, p. 321). Da für einen Teil dieser Arten aber ebenfalls hybrider Ursprung als Ursache der Chromosomenverdoppelung und der Schwächung der geschlechtlichen Vermehrung vermutet wird, lassen sie sich hier nicht zur Erklärung heranziehen. Die beiden interessantesten Beispiele unter diesen Formen sind wohl die *Gigas*formen von *Oenothera Lamarckiana* und von *Primula sinensis* (Zusammenfassung der Entstehungsgeschichte bei Ernst, 1918, p. 335). Beides sind Formen mit verdoppelter Chromosomenzahl und stark geschwächter Fertilität, deren Entstehung aus Arten mit einfachem Chromosomensatz beobachtet wurde. Da aber der homozygote Charakter der Ausgangsformen nicht sicher ist, fallen auch diese Gruppen eher unter die nächste Kategorie. Rosenberg (1920, p. 322) gibt an, daß er in der Wurzel eines Keimlings von *Crepis virens* 12 Chromosomen fand, während diese Art sonst nur deren sechs aufweist. Er nimmt an, daß diese Pflanze „als durch eine Art Mutation entstanden“ aufzufassen ist. Doch ist der Vorgang der Entstehung der doppelten Chromosomenzahl nicht bekannt. Anscheinend entstand die doppelte Chromosomenzahl hier durch eine Längsspaltung der Chromosomen, denn es finden sich genau die gleichen drei Chromosomenformen wie bei den Individuen mit einfachem Chromosomensatz, nur ist von jeder Form die doppelte Anzahl da. Da der Keimling selbst aber zu grunde ging, haben wir keine Anhaltspunkte, welchen Einfluß die doppelte Chromosomenzahl auf Gestalt und Fertilität der Pflanzen gehabt hätte.

Anders ist es mit den von Winkler erzeugten *Gigas*formen von *Solanum nigrum* und *Solanum Lycopersicum*. Wir wissen aus den Angaben Winklers (1916), daß diese Formen aus den Stammarten auf ungeschlechtlichem Wege entstanden sind, durch eine noch nicht völlig abgeklärte Verdoppelung der Chromosomenzahl. Heterozygotische Einflüsse der Elternarten sind hier ausgeschlossen. Es sind im Sinne Winklers (1920, p. 165) homogenomatisch tetraploide Formen. Die *Gigas*formen beider Arten sind in hohem Grade steril. In diesem Falle wurde also durch die Verdoppelung der Chromosomenzahl eine Hemmung der geschlechtlichen Vermehrung bewirkt. Daher ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen,

daß auch bei *C. bulb.* die erhöhte Chromosomenzahl Ursache der verminderten Fertilität sein könnte. Darüber, wie diese Chromosomenverdopplung aber vor sich gegangen sein könnte, fehlen uns jede Anhaltspunkte.

Wenn wir die Chromosomenverdopplung als Ursache der partiellen Fertilität von *C. bulb.* betrachten, fällt es uns leicht, Schlüsse über die vermutliche Stammform von *C. bulb.* zu ziehen. Die Gigasformen der *Solanum*-arten zeigen im wesentlichen die Gestalt der Ausgangsform, nur sind die einzelnen Organe und auch die Zellelemente etwas größer. Wenn wir auch für *C. bulb.* annehmen, daß sie im Vergleich zu der anderen Form tetraploid homogenomatisch sei, so müßte sie aus einer etwas kleineren Form entstanden sein, die bei den Teilungen im Pollenkorn nur 24 Chromosomen aufwies. Diese Form besaß wahrscheinlich die Fähigkeit zur obligaten Bulbillenbildung noch nicht, denn sonst müßten wir wohl auch heute diese diploide Form mit ungeschwächter Fertilität noch vorfinden. Es ist dies aber wenig wahrscheinlich, die bisher bekannten Befunde über die Fertilität von *C. bulb.* sprechen dagegen. Eine Vergleichung der Zellelemente bei *C. bulb.* zeigt, daß sie im Durchschnitt eher kleiner sind als bei den drei übrigen untersuchten Arten. Von den heute lebenden Arten steht, wie Herbarexemplare zeigen, *C. quinquefolia* unserer Art am nächsten. Blüten, Blatt- und Rhizomform stimmen ziemlich überein, auch besitzt *C. quinquefolia* die Fähigkeit, unter ungünstigen Bedingungen Bulbillen in den Blattachseln zu bilden. Wesentliche Abweichungen zeigen sich in der Größe der Früchte (die wohl nicht nur auf die Verschiedenheit der Samenzahl zurückgeführt werden können), und in der Beblätterung des oberen Stengelteiles bei *C. bulb.* *C. quinquefolia* lebt heute in Kleinasien, im Kaukasus und in Südrussland bis in die Ukraine.

Wenn wir die obigen Ausführungen überblicken, zeigt es sich, daß noch zu wenig Beobachtungen vorliegen, welche die Entstehung der erhöhten Chromosomenzahl bei *C. bulb.* durch Mutation einer anderen Form wahrscheinlich machen. Zudem ist der ganze Fragenkomplex der Entstehung und Bedeutung der Verschiedenheit der Chromosomenzahl innerhalb derselben Gattung bei normalgeschlechtlichen Pflanzen noch vollständig unabgeklärt, so daß weitere Erörterungen dieser Annahme zu keinem eindeutigen Resultate führen.

3. Hybrider Ursprung als Ursache der verminderten Fertilität von *C. bulbifera*.

Der vorliegenden Untersuchung lag die Frage zugrunde, ob die weitgehende Sterilität bei *C. bulb.* durch hybriden Ursprung verursacht

wurde. Die meisten Ergebnisse wurden schon im Laufe der Untersuchung unter diesem Gesichtspunkte gewertet, so vor allem bei der Besprechung der geographischen Verbreitung und bei der Vergleichung von *C. bulb.* mit den spontanen Dentariabastarden nach äußeren und zytologischen Merkmalen. Die geographische Verbreitung bereitet der Annahme eines hybriden Ursprungs bedeutende Schwierigkeiten, die gleichen oder ähnliche Schwierigkeiten stehen aber auch jeder anderen Erklärungsweise gegenüber, insbesondere auch der Annahme einer durch äußere Einflüsse hervorgerufenen, bleibenden Sterilität und der Annahme einer durch spontane Chromosomenverdoppelung bewirkten Hemmung der Fertilität. Die Vergleichung von *C. bulb.* mit den spontanen Bastarden ergab, daß beide Formen weitgehende Analogien in der Form der Abweichungen vom normalen Entwicklungsgang aufweisen. Die zytologische Untersuchung zeigte uns, daß die meisten dieser Ähnlichkeiten nicht ohne weiteres als Beweise für die Annahme einer hybriden Entstehung verwendet werden können, sondern daß sich diese Beobachtungen auch als Ausdrucksform einer durch andere Ursachen bewirkten Verminderung der Fertilität deuten lassen. Das würde voraussetzen, daß der Reaktionsverlauf bei jeder Hemmung der Fertilität derselbe ist, gleichgültig ob diese auf inneren oder äußeren Ursachen beruht. Die Prüfung der Frage, wie weit andere Einflüsse in Frage kommen, zeigte, daß sowohl äußere Ursachen, als auch Verdoppelung der Chromosomenzahl durch Mutation zwar nicht ausgeschlossen sind, aber doch wenig Wahrscheinlichkeit für sich haben. Die Annahme einer durch äußere Ursachen bewirkten Störung der geschlechtlichen Vermehrung kann die verdoppelte Chromosomenzahl nicht erklären. Ferner ist kein Fall bekannt, wo eine solche Störung, die durch äußere Ursachen bewirkt wurde, erblich fixiert wurde. Die Annahme, daß diese Chromosomenvermehrung durch Mutation auftrat, ohne Beziehung zu einem heterozygotischen Ursprung von *C. bulb.* bereitet insofern Schwierigkeiten, als wir nicht wissen, wie die erhöhten Chromosomenzahlen in Gattungen mit normaler geschlechtlicher Fortpflanzung entstanden. Bei Annahme eines hybriden Ursprungs von *C. bulb.* läßt sich die verdoppelte Chromosomenzahl auf Grund experimentell erhaltener Resultate bei anderen Pflanzen leichter verstehen. Wie ich schon andeutete, liegt für die Gigasformen von *Oenothera Lamarckiana* und von *Primula sinensis* die Annahme nahe, daß für ihre Entstehung indirekt heterozygotische Einflüsse in Frage kommen. Ein sicheres Beispiel für die Verdoppelung der Chromosomenzahl als Folge eines hybriden Ursprungs ist *Primula Kewensis*. Zudem

zeigt diese Bastardform weitgehende Sterilität. Über die Entstehungsgeschichte dieses Bastardes geben uns die Arbeiten von L. Digby (1912) und von C. Pellew und F. M. Durham (1916) Aufschluß. Eine Zusammenfassung dieser Arbeiten findet sich bei Ernst (1918, p. 332 u. 398). Für die Vergleichung mit *C. bulb.* ist vor allem die Feststellung wichtig, daß *P. Kewensis* ein konstanter Artbastard mit geschwächter Fertilität und verdoppelter Chromosomenzahl ist. Auch bei *C. bulb.* finden wir keine wesentlichen Abweichungen, so daß wir diese Art als konstant betrachten müssen. Farmer und Digby (1914) berechneten das Gesamtvolumen aller Chromosomen der diploiden und der tetraploiden *P. Kewensis*. Sie fanden, daß die Gesamtvolumen ziemlich genau übereinstimmen, so daß also die Chromatinmasse bei beiden Formen genau dieselbe ist. Die Zell- und Kerngröße ist bei *P. Kewensis-gigas* größer als bei der *P. Kewensis*-typus. Die beiden Autoren schließen daraus, daß die Verdoppelung der Chromosomenzahl durch eine Spaltung der Chromosomen erfolgt sei. Nun sind bei *C. bulb.*, wo wir 48 Chromosomen haben, die Chromosomen bedeutend kleiner als bei den Arten mit 24 Chromosomen. In der Größe der Zellen und Kerne besteht kein bedeutender Unterschied, doch sind diejenigen von *C. bulb.* eher kleiner. Messungen habe ich keine ausgeführt. Es könnte also auch hier eine ähnliche Beziehung der Chromatinmasse bestehen, doch wissen wir über die Elternarten nichts sicheres. Die Verdoppelung könnte aber sehr wohl ähnlich vor sich gegangen sein wie bei *P. Kewensis*.

Schmetterlingsbastarde mit verdoppelter Chromosomenzahl beschreibt Federley (1913, 1914, 1915 a, b, 1916). Ihre Zellen enthalten zum Teil die vollständigen Chromosomensätze der beiden Eltern, indem vor der Reduktionsteilung keine Vereinigung der Chromosomen der beiden Eltern auftrat, es wurden einfache Äquationsteilungen durchgeführt. Zum Teil zeigten sich dabei starke Störungen, welche die Teilungen zur Bildung der Spermatozoen vollständig verhinderten. In anderen Fällen wurden aber äußerlich normale Spermatozoen gebildet, die zur Rückkreuzung mit den Eltern befähigt waren.

Auf welche Weise die Chromosomenverdoppelung bei *C. bulb.* im Gefolge einer hybriden Entstehung vor sich ging, läßt sich nicht feststellen, die angeführten Beispiele zeigen aber, daß durch Bastardierung eine Erhöhung der Chromosomenzahl stattfinden kann. Es werden dabei zugleich Fertilitätshemmung, Chromosomenverdoppelung und Konstanz erklärt, und zudem ist das Fehlen einer *C. bulb.* im Habitus ähnlichen, mit einfachem Chromosomensatz versehenen Art verständlich,

was bei der Annahme einer Chromosomenverdoppelung durch Mutation Schwierigkeiten bereitet.

Wenn auch unter den besprochenen Möglichkeiten die meisten Gründe zugunsten der Annahme eines hybriden Ursprungs sprechen, dürfen wir doch die vorhandenen Schwierigkeiten nicht außer acht lassen. Die heute bekannten *Dentaria*-bastarde besitzen alle intermediäre Gestalt. Versuchen wir auf Grund dieser Beobachtungen zwei der heutigen Arten als Elternarten von *C. bulb.* zu betrachten, so bietet uns in allen Fällen die Beblätterung des oberen Stengelteiles Schwierigkeiten, wir müssen diese Blätter als Neubildungen infolge des hybriden Ursprunges bezeichnen. Die spontanen Bastarde weisen genau die gleiche Chromosomenzahl auf, wie die Elternarten. Wir müssen daher für *C. bulb.* annehmen, daß hier besondere Bedingungen bei der Bastardierung in Betracht kamen, ähnlich wie dies bei der Entstehung von *Primula Kewensis* der Fall war. Ähnlich wie bei *P. Kewensis* wäre auch bei *C. bulb.* mit der Verdoppelung der Chromosomenzahl eine Konstanz der Form aufgetreten. Durch diese besonderen Bedingungen wurden vielleicht gerade die Abweichungen im Habitus gegenüber einer intermediären Gestalt bewirkt, in Form einer Streckung des Blütenstandes, als besondere Form des Luxurierens. Es besteht auch die Möglichkeit, daß die Elternarten von *C. bulb.* heute nicht mehr existieren, dann wären Versuche zur Neuerzeugung natürlich aussichtslos. Ferner könnte *C. bulb.* auch ein Bastard zwischen einer *Dentaria*-art und einer nicht der Sektion *Dentaria* angehörenden *Cardamine*-art sein. Versuche, Bastarde zwischen solchen Arten zu erhalten, wurden noch nicht systematisch durchgeführt.

Der strenge Beweis, daß *C. bulb.* hybriden Ursprunges ist, ließe sich nur durch Neuerzeugung dieser Form durch Kreuzungsversuche führen. Es besteht wenig Aussicht, daß dies gelingen wird, besonders wenn wir bedenken, daß eine solche Form auch im Gefolge häufiger Kreuzungen zwischen den Elternarten wahrscheinlich nur vereinzelt entstehen wird. Ich verweise auch hier auf *Primula Kewensis*. Nicht jede Kreuzung von *Primula verticillata* \times *floribunda* liefert einen tetraploiden Bastard, dieser tritt nur selten auf. Zudem entstand das erste beobachtete Exemplar nicht direkt in der F_1 -Generation, sondern erst nach längerer Zeit aus der mit einfachem Chromosomensatz versehenen sterilen F_1 -Generation durch Selbstbestäubung.

Wenn also die Wahrscheinlichkeit für das Gelingen der Neuerzeugung von *C. bulb.* als Bastard zwischen jetzt noch lebenden Arten auch nicht sehr groß ist, so darf doch damit gerechnet werden, daß

aus ausgedehnten Kreuzungen zwischen den verschiedenen *Dentaria*-arten Formen hervorgehen, die ähnliche Merkmale besitzen, wie diejenigen, die *C. bulb.* von den bisher bekannten spontanen Bastarden oder übrigen *Dentaria*-arten unterscheiden. Die bisherigen Versuche wurden erst mit drei Arten unternommen, sie sollen auch mit weiteren Arten, vor allem mit *C. glandulosa* und *C. quinquefolia* fortgesetzt werden, sobald die Verhältnisse die Beschaffung von Versuchspflanzen ermöglichen.

Die vorliegende Arbeit macht keinen Anspruch darauf, die gestellte Frage eindeutig zu beantworten. Sie gibt aber durch die Vergleichung mit den spontanen *Dentaria*-bastarden der Annahme einer hybriden Entstehung von *C. bulb.* einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit und läßt hoffen, daß sie mit anderen, die von ähnlichen Gesichtspunkten aus unternommen werden, uns einen Schritt vorwärts bringe auf dem Wege zur Erkenntnis der Entstehung der Mannigfaltigkeit der Lebewesen.

Verzeichnis der zitierten Arbeiten.

- Baur, E., (1919), Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, 3. u. 4. Aufl., Berlin 1919.
- Calestani, V., (1908), Sulla classificazione delle crocifere italiane. Nuovo Giornale botanico italiano 1908, Nuovo Serie, Vol. XV, p. 355—390.
- Candolle, A. P. de, (1821), Regni vegetabilis systema naturale 1821, Bd. II.
- Darwin, Ch., (1877), Die verschiedenen Blütenformen bei Pflanzen derselben Art. Übers. v. J. V. Carus, Stuttgart 1877.
- Digby, L., (1912), The cytology of *Primula Kewensis* and of other related *Primula* Hybrids. Ann. of Botany 1912, Vol. XXVI, p. 357—388, 4 Taf.
- Ernst A., (1918), Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreiche. Jena 1918, 666 S., 2 Taf., 172 Fig.
- Farmer, J. B. und Digby, L., (1914), On dimensions of chromosomes considered in relation to phylogeny. Phil. Transact. roy. Soc., London 1914, Vol. CCV, p. 1—25, 2 Taf., 14 Kurv.
- Federley, H., (1913), Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra*, sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. IX, p. 1—110, Taf. 1—4.
- (1914), Ein Beitrag zur Kenntnis der Spermatogenese bei Mischlingen zwischen Eltern verschiedener systematischer Verwandtschaft. Oefversigt of Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar, 1913—1914, Bd. LVI, Afd. A. No. 13, 28 S., 12 Fig.
- (1915 a), Chromosomenstudien an Mischlingen. I. Die Chromosomenkonjugation bei der Gametogenese von *Smerinthus populi* var. *austanti* \times *populi*. Ein Beitrag zur Frage der Chromosomenindividualität und der Gametenreinheit, 1914—1915, 1. c. Bd. LVII, Afd. A. No. 26, 36 S., 5 Fig.

- Federley, H., (1915 b), Chromosomenstudien an Mischlingen. II. Die Spermatogenese des Bastardes *Dicranura erminea* ♀ × *D. vinula* ♂, 1915—1916, 1. c. Bd. LVII, Afd. A. No. 30, 26 S., 10 Fig.
- (1915), Chromosomenstudien an Mischlingen. III. Die Spermatogenese des Bastardes *Chaerocampa porcellus* ♀ × *elpenor* ♂, 1915—1916, 1. c. Bd. LVIII, Afd. A. No. 12, 17 S., 4 Fig.
- Fischer, H., (1919), A. Ernst: Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Bücherbesprechung in der Naturw. Wochenschrift, Jena 1919, N. F. Bd. XVIII, p. 773—775.
- Focke, W. O., (1890), Versuche und Beobachtungen über Kreuzung und Fruchtansatz bei Blütenpflanzen. Abhandl. d. naturw. Vereins Bremen, 1890, Bd. XI, p. 413—422.
- Gates, R. R. and Godspeed, T. H., (1916), Pollen sterility in relation to crossing. Science 1916, N. S. p. 859—861.
- Glück, H., (1911), Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena 1911.
- Günthart, A., (1917), Über die Entwicklung und Entwicklungsmechanik der Cruciferenblüte und ihre Funktion unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. Beihefte zum Botan. Zentralblatt, 1917, Bd. XXXV, Abt. I, p. 60—170.
- Hannig, E., (1904), Zur Physiologie pflanzlicher Embryonen. I. Über die Kultur von Cruciferen-Embryonen außerhalb des Embryosackes. Bot. Zeitung, 1904, Bd. LXII, p. 45—80, 1 Taf.
- (1906), Über das Zustandekommen der Lagerung der Keimlinge bei den Cruciferen-Embryonen. Bot. Zeitung, 1906, Bd. LXIV, p. 1—14.
- Hegi, G.; (1919), Illustrierte Flora von Mittel-Europa. München 1919, Bd. IV.
- Hildebrand, F., (1881), Vergleichende Untersuchungen über die Saftdrüsen der Cruciferen. Jahrbüch. f. wiss. Botanik, v. N. Pringsheim, 1879—1881, Bd. XII, p. 10—40, 1. Taf.
- Holmgreen, J., (1919), Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. Kungl. svenska Vetenskapsak. Handlingar, 1919, Bd. LIX, Nr. 7, p. 1—118.
- Jencić, A., (1900), Untersuchung des Pollens hybrider Pflanzen. Österr. bot. Zeitschr., 50. Jahrg., 1900, 15 S.
- Jost, L., (1913), Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. Jena 1913.
- Ishikawa, M., (1916), List of the number of Chromosomes. The botanical Magazine, 1916, Vol. XXX, p. 404—448, 32 Textfig.
- Juel, H. O., (1907), Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. Nova Acta r. Soc. Sc. Upsaliensis 1907, IV. S., Bd. I, p. 1—41, 4 Taf.
- Kägi, H., (1915), Die Arten der Sektion *Dentaria* des Zürcher Oberlandes. 12. Bericht d. Zürch. Botan. Gesellschaft, 1911—1914, 15 S., Zürich 1915.
- Kerner v. Marilaun, A., (1891), Pflanzenleben, Leipz. u. Wien 1891, Bd. II.
- Kindler, Th., (1914), Gametophyt und Fruchtansatz bei *Ficaria ranunculoides*. Österr. bot. Zeitschr., 1914, Bd. LXIV, p. 73—85.
- Kirchner, O., (1900), Mitteilungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blüten. Jahreshefte d. Vereins f. vaterländ. Naturkunde in Württemberg. Stuttgart 1900, Bd. LVI, p. 347—384.

- Klein, J., (1901), Staminodienartige Bildungen bei *Dentaria bulbifera*. Ber. d. deutschen bot. Gesellschaft, 1901, Bd. XIX, p. 421—428, 1 Taf.
- Knuth, P., (1896), Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1896, Bd. II, 697 S.
- Laibach, F., (1907), Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beihefte z. bot. Zentralblatt, 1907, Bd. XXII, I, p. 191—210, 1 Taf.
- Lehmann, E., (1918), Über reziproke Bastarde zwischen *Epilobium roseum* und *parviflorum*. Zeitschr. f. Botanik, 1918, Bd. X, p. 503—511, 7 Fig.
- (1919), Weitere *Epilobium*-Kreuzungen. Vorläufige Mitteilung. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, 1919, Bd. XXXVII, p. 347—357, 6 Fig.
- Lindemuth, H., (1896), Über Samenbildung an abgeschnittenen Blütenständen einiger sonst steriler Pflanzenarten. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1896, Bd. XIV p. 244—246.
- Linné, C., (1737), Hortus Cliffortianus, 1737.
- Pace, L., (1912), Parnassia and some allied genera. Bot. Gazette 1912, Vol. LIV, p. 306—329, 4 Taf.
- Parlatore, (1890), Flora italiana, Florenz, undatiert, ca. 1890, Vol. IX.
- Pellew, C. and Durham, F. M., (1916), The genetic behaviour of the hybrid *Primula Kewensis*, and its allies. Journ. of Genetics, 1916, Vol. V, p. 159—182, 7 Taf.
- Peter, J., (1920), Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceen. Diss. Halle, Wittenberg 1920.
- Reichenbach, L., (1838), Deutschlands Flora. Leipzig 1837—1838, Bd. XLI.
- Renner, O. und Kupper, W., (1921), Artkreuzungen in der Gattung *Epilobium*. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1921, Bd. XXXIX, p. 201—206.
- Rickli, M., (1917), *Cardamine pratensis* L. als arktische Pflanze. 13. Bericht d. Zürcher bot. Gesellsch. 1915—1917, p. 46—50.
- Rosenberg, O., (1909), Zytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* \times *rotundifolia*. K. Svenska Vetenskaps. Akad. Handlingar. 1909, Bd. XLIII, No. 11, 64 S., 4 Tafeln u. 33 Textfig.
- (1920), Weitere Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse in *Crepis*. Svensk. Bot. Tidskrift. 1921, Bd. XIV, p. 319—326, 5 Fig.
- Schinz, H. und Keller, R., (1909), Flora der Schweiz. 3. Aufl. Zürich 1909.
- Schmid, E., (1919), Die Gattung *Dentaria*, in Hegi: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. IV, p. 321—333.
- Schulz, O. E., (1903), Monographie der Gattung *Cardamine*. Botanische Jahrbücher v. A. Engler, 1903, Bd. XXXII, p. 280—623, 4 Taf.
- Solms-Laubach, H., (1906), Cruciferenstudien. 4. Die Varianten der Embryolage. Bot. Zeitung, 64. Jahrg. I. Teil, 1906, p. 15—42, 1 Taf.
- Strasburger, E. und Körnicke, M., (1913), Das botanische Praktikum, Jena 1913.
- Tischler, G., (1906), Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. Jahrb. f. wiss. Botanik, 1906, Bd. XLII, p. 545—578, 1 Taf.
- (1908), Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellforsch., 1908, Bd. I, p. 33—151, 120 Textfig.
- (1916), Chromosomenzahl, -Form und -Individualität. Progressus rei botanicae, 1916, Bd. V, p. 164—284.
- Vandendries, R., (1909), Contribution à l'histoire du développement des Crucifères. La Cellule, 1909, Tom. XXV, p. 413—459, 1 Taf.

- Vandendries, R., (1912), Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les Crucifères. II. L'archesporium dans le genre „*Cardamine*“. *La Cellule*, 1912, Tom. XXVIII, p. 215—224, 1 Taf.
- Vries, E. de, (1919), Versuche über die Frucht- und Samenbildung bei Artkreuzungen in der Gattung *Primula*. *Diss. Zürich*, 1919.
- Warming, E., (1877), Smaa biologiske og morfologiske Bidrag. I *Dentaria bulbifera*. *Botanisk Tidsskrift*, 1876—1877, Bd. III, I. Teil, p. 84—90, 1 Taf.
- Wichura, (1865), Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich. *Breslau* 1865.
- Winkler, A., (1878), Die Keimpflanze der *Dentaria pinnata* Lmk. *Flora*, 61. Jahrg., 1878, p. 513—516.
- (1882), Die Keimpflanze der *Dentaria digitata* Lmk. *Flora*, 65. Jahrg. 1882, p. 275—277.
- (1893), Bemerkungen über die Keimpflanze der *Dentaria bulbifera* Lmk. *Verhandl. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenburg*, 1893, 35. Jahrg., p. 42—43.
- Winkler, H., (1908), Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. *Progressus rei botanicae*, 1908, Bd. II, p. 293—454.
- (1916), Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Zeitschr. f. Botanik*, 1916, Bd. VIII, p. 417—531, 17 Textfig., 3 Taf.
- (1920), Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis. *Jena*, 1920.

Verzeichnis der Tafelfiguren.

(Wo nichts besonderes vermerkt wurde, ist die Vergrößerung 1:2200).

Tafel XI.

Übersichtskarte über die Verbreitung der europäischen Arten der Sektion *Dentaria*.

Tafel XII.

1. *C. pentaphylla*, Pollenmutterzelle. Äquatorialplatte der Reduktionsteilung.
24 Chromosomen.
2. „ Dyaster d. Reduktionsteilung. Untere Platte etwas seitlich verschoben.
3. „ Äquationsteilung.
4. „ „
5. Pollenkorn. Bildung d. progamen Kerns.
6. „ Somatiche Teilung aus dem Griffelgewebe.
7. *C. polypylla*, Pollenmutterzelle. Äquatorialplatte der Reduktionsteilung.
24 Chromosomen.
8. „ Äquationsteilung.
9. „ Somatiche Teilung.
10. *C. pinnata*. .. „ Reduktionsteil., Tochterplatte. Die untere wurde weggelassen.
11. „ Äquationsteilung.

12. *C. bulbifera*, Pollenmutterzelle: Diakinesestadium. 2000/1.
 13. " " Reduktionsteilung, Äquatorialplatte 2000/1. 24 Chromosomen.
 14. " " Selbes Stadium. Chromosomen gelockert.
 15. " " Tochterplatten d. Reduktionsteilung. 2000/1.

Tafel XIII.

16. *C. bulbifera*, Pollenmutterzelle. Äquationsteilung. 2000/1.
 17. " " Selbes Stadium.
 18. *C. pentaphylla* \times *polyphylla*. Oberseetal. Pollenmutterzelle. Reduktionsteil. Äquatorialplatte.
 19. " Zürcher Oberland. Selbes Stadium.
 20. " Buchs. Pollenmutterzelle. Reduktionsteilung.
 21. " Oberseetal. Pollenmutterzelle. Äquationsteilung.
 22. " Buchs. Äquationsteilung. Tochterplatte. Unt. weggelassen.
 23. " " Abnormales Stadium der 2. Teilung.
 24. " " Abnormale Interkinesis-kerne.
 25. " " Abnormale Äquations-teilung. 3 Spindeln.
 26. " " Äquationsteilung mit 4 Spindeln.
 27. " " 8kernige „Tetrade“.
 28. " " "
 29. " Zürcher Oberland. Störung nach der Bildung der generativen Zelle