Die Apogamie der Eualchimillen
und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel I—IV.

Die so überaus wichtige Arbeit von Sv. Murbeck über „parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchimilla*“ [1]) gab die Anregung zu der vorliegenden Untersuchung. Denn Murbecks Figuren schienen mir auch noch eine andere Deutung als die von ihm gegebene zuzulassen, und seine Schilderungen einer Ergänzung zu bedürfen.

Um der Aufgabe, die ich mir stellte, zu genügen, mußte meine Untersuchung sich über eine möglichst große Zahl von Arten aus der Sektion *Eualchimilla* erstrecken. Auch *Alchimilla arvensis* aus der Untergattung *Aphanes*, außereuropäische Alchimillen, sowie Vertreter der Gattung *Rubus* und *Rosa* wurden zum Vergleich herangezogen.

Die beiden wichtigsten Ergebnisse der Murbeckschen Arbeit, die Befunde nämlich, daß das Ei der Eualchimillen ohne Befruchtung einen Keim bildet, und daß der Entstehung des Eies eine Reduktion der Chromosomenzahl nicht vorausgeht, haben in meinen Untersuchungen ihre Bestätigung gefunden. Hingegen bin ich über den Ursprung des Embryosacks der apogamen Alchimillen zu einem anderen Ergebnis als Murbeck gelangt, womit auch meine Beurteilung des Wesens des Keimbildung jener Alchimillen von der seinigen abweicht. Außerdem haben sich auch neue, wie wir scheint, nicht unwichtige Tatsachen aus meinen Untersuchungen ergeben.

---

1) Lunds Universitets Årsskrift, Bd. 36, Afdeln. 2, No. 7. Kongl. Fysiografiska Sällskapets Handlingar, Bd. 11, No. 7, 1901.

Ein in seiner Art einziges Material an europäischen Eualchimillen stellte mir Herr Robert Buser, Konservator des de Candolleschen Herbars, zur Verfügung, wofür ich ihm den größten Dank schulde. Herr Buser hat sich um die Kenntnis der formenreichen Untergattung *Eualchimilla* ganz hervorragende Verdienste erworben. Die Ergebnisse seiner Beobachtungen stellte er seit 1891 in einer Reihe von Aufsätzen[1]) zusammen, zuletzt am eingehendsten in dem von Henri Jaccard veröffentlichten „Catalogue de la Flore Valaisanne“[2]). Herr R. Buser kultiviert die von ihm unterschiedenen Eualchimillen in seinem Garten, um sie auf die Konstanz ihrer Merkmale zu prüfen. Auf Grund seiner langjährigen Erfahrungen teilt er alle Eualchimillen in *Pentaphyllae*, *Alpinae* und *Vulgares* und die *Vulgares* in die Untergruppen *Pubescentes*, *Splendentes*, *Calicinae* und *Eu-Vulgares* ein. Aus allen diesen Sektionen sandte er mir lebende Stöcke mit Erdballen zu, die jetzt in unserm Garten gedeihen; außerdem erhielt ich von ihm zu wiederholten Malen abgeschnittene Blütenstände zahlreicher Eualchimillen in verschiedenem Entwicklungszustand; endlich hatte Herr Buser auch die Güte Material von zwei subnivalen Arten an deren natürlichem Standorte für mich in Alkohol-Essigsäure einzulegen.

Die Zahl der Arten, die ich dank dem Entgegenkommen des Herrn Buser schließlich untersuchen konnte, betrug über vierzig. Es handelte sich dabei um Arten; die nach der Jordanschen und H. de Vriesschen Auffassung als elementare Arten zu bezeichnen wären[3]). So kommt es, daß John Briquet, der die Eualchimillen für Emile Burnats Flore des Alpes maritimes bearbeitet hat[4]), und der den Begriff der Art in dem weiteren, abstrakten Linnéschen Sinne faßt, sie nur als Varietäten gelten läßt, so sehr er sich im übrigen auch an die Buserschen Unterscheidungen hält. Daher R. Buser für Wallis über fünfzig Arten aufzählt, während John Briquet für die Seealpen sie in fünf Arten vereinigt, die den Buserschen Sektionen entsprechen. Auch in der Synopsis der mitteleuropäischen Flora von Paul Ascherson und

1) Vollständig aufgezählt durch John Briquet in Emile Burnats Flore des Alpes maritimes, Bd. III, 1899, Anm. p. 128.

2) Neue Denkschriften der Allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften, Bd. XXXIV, 1895, p. 104.

3) Vgl. bei H. de Vries „Die Mutationstheorie“ Bd. I, 1901, Mutabilität und Variabilität, p. 10 ff.

4) Bd. III, 1. Teil, 1899, p. 127.

Paul Graebner, die sich an Buser hält, bilden die Eualchimillen nur fünf Arten und werden in entsprechend viel Unterarten, Rassen und Abarten zerlegt[1]).

Mit welcher staunenswerten Sicherheit Herr Buser aber die von ihm unterschiedenen Arten wiedererkennt, davon war ich Zeuge auf einem Ausfluge, den ich mit Herrn Casimir de Candolle und ihm vor kurzem auf den Grand Salève bei Genf unternahm. Der 1304 m hohe Grand Salève bildet einen bevorzugten Standort für Eualchimillen. Er beherbergt nicht weniger als 31 Busersche Arten, davon 19 am Nordabhang und der oberen Weidefläche. Viele dieser Arten finden hier ihre nördliche Grenze. Sie wachsen vielfach untereinander, also unter genau den nämlichen Bedingungen, ohne ineinander überzugehen. Sie behalten ihre entscheidenden Merkmale auch unten im Buserschen Garten und nehmen nur einen bestimmten kulturellen Habitus dort an. Der nördlich von Genf gelegene, 1486 m hohe Bergrücken der Voirons hat nach R. Buser nur ungefähr 10 verschiedene Eualchimillen aufzuweisen.

Durch den von Murbeck erbrachten Nachweis, daß die Eualchimillen sich auf „parthenogenetischem“ Wege fortpflanzen, gewann das Problem ihrer Formenmannigfaltigkeit ein erhöhtes Interesse.

Ich habe alle mir zugänglichen Eualchimillen auf das Verhalten ihres Pollens untersucht. Das Ergebnis war kurz dieses, daß, mit Ausnahme weniger subnivaler Arten, den europäischen Eualchimillen normaler Pollen abgeht. Die Höhe der Entwicklung, welche die Pollenkörner im Einzelfalle erreichen, ist übrigens verschieden, ja bis zu einem gewissen Grade sogar verschieden an Stöcken derselben Art. Selbst die am besten ausgebildeten Pollenkörner der von Murbeck[2]) untersuchten Arten waren weder in entsprechenden Medien noch auf zugehörigen Narben zur Schlauchbildung zu bewegen. Mir selbst ist völlig normaler, funktionsfähiger Pollen bei europäischen Eualchimillen nur für einige subnivale Arten, die Murbeck nicht untersucht hat, bekannt geworden.

Murbeck fand im Bereich der von ihm untersuchten Arten die größte Menge verhältnismäßig gut ausgebildeter Pollenkörner bei *A. speciosa* Bus. und *alpestris* Schmidt vor. Er stellte ander-

1) Bd. VI, 1902, p. 386 ff.

2) a. a. O., p. 1, 7.

seits fest, daß bei *A. alpina* L., bei *A. sericata* Reichb. und bei einer unter der Bezeichnung *A. hybrida* L. im Lunder botanischen Garten kultivierten Pflanze[1]) aus der Gruppe der *Pubescentes* nicht selten schon ein Teil der Urmutterzellen desorganisiert werde, während die übrigen Mutterzellen zur Tetradenbildung schreiten. Dieser Vorgang scheine eben ein besonders kritisches Stadium der Entwicklung darzustellen, denn er bleibe in irgend einer Weise unvollständig. Nur wenigen Pollenkörnern gelinge es sich aus ihrer Mutterzelle zu befreien, um aber nicht einmal das Stadium zu erreichen, wo die Trennung in eine generative und vegetative sich vollzieht. Dann werde ihr Protoplast desorganisiert und höre ihr Wachstum auf. Die größeren Zellen, die der Inhalt einer Anthere aufweist, sollen meist Pollenmutterzellen sein, die vor ihrem Absterben auf das Mehrfache ihrer ursprünglichen Größe heranwuchsen. Bei *A. speciosa* Bus. und *alpestris* Schmidt sah Murbeck hingegen Tetradenbildung fast in jeder Mutterzelle erfolgen. Der größte Teil der Pollen starb hierauf freilich, ohne sich zu teilen, ab, doch ein kleinerer Teil führte die Sonderung in eine generative und vegetative Zelle aus und einzelne Pollenkörner erreichten schließlich ein Aussehen, daß man sie für keimfähig halten konnte.

Desorganisierten, aus Pollenmutterzellen, unfertigen Pollenkörnern und aus körniger Zwischenmasse bestehenden Inhalt fand ich selbst in den Pollensäcken von *Alchimilla intermedia* Clairville (= *A. helvetica* Brügger), *Vetteri* Bus.[2]), *rigida* Bus.[3]), *splendens* Christ, *lineata* Bus. und *micans* Bus. vor. Ganz besonders frühzeitig sah ich die Antheren von *A. Lapeyrousii* Bus.[4]) schrumpfen, einer Art, die wie *A. intermedia*, *Vetteri* und *rigida* zu den *Pubescentes* gehört; anderseits bringt es die zu den *Alpinae* gehörende *A. Hoppeana* Rchb. und die nivale *A. glaberrima* Schmidt (*A. fissa* Günth. et Schummel), die zu den *Calicinae* zählt, bis zur Bildung ansehnlicherer Pollenkörner, die aber meist durch grumöse Massen verklebt sind und aus den Pollensäcken nicht befreit werden. Der letzten Art nähern sich in ihrem Verhalten *A. con-*

---

1) Diese *A. hybrida* hort. Lund. ist nach R. Buser wahrscheinlich identisch mit *A. rigida* Bus.

2) Der Mutterstock stammt vom Monte Bondone, oberhalb Bordighera.

3) Eine in Gärten kultivierte kaukasische Art; wahrscheinlich = *A. hybrida* hort. Lund.

4) Vom französischen Zentralplateau und den Pyrenäen.

juncta Babington, unter den *Alpinae*, und *A. acutiloba* Steven[1]), unter den *Calicinae*. Bei *A. flexicaulis* Bus. *(Calicinae)*, *A. straminea* Bus. *(Eu-Vulgares)* findet man unvollkommen ausgebildete Pollenkörner in körnigen Massen eingebettet. Nicht viel anders verhalten sich auch *A. fallax* Bus. *(Calicinae)*, *firma* Bus. *(Calicinae)* und *rubristipula* Bus. *(Eu-Vulgares)*, sowie *pubescens* Lam. *(Pubescentes)*. Bei der eben genannten *A. firma* Bus. waren die klein verbliebenen Pollenkörner meist noch in Tetraden vereint. Eine in unserm Garten kultivierte Art, die Herr R. Buser als *Alchimilla leptoclada* Bus. *(Alpinae)* zu bestimmen die Güte hatte, bringt es nur in einzelnen Antheren zur Ausbildung größerer, freiliegender Pollenkörner, die auch dann aber keinen normalen Inhalt führen. Noch weiter steht die Entwicklung in den meisten Antheren eines Stockes zurück, der in unserm Garten als *A. alpina* L. bezeichnet ist und nach R. Buser auch die echte *A. alpina* L. darstellt, die im borealen Europa die einzige Form der Gruppe der *Alpinae* darstellt. Dementsprechend war auch das Verhalten der von Murbeck unter demselben Namen behandelten Pflanze. Ein in unserm System bisher als *Alchimilla vulgaris* L. kultivierter Stock, der nach R. Buser *A. speciosa* Bus. ist, führt zwar regelrecht fast alle seine Tetradenteilungen aus, hat aber schließlich auch nur abnorme Pollen aufzuweisen.

Alle die genannten Eualchimillen führen somit übereinstimmend minderwertigen Pollen, wenn auch der Grad seiner Verbildung abgestuft ist. Daß aber Stöcke derselben Art in ihrem Verhalten bis zu einem gewissen Grade voneinander abweichen, darf um so weniger Wunder nehmen, als ja auch die Antheren verschiedener Blüten desselben Stockes, und gelegentlich selbst die Antheren derselben Blüte, ungleichen Inhalt zeigen können. Im Resultat ist das belanglos, da auch der anscheinend beste Pollen in allen diesen Fällen funktionslos bleibt.

Ich stellte mir des weiteren die Aufgabe, in solchen Pollenmutterzellen von Eualchimillen, welche ihre Reduktionsteilung vollziehen, die Einzelheiten dieses Vorgangs zu verfolgen und die Zahl der Doppelchromosomen festzustellen, die in die Erscheinung tritt. So nur meinte ich sichere Anknüpfungspunkte für die Beurteilung

---

1) Als Ursprung dieser Pflanze gibt Herr R. Buser das Grenzgebiet zwischen Rumänien und Siebenbürgen, den Berg Czaplia, an. Die hier sonst angeführten Arten aus den Schweizer Alpen.

der Teilungsbilder in dem Archespor[1]) der Samenanlagen zu gewinnen.

In das Studium der Pollenbildung bei den Eualchimillen sollte mich aber zunächst die Untersuchung der nämlichen Verhältnisse bei der zum Subgenus *Aphanes* gehörenden *A. arvensis* (L.) Scop. einführen, einer Art, von der durch Sv. Murbeck[2]) bereits bekannt ist, daß sie normalen Pollen bildet und durch diesen befruchtet wird. Ich stellte in dem primären Kern der Pollenmutterzellen von *A. arvensis* das Vorhandensein von 16 Doppelchromosomen fest. Die gleiche Zahl hatte bereits Murbeck[3]) hier gefunden, sich zugleich auf die Zahlenbestimmung der Chromosomen bei dieser Art beschränkt. Die Doppelchromosomen der *Alchimilla arvensis* sind zu klein, als daß sie den Gegenstand eines eingehenden Studiums der Reduktionsteilung bilden könnten, doch darauf kam es in diesem Falle auch nicht an; daher auch als erstes Bild unter meinen Figuren die Darstellung jenes Stadiums dienen mag, das die Doppelchromosomen bereits an der Kernwandung verteilt zeigt (Fig. 1, Taf. I). Bei starker Vergrößerung kann man da die zu Paaren vereinigten, in den einzelnen Paaren entweder gleichlaufenden, oder Ringe, Schleifen, Y- und X-förmige Figuren bildenden Fäden unterscheiden und die Zahl der Paare unschwer sicherstellen. Im darauffolgenden Stadium der heterotypischen Kernspindel[4]) stellen sich diese zweiwertigen Chromosomen

1) Ich habe gegen diese Bezeichnung seinerzeit Einwand erhoben, um den ganzen Nachdruck auf die Zellen zu legen, in welchen die Reduktion der Chromosomenzahl erfolgt (Biol. Zentralbl. 1894, Bd. 14, p. 866). Diese Bezeichnung hat sich seitdem eingebürgert und nach der weiteren Motivierung, die sie durch Göbel (Organographie der Pflanzen 1898, p. 770) erfuhr, halte ich es nicht für angebracht, mich ihrem Gebrauch zu widersetzen.

2) a. a. O., p. 37.

3) a. a. O., p. 19.

4) Ich gebrauche, wie früher, so auch in dieser Arbeit die Bezeichnungen heterotypische Kernteilung und Reduktionsteilung, heterotypische Kernspindel und Reduktionsspindel als gleichbedeutend. Ich sehe mich veranlaßt, das hervorzuheben, weil Valentin Haecker (Heterotypische Teilung, Reduktion und andere zelltheoretische Begriffe, Zool. Anz., Bd. XXVIII, 1904, p. 39) neuerdings gegen Montgomery (Prof. Valentin Haeckers Critical Review on Bastardization and Formation of the sex Cells, Zool. Anz., Bd. XXVI, 1904, p. 632) geltend macht, diese Identifizierung wäre nicht zulässig. Es gäbe „heterotypische Teilungsformen mit typischen Chromosomenringen und Tonnenfiguren auch an solchen Stellen, an denen von einer Chromosomenreduktion keine Rede ist". Dagegen möchte ich meinerseits bemerken, daß „typische Chromosomenringe und Tonnenfiguren" durchaus nicht immer den Charakter jener Teilungsfigur bestimmen, die wir seit

als annähernd elliptische Gebilde dar (Fig. 2, Taf. I), und man kann sie wieder in der Polansicht, wenn auch nicht immer so sicher wie zuvor, abzählen (Fig. 4, Taf. I). Bei gleichmäßiger Verteilung dieser Elemente in der Kernplatte bekommt man ihrer vier bis fünf im optischen Längsschnitte zu sehen, während die in Vergleich gezogenen Kernspindeln benachbarter vegetativer Zellen, bei gleicher Ansicht, meist sechs bis sieben Chromosomen aufweisen (Fig. 6, Taf. I). Hieraus läßt sich in der Kernplatte der letztern auf eine größere Zahl von Chromosomen schließen, ihrer unter Umständen auch 32 in Polansichten unterscheiden. Die Elemente der vegetativen Kernspindeln sind kleiner als die der generativen, sie stellen gekrümmte Stäbchen dar, deren wahre Gestalt man übrigens nur annähernd sicherzustellen vermag.

Die Eualchimillen, die ich untersuchte, ergaben mir 32 zweiwertige Chromosomen in den Kernen der Pollenmutterzellen (Fig. 13, 14, Taf. I) und annähernd 64 einwertige Chromosomen in den vegetativen Zellen (Fig. 29*c*, Taf. II). Der optische Durchschnitt der Kernplatte, bei Längsansicht der Kernspindeln, wies dementprechend im Mittel sechs, beziehungsweise neun Elemente auf (Fig. 12, 14, 18*b*, Taf. I) Es sind das verhältnismäßig hohe Zahlen, denen bei den Dikotylen zu begegnen aber auf Grund bisheriger Erfahrungen nicht gerade überraschte. Der Unterschied der Chromosomenzahl gegen *A. arvensis* hat anderseits an sich auch nichts auffälliges. Hat doch auch O. Rosenberg[1]) für *Drosera rotundifolia* 10, für *D. longifolia* 20 Elemente in den generativen Kernen gezählt. Zuvor schon gab H. O. Juel[2]) für die vegetativen Kerne von *Antennaria dioica* etwa 24, von *A. alpina* ungefähr 40 Chromosomen an. Auch kann hier an *Ascaris megalocephala bivalens* und *univalens*, mit zwei bivalenten Chromosomen, beziehungsweise nur einem solchen Element, erinnert werden.

---

nunmehr sehr langen Jahren als die heterotypische im Pflanzenreich bezeichnen, daß es sich aber stets dabei um die Reduktionsteilung gehandelt hat. Daher es sich wohl empfehlen würde, auch weiterhin die Bezeichnung heterotypische Teilung in gleicher Bedeutung wie Reduktionsteilung zu brauchen, und für Teilungsbilder mit „Chromosomenringen und Tonnenfiguren", die keine Reduktionsteilungen sind, was mir aber überflüssig scheint, einen andern Namen zu bilden.

1) Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1903, p. 111).

2) Vgl. Untersuch. über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria* (K. Svenska Vet. Ak. Handlingar, Bd. XXXIII, 1900).

In allen Einzelheiten verfolgte ich sämtliche Teilungsstadien der Pollenmutterzellen bei der *Alchimilla speciosa* Bus., einer Pflanze, die wohl aus dem Orient stammt, jetzt viel in botanischen Gärten kultiviert wird, und von der ich über besonders reichliches Material verfügte. Dieselbe Pflanze wurde zu anderweitigen Untersuchungen auch von Murbeck verwendet. Für Teilungsstudien der Pollenmutterzellen anderer apogamer Arten dienten mir noch *A. splendens* Christ und die *A. leptoclada* Bus. aus unserer Alpenpartie, während auch noch andere Arten zum Vergleich herangezogen wurden.

Zunächst sei *Alchimilla speciosa* Bus. geschildert. Die Anlage des Archespors in ihren Antheren spielt sich in so übersichtlicher Weise ab, daß ich mir nicht versagen konnte, ein Bild des Vorganges unter meine Figuren aufzunehmen (Fig. 8. Taf. I). Die hypodermale Zellschicht teilt sich periklin und bildet so die primären Archesporzellen und die Schichtzellen. Erstere verdoppeln sich durch perikline Wände, um sofort oder nach nochmaliger Teilung die Pollenmutterzellen zu bilden. So auch treten perikline Wände in den Schichtzellen auf, um sie in drei Zellagen zu zerlegen, von denen die äußere bestimmt ist, die Faserschicht zu erzeugen, die nächst innere, zusammengedrückt zu werden, die innerste, Tapetenzellen zu bilden. Auch an den Seiten und der Innenfläche werden die Pollenmutterzellen von einer Tapete umhüllt, welche die angrenzenden Zellen liefern. Die Faserschicht bleibt übrigens nicht auf die Außenwände der Staubfächer beschränkt, sie setzt sich vielmehr in deren Umkreis fort, geht auf das Konnektiv über und springt auch in die Scheidewand vor, welche die beiden Fächer jeder Antherenhälfte trennt. In den Pollenmutterzellen stellt sich alsbald das Synapsisstadium (Fig. 9 und 10, Taf. I) ein, wobei auch die von mir vor kurzem geschilderten[1]) Gamosomenpaare unterscheidbar werden (Fig. 10, Taf. I). Auf jenem später folgenden Stadium, welches die Chromosomenpaare an der Kernwandung verteilt zeigt und für das ich die von V. Haecker vorgeschlagene Bezeichnung „Diakinese“ annehmen will[2]), läßt sich deren Zahl meist schon bestimmen (Fig. 11, Taf. I). Hierauf bildet sich die Kernspindel, und zwar mit annähernd sechs Elementen im optischen

1) Über Reduktionsteilung (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Bd. XVIII, 1904, p. 605).

2) Biolog. Zentralbl., Bd. XVII, 1897, p. 701, und Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre 1899, p. 101, 104.

Durchschnitt (Fig. 12, Taf. I), aus. Polansichten (Fig. 13, Taf. I) lassen mit voller Sicherheit die Zahl 32 für die Elemente dieser Kernplatte feststellen, und das gelingt auch bei den Kernplatten des zweiten Teilungsschrittes (Fig. 14, Taf. I). Auffällige Störungen in diesem Teilungsvorgange habe ich bei *Alchimilla speciosa* Bus. nicht oft gesehen. Meist gelingt es den jungen Pollenkörnern sich dann auch noch voneinander zu sondern, und sogar die Teilung in eine generative und eine vegetative Zelle auszuführen (Fig. 15, Taf. I). Ausnahmsweise fand ich bei dieser Art und auch anderen Arten die generative Zelle quergeteilt. In den darauffolgenden Stadien wuchsen die Pollenkörner nicht mehr normal, sie blieben klein und substanzarm. Einzelne schwollen auch wohl stärker an, doch ohne inhaltsreicher zu werden. — Mit wenigen Ausnahmen sah ich, wie schon erwähnt, in allen Antheren von *Alchimilla speciosa* die Vierteilung der Pollenmutterzellen sich vollziehen, wobei ich nicht den Eindruck hatte, daß dieser Vorgang auf besondere Schwierigkeiten stoße. Die Annahme von Murbeck, daß die Tetradenteilung ein kritisches Stadium der Entwicklung bei Alchimillen-Pollen bedeute, trifft demnach in so allgemeiner Fassung nicht zu. Nur ausnahmsweise war in der Tat schon eine Hemmung der Entwicklung mit Beginn der Tetradenbildung zu bemerken, die darin bestand, daß einzelne Mutterzellen noch die erste heterotypische Kernspindel führten, während andere schon in vier Zellen geteilt waren. Meist stellte sich die Schrumpfung einzelner Mutterzellen erst nach vollzogener Vierteilung ein, wobei ihr Inhalt stark lichtbrechend wurde. In seltenem Falle erfolgte eine solche Veränderung schon nach dem ersten Teilungsschritt. Das Synapsisstadium und die Reduktionsteilung, deren normale Abwicklung bei Bastarden auf besondere Schwierigkeiten zu stoßen pflegt[1]), vollzogen sich bei *Alchimilla speciosa* somit ohne sichtbare Störungen. Die Hemmungen setzten im allgemeinen erst später ein.

Bei *Alchimilla splendens* Christ blieben die Pollenkörner weiter als bei *A. speciosa* in ihrer Entwicklung zurück. Meist pflegten aber die Pollenmutterzellen sich in normaler Weise zu teilen. Es kam auch zur Trennung der Pollenkörner, doch blieben diese vorwiegend einkernig und klein. Nur einzelne von ihnen führten ihre Teilung noch aus, wuchsen auch weiter und lagen dann als größere Körner zwischen kleineren zerstreut. Nicht

1) Vgl. die Literatur in Reduktionsteilung, p. 607.

selten verband die Körner untereinander eine grumöse Masse, die aus der Wandsubstanz der Pollenmutterzellen und dem Plasma der Tapetenzellen entstanden war. Bei besonders frühzeitiger Desorganisation des Inhalts füllten körnige Massen allein das verschrumpfte Fach aus.

Ganz ähnliche Verhältnisse beobachtete ich an den Pollensäcken von *A. fallax* Bus. und *micans* Bus.

Besonders zeitig machten sich Störungen bei einer als *Alchimilla sericata* Rchb. (= *A. pubescens* Willd., „M. B." non Lam.) von Herrn Buser bestimmten, zu den *Pubescentes* gehörenden in unserm Garten kultivierten, exklusiv pontisch-kaukasischen Art geltend, deren Pollenmutterzellen vorwiegend schon vor der ersten Teilung zugrunde gingen. Sie konnten weiterhin größere, fast inhaltsleere, in körnige Substanzen eingebettete Blasen in den Fächern bilden.

In den Staubfächern von *Alchimilla leptoclada* Bus. waren Störungen der Entwicklung ebenfalls frühzeitig schon zu beobachten. Vielfach litten die Pollenmutterzellen bereits vor der Teilung. Andere traten in Teilung ein und konnten dann normale Teilungsbilder aufweisen, doch meist so, daß in demselben Fache sehr verschiedene Teilungsbilder sich vereinigt zeigten. Die Wandung desorganisierter Mutterzellen wird körnig und nimmt unter Umständen ein ähnliches Aussehen wie eine Pollenhaut an. Man glaubt daher auch wohl auf späteren Zuständen einzelne blasenförmig aufgetriebene Pollenkörner im Antherenfache zu sehen, während es nur so umhüllte Pollenmutterzellen sind. Hin und wieder schließt diese Hülle eine Tetrade ein und verrät damit deutlich ihren Ursprung.

Eine Überraschung war es mir, völlig normal ausgestalteten Pollen in den reifen Antheren von *Alchimilla pentaphylla* L. zu finden. Wie ich aus einem Briefe des Herrn R. Buser nachträglich erfuhr, wurde das Vorhandensein von solchem Pollen hier auch schon in Ascherson-Graebners Synopsis der Mitteleuropäischen Flora angegeben. Es heißt dort[1]): „*A. pentaphylla* hat gut entwickelten Pollen". Das Vorhandensein von normalem Pollen mußte die Frage anregen, ob nicht *Alchimilla pentaphylla* auch eine Ausnahme in betreff der „Parthenogenesis" unter den Eualchimillen bilde. Das ist wirklich der Fall. Damit mußte aber die

1) Paul Ascherson und Paul Graebner 1902, Bd. VI, p. 395.

Tatsache an Bedeutung gewinnen, daß diese Art abweichend von den „parthenogenetischen“ Eualchimillen isoliert im System dasteht, allein für sich in der Abteilung der *Pentaphyllae*. Herr R. Buser äußerte sich wie folgt in einem am 1. Juli d. J. an mich gerichteten Briefe: *A. pentaphylla* nimmt in der Gattung eine Sonderstellung ein. Sie ist systematisch für sich allein gleichwertig der ganzen, so zahlreichen Gruppe der *Alpinae* und der noch formenreicheren Gruppe der *Vulgares* . . . .“ Herr R. Buser ist der Ansicht, „daß man niemals, seiner Erfahrung und Überzeugung nach, von *A. pentaphylla* auch nur die geringste haltbare Varietät abspalten könne.“

Der Stock von *Alchimilla pentaphylla*, den mir Herr Buser aus dem Turiner botanischen Garten übermittelte, kam leider in unserem Garten nicht zur Blüte. Herr A. Buser bemerkte brieflich dazu am 1. Juli d. J., daß, während die Kultur fast aller Alchimillen, wenigstens der Eualchimillen, ungemein leicht ist, die der *pentaphylla* Schwierigkeiten bereite. Unter den gewöhnlichen Verhältnissen eingepflanzt und sich selbst überlassen, hält die Pflanze gewöhnlich nicht länger als einen Sommer aus. „Bei ihrem wenig tief gehenden Wurzelstocke und der raschen Bildung von Wurzeln an den Gelenken der blühenden Stengel erschöpft sich die Pflanze in den heißen Sommermonaten. Würde die Pflanze „sous couche froide“ gehalten, und in der Art und Weise kultiviert, wie es viele alpine Arten in Kew werden, so dürfte die Kultur von *pentaphylla* keine besonderen Schwierigkeiten mehr machen“ [1]). — So blieb ich, da unser Stock nicht blühen wollte, zunächst auf abgeschnittenes Material angewiesen, das mir Herr Buser in blühendem Zustande sandte. Das konnte er mir aber nur in spärlicher Menge beschaffen, so daß eine erschöpfende Untersuchung der Pflanze nicht möglich war. Sich teilende Pollenmutterzellen fand ich nicht vor und konnte nur indirekt schließen, daß auch dieser Art 32 bivalente Chromosomen zukommen. Das wurde durch spätere Untersuchungen vollauf bestätigt. Freilich nicht ohne wiederholtes Bemühen. *Pentaphylla*-Material, das Herr Buser mir im Juli von der Gemmi sandte, litt unterwegs von großer Hitze. Erst anderweitige Blütenstände, die Herr Buser

1) Die gleiche Erfahrung machte B. Stein „Beiträge zur Kultur der Alpenpflanzen“ in Regels Gartenflora, Bd. 35, 1886, p. 497: „Schlecht wächst“, so schreibt er, „eigentlich nur *A. pentaphylla*, die in der Ebene bei aller Fürsorge äußerst kurzlebig ist.“

Anfang August auf dem Mont-Fleuri, in der Nähe des Col des Annes oberhalb der Chartreuse du Reposoir, in Ober-Savoyen für mich sammelte, entsprachen allen berechtigten Wünschen. Wir hatten im hiesigen Institut die Erfahrung gemacht, daß für die Fixierung von Alchimillen Alkohol-Eisessig (aus drei Teilen absolutem Alkohol und einem Teil Eisessig) sich ebenso gut, wenn nicht besser, wie Chrom-Osmium-Essigsäure bewähre. Ich bat also Herrn Buser sich mit Alkohol-Eisessig auf seinem Ausfluge zu versehen, und in diesen legte er dann auch das gesammelte Material ein. Letzteres bot dann, in entsprechend jungen Blütenknospen, Teilungszustände der Pollenmutterzellen dar. Da sie mit den geschilderten von *Alchimilla speciosa* übereinstimmten, kann ich auf ihre Beschreibung verzichten. Ich verweise somit nur auf die Fig. 43, Taf. IV, welche die Diakinese des ersten Teilungsschrittes zeigt, und die Fig. 44, Taf. IV mit Reduktionsspindel. In Fig. 43, Taf. IV, sind soviel Doppelchromosomen eingetragen, als deren bei Einstellung auf die dem Beobachter zugekehrte Kernfläche und Tieferstellung bis zur Erreichung des optischen Durchschnitts sichtbar werden. Aus den so eingetragenen Elementen läßt sich auf die Gesamtzahl 32 schließen, ebenso aus der Zahl der Elemente, welche die Kernplatte im optischen Durchschnitt in Fig. 44, Taf. IV aufweist. Für Abzählung der Elemente in Polansichten der Kernplatte zeigte sich dieses Objekt wenig günstig, weil seine Elemente vielfach aneinander haften. Da ich meine Zählungen an solchen Kernplatten zunächst angestellt hatte, glaubte ich sogar eine Zeitlang, *A. pentaphylla* verhalte sich wie *A. arvensis*, führe somit nur 16 Chromosomen und weiche darin von den andern Eualchimillen ab. Das Auffinden der Diakinese mit ihren deutlich an der Kernwandung verteilten Chromosomenpaaren brachte hierauf die erwünschte Klärung. So typisch, ohne alle Störung, wie die erste Teilung der Pollenmutterzellen, spielt sich auch die zweite bei *A. pentaphylla* ab. Dann zeigen die Fächer Tetraden, weiter getrennte schon etwas längliche Pollenkörner in gleichmäßiger Ausbildung und deren Teilung. Im optischen Querschnitt der Kernspindel sind wiederum sechs bis sieben Elemente zu zählen. Der vegetative Kern des Pollenkorns ist größer als der generative und mit wesentlich größeren Kernkörperchen ausgestattet. Die Lage der generativen Zelle im Pollenkorn ist nicht fest bestimmt, doch pflegt sie sich meist an das eine Ende des ellipsoidischen Korns zu halten (Fig. 45, Taf. IV). Alle Körner nehmen auch weiterhin

gleichmäßig an Größe zu und füllen sich mit Inhalt. In der sich öffnenden Blüte stäuben die Antheren.

Die Feststellung des Vorhandenseins von gutem Pollen und von sonst normaler Geschlechtsausbildung bei *A. pentaphylla* mußte in mir den Wunsch erwecken, auch jene hochalpinen Arten zu untersuchen, die nach R. Buser Bastarde mit *A. pentaphylla* erzeugt haben. Anhaltende Forschungen bestimmten Herrn Buser, über seine Angaben in Henri Jaccards Catalogue de la Flore Valaisanne[1]) hinaus nicht weniger als fünf *Pentaphyllae* × *Alpinae* Bastarde nunmehr zu unterscheiden. Als solche führte mir Herr Buser jetzt an: 1. *A. cuneata* Gaud. = *pentaphylla* × .... Herkunft Aostatal, der zweite Elter unbekannt; 2. *A. gemmia* Bus. = *glacialis* Bus. × *pentaphylla;* 3. *A. trullata* Bus. = *gemmia* × *glacialis;* 4. *pentaphylloides* Bus. = *gemmia* × *pentaphylla*, Standort: mit den beiden vorigen: Gemmi; 5. *A. sabauda* Bus. = *gelida* Bus. × *pentaphylla*, Standort: Col des Encombres (Maurienne). Eine Sendung von Schnittpflanzen vom 4. Juli aus dem Garten des Herrn Buser enthielt die Arten *A. gelida* und *A. glacialis* in zweiter Blüte. Mit wahrer Freude konnte ich nunmehr feststellen, daß *A. gelida* ebenso guten Pollen wie *A. pentaphylla* führt, und daß einzelne ihrer Narben gekeimte Pollenkörner aufweisen (Fig. 52, Taf. IV). Damit gewannen die durch R. Buser aus der Morphologie und dem gemeinsamen Vorkommen gezogenen Schlüsse, daß gewisse Alchimillen Bastarde zwischen *A. gelida* und *pentaphylla* darstellen, auch eine mikroskopische Stütze. Die *A. glacialis* in zweiter Blüte schickte mir Herr Buser mit dem Bemerken, daß sie vergrünt sei. Die Pflanze hatte trotzdem in den Staubblättern verschiedener Blüten den größten Teil ihrer Pollenkörner normal ausgestaltet. Ihre Beteiligung an Bastardbildung erschien somit durchaus zulässig. Bei der Sendung befand sich auch die der *A. pentaphylla* ungemein ähnliche *A. cuneata* Gaudin = *pentaphylla* × ...., die trotz ihrer mutmaßlichen Bastardnatur über normalen Pollen verfügte, während *A. sabauda* Bus. = *gelida* × *pentaphylla* nur körnige Massen in ihren Antheren führte, es im besten Falle zur Ausbildung ganz unvollkommenen Blütenstaubes brachte. Dieser letzte Bastard hatte somit, wie so oft Bastarde, in seinem Sexualapparat gelitten. Aus der Untersuchung früherer Sendungen war mir bekannt, daß dieser Bastard zugleich apogam sei, ebenso wie

1) a. a. O., p. 108.

auch der abgeleitete Bastard *A. trullata* Bus. = *gemmia* × *glacialis*, bei dem ich zuvor schon schlechten Pollen und apogamisch erzeugte Keime vorgefunden hatte. Nur in ganz vereinzelten Fällen trat mir normal aussehender Pollen in den Blüten von *A. gemmia (glacialis* × *pentaphylla)* entgegen, während deren Samenanlagen stets überaus stark verbildet waren. Noch seltener waren annähernd normal gestaltete Pollenkörner bei dem abgeleiteten Bastard *A. pentaphylloides (gemmia* × *pentaphylla)* zu finden. Selbst so gestaltete Körner führten übrigens nur spärlichen Inhalt, so daß *A. pentaphylloides* Bus. als des normalen Pollens entbehrend gelten kann.

Der Umstand, daß jene Alchimillen, die sich als normal geschlechtlich erwiesen hatten, hochalpin waren, veranlaßte mich, Herrn Buser um die Zusendung anderer subnivaler Arten zu bitten. So erhielt ich von ihm *A. grossidens* Bus., aus der Gruppe der *Alpinae*, die zwischen 2100 und 2300 m sich hält, und die tatsächlich auch normal-sexuelle Verhältnisse aufwies. Ich konnte 32 Chromosomen in ihren Pollenmutterzellen zählen und die weitere ungestörte Entwicklung ihres Pollens bis zum Reifezustand verfolgen. Auch die Samenanlagen von *A. grossidens* waren auf Befruchtung eingerichtet. — Weder Pollen noch Samenanlagen verhielten sich hingegen normal bei *A. pallens* Bus., ungeachtet diese der *A. grossidens* sehr nahe steht, und R. Buser von *grossidens* berichtet, daß sie das genaue subnivale Korrelativ der *pallens* sei. Die *A. pallens* lebt in Höhen von 600 bis 2000 m. Ich fand in ihren Antherenfächern nur schlechten runden Pollen in körnigen Massen. Eine von Herrn Buser als exquisit hochalpine Pflanze mir bezeichnete Art, die *A. fissimima* Bus. hatte etwa ein Drittel guter Pollenkörner aufzuweisen. Das war für eine in die Gruppe der *Vulgares* gehörende Art immerhin schon viel. Im weiblichen Apparat erwies sich diese Pflanze aber apogam. Von den mit *A. pentaphylla* in der „Florula der Schneetälchen" über 2000 m vertretenen zu den *Vulgares* gehörenden Arten, *A. semisecta* Bus., *A. frigens* Bus., *A. decumbens* Bus., die ich an Herbarexemplaren aus den Greyerzer Alpen (Freiburg) untersuchte, zeigte die erste nur schlechten, in körnige Massen eingehüllten Pollen; die zweite verhielt sich ähnlich wie *fissimima*, hatte unter gut aussehenden Körnern zahlreiche andere, wesentlich kleinere aufzuweisen, endlich solche, die völlig verbildet und durch körnige Massen verklebt waren; bei der dritten fand ich den Pollen annähernd ebenso wie bei *A. semi-*

secta ausgebildet. Keine Anthere dieser Exemplare hatte es bis zum Öffnen ihrer Staubfächer gebracht, wie denn auch sonst das Aufspringen der Antheren bei allen Alchimillen nur bei Vorhandensein von wirklich gutem Pollen erfolgt. Im Gegensatz zu der aus den Greyerzer Alpen stammenden *A. decumbens*, fand ich in einigen Blüten eines von Tavaneuse sur Abondance (Ober-Savoyen) stammenden Buserschen Herbarexemplars Antheren mit weit besserem Pollen vor, welche bewiesen, daß diese Art es unter Umständen bis zur Ausbildung normal aussehender Pollenkörner, wenn auch nur in vereinzelten Blüten, bringen kann. Auch von der bis zu 3150 m emporsteigenden, zu den *Calicinae* gehörenden *A. glaberrima* Schmidt, mit der in solchen Höhen nur noch die *A. pentaphylla* vergesellschaftet vorkommt[1]), mußte ich zuvor schon anführen, daß sie unvollkommen ausgebildeten Pollen führe. Ebenso fand ich nur schlechten Pollen bei der zu den *Alpinae* zählenden *A. subsericea* Reuter, die in Höhe von 1000 bis 2500 m lebt, und ganz schlechten bei der ihr sehr ähnlichen und unter gleichen Verhältnissen vorkommenden *A. jucunda* Bus.; während ich vorwiegend gut ausgebildeten Pollen in der ebenfalls mir als subnival von R. Buser empfohlenen anderen Art der *Alpinae*, *A. aquilejensis* Bus., nachweisen konnte. Andere derselben Sendung beigefügte *Alpinae*-Arten: *A. septenata* Bus., *A. atrovirens* Bus., sowie die schon einmal erwähnte *Hoppeana* Rchb. wiesen nur Pollenkörner in verschiedenem Grade der Verbildung auf.

Nicht alle subnivalen Arten, nicht einmal jene aus der Gruppe der *Alpinae*, vermochten sich somit vor einem geschlechtlichen Rückschritt zu bewahren. Trotzdem ist nicht zu verkennen, daß die Bedingungen der hohen Standorte dessen Rückgang aufhielten. Dafür sprechen ja auch jene *Vulgares*, Vertreter der formenreichsten Gruppe der Eualchimillen, deren Pollen erst wenig verbildet erscheint.

Von nicht geringem theoretischen Interesse erschien es mir, auch zu prüfen, wie sich die amerikanischen und afrikanischen Alchimillen in sexueller Beziehung verhalten. Da blieb ich freilich auf Herbarmaterial angewiesen, so daß meine Untersuchungen sich auf eine Orientierung über den Zustand des Pollens, allenfalls auch des Verhaltens der Narben beschränken mußten. Mein Kollege Adolf Engler hatte die Güte aus dem Berliner Herbar Exem-

1) R. Buser, in Jaccards Catalogue de la Flore Valaisanne, p. 116.

plare von mittel- und südamerikanischen Alchimillen, die ihm für diese Untersuchung geeignet schienen, auszuwählen und mir zuzusenden. Ich ließ einige Blütenknospen von jeder Art über Nacht in Ammoniak aufweichen und befreite dann unter dem einfachen Mikroskop den Pollen aus ihren Antheren. Dieser Pollen schien bei allen so untersuchten Arten normal ausgebildet zu sein. Ich muß daraus wohl schließen, daß die amerikanischen Alchimillen fortfahren, sich auf geschlechtlichem Wege fortzupflanzen. Es lagen mir vor: *Alchimilla sibbaldiaefolia* H. B. Kth., San Luis Potosi, Mexiko, leg. J. G. Schaffner, 1879, *A. venusta* Schlcht, leg. Schiede, Jalapa, Mexiko. Beide Pflanzen erinnern in ihrem Habitus an unsere *Alpinae*. Dann *Alchimilla rupestris* H. B. Kth., Pichincha at 1400 feet of elevation, leg. Jameson, eine kleinblättrige dem Boden angedrückte Art mit kurz gedrängten Blütenständen in den Blattachseln. Weiter eine feinspaltige *Al. hirsuta* H. B. Kth var. *alpestris* Schlcht., Sierra de San Felipo 10000 feet 1894, C. G. Pringle, Plantae Mexicanae. Endlich *Alchimilla pinnata* R. P., Argentina, Cienega 1874, leg. P. G. Lorentz et G. Hieronymus.

Auf die Sendung der amerikanischen Alchimillen folgte aus dem Berliner Museum alsbald jene der afrikanischen, zum Teil solcher, die A. Engler selbst auf seiner im Jahre 1902 durch Afrika unternommenen Reise gesammelt hatte. Das waren: *Alchimilla Volkensii* Eng., A. Engler, Reise nach Süd- und Ostafrika, Kilimandscharo, Höhenwald 2600 bis 2900 m, 19. und 20. Oktober 1902; *A. Fischeri* Engl. Ostafrika, Abori, April 1886, leg. Fischer; *A. pedata* Hochst., var. *gracilipes* Engl. Ostafrika, Abori, April 1886, leg. Fischer. *A. Ellenbeckiana* Engl., steht der *pedata* nahe, leg. Ellenbeck 21. Oktober 1901; *A. cryptantha* Steud. Hedscha 4. Oktober 1862, Abyssinia, Schimper; *A. Holstëi* Engl., leg. A. Engler 1902, West-Usambara, Hochweiden bei Albalu 1500 bis 1700 m; *A. Johnstonii* Oliv., leg. G. Volkens, Kilimandscharo, in der Johannesschlucht, 3300 m, 7. Dezember 1893, *A. cinerea* Engl., leg. A. Engler, Kilimandscharo, Höhenwald 2600 bis 2900 m; *A. ulugurensis* Engl., leg. W. Goetze Uluguru-Berge, Hochmoos, über Gräser kletternd, 29. November 1898; *A. argyrophylla* Oliv., leg. G. Volkens, am Mawenzi 2800 m, kleiner, höchstens $^1/_2$ m hoher Strauch, 12. November 1893. — Auch bei allen diesen Arten fand ich völlig normalen Pollen, und gelang es mir außerdem gekeimten Pollen auf den Narben von *A. cryptantha*, von *A. Holstëi* und von *A. argyrophylla* aufzufinden. In der

Tracht erinnerte die *A. pedata*, *A. Fischeri*, *A. Volkensii*, *A. cryptantha* und *Holstëi* an unsere Eualchimillen, die andere mehr oder weniger strauchartige Form zeigte fremdartigen Habitus.

Schließlich hatte Prof. H. Schinz in Zürich die Güte mir eine Anzahl getrockneter südafrikanischer Alchimillen für die Untersuchung anzuvertrauen. Diese Alchimillen hatte R. Buser zuvor verglichen, und den Eindruck dabei gewonnen, daß sie ziemlich polymorph seien. Dadurch gewann ihre Prüfung für mich an Bedeutung. Es lagen mir vor: *A. capensis* Thunb. *typica*, vom Tafelberg; *A. elongata* E. et Z., vom Boschberg; *A. elongata Tysoniana* Bus. Griqualand; *A. Madagascariensis* O. Hoffm., Aukafina, Zentral-Madagascar; *A. flagellaris* Bus., Weenen County, Natal; *A. Woodii* O. Kunze (?), Drakensberg, Natal und *A. sericeo-villosa* Bus., Grahamstown, Natal. Für *A. filiformis*, *A. Capensis*, *A. elongata*, *A. Madagascariensis*, *A. Woodii*, *A. sericeo-villosa* ergab die mikroskopische Untersuchung guten Pollen, außerdem gelang es bei *A. filiformis*, *A. Capensis*, *A. Madagascariensis* an den Narben haftenden Pollen aufzufinden. Der Entwicklungszustand von *A. flagellaris* und von *A. elongata Tysoniana* war für die Sicherstellung des Verhaltens nicht geeignet; nach Analogie läßt sich schließen, daß sonst das Ergebnis hier auch positiv ausgefallen wäre. Denn der normale Pollen der sonstigen südafrikanischen Arten, die an ihren Narben haftenden Pollenkörner, zeugen dafür, daß deren ursprüngliche sexuelle Verhältnisse noch fortbestehen.

A. Engler schrieb mir in bezug auf die afrikanischen Alchimillen, die er mir zur Verfügung stellte: „Alle Arten, die ich Ihnen übersandte, sind lokal getrennt und kommen in sehr verschiedenen Regionen vor.“ A. Engler verwies mich zugleich auf die Anmerkung, die er seiner Zusammenstellung der Alchimillen der Hochgebirgsflora des tropischen Afrika beigefügt hatte[1]). Er hebt in dieser hervor, daß die von ihm aufgezählten afrikanischen, sämtlich in Gebirgen vorkommenden Arten von *Alchimilla* in verwandtschaftlicher Beziehung zu den Arten Europas und Asiens stehen. An die in Europa verbreitete und sehr formenreiche *A. vulgaris* L. schließe sich nur eine afrikanische Art an, nämlich *A. Fischeri* Engl. In seinem Briefe fügt A. Engler hinzu, daß er *Alchimilla* für einen sehr alten Rosaceen-Typus halte, der in Afrika in der subalpinen und alpinen Region sich ähnlich verhalte, wie bei uns

1) Abhandl. d. Akademie d. Wiss. zu Berlin 1891, p. 237.

in den Alpen, wo ja auch mehrere Arten nach Formationen und Regionen gesondert sind."

Die Entstehung der Samenanlage apogamer Eualchimillen hat Murbeck eingehend geschildert[1]). Ihr Nucellus weist zunächst eine einschichtige Epidermis auf. Die hypodermale Schicht unter dieser Epidermis teilt sich periklin so wie in jungen Antheren und liefert das Archespor und die Schichtzellen (Fig. 16, 17, Taf. I). Die Ähnlichkeit mit der Pollensackanlage (Fig. 8, Taf. I) wird besonders auffällig, wenn die Zahl der hypodermalen Zellen, welche in diese Teilung eintreten, eine größere ist. Ihre gemeinsame Einfügung finden die Archesporzellen an den Basalzellen[2]). Alsbald stellen sich im Nucellus, im Gegensatz zu den Pollensäcken, perikline Teilungen der Epidermiszellen ein (Fig. 16, 19*a*, Taf. I; Fig. 28, Taf. II), die am Scheitel besonders ausgiebig erfolgen und eine mehrschichtige Kappe, nach Art einer Wurzelhaube, dort schaffen. Die Schichtzellen bleiben zunächst einfach oder verdoppeln sich nur einzeln durch perikline, auch wohl antikline Wände. Zu gleicher Zeit führen eine Anzahl Archesporzellen Querteilungen aus (Fig. 16, 17, Taf. I; Fig. 29a, Taf. II), wie solche auch in dem Archespor der Pollensäcke erfolgen können. Kernspindeln, die man hierbei antrifft (Fig. 18a und b, Taf. I), weisen die vegetative Zahl der Chromosomen auf. Das glaubte auch schon Murbeck annehmen zu können[3]), wozu aber freilich noch die Anknüpfungspunkte fehlten. Denn Murbeck war als Reduktionszahl nur die Zahl 16 der Pollenmutterzellen von *Alchimilla arvensis* bekannt, während diese Zahl, wie wir sahen, bei den Eualchimillen 32 beträgt. Wenn also Murbeck angibt, daß er bei diesen Teilungen die Zahl der Chromosomen in keinem Falle auf weniger als 32 schätzen konnte, so beweist das noch nicht, daß keine Reduktion der Zahl vorlag, da die Nichtreduktion tatsächlich die Zahl 64 verlangte. Somit fällt in der Murbeckschen Beobachtung nur ins Gewicht, daß er bei diesen Teilungen nicht jene Stuktureigentümlichkeiten sah, welche die „heterotypische Kernteilung zu begleiten pflegen". Tatsächlich sind es gegen 60 Chromosomen, welche die Zählungen der Chromosomen bei diesen Teilungen ergeben, neun

1) a. a. O., p. 7 ff. Um nicht alle von ihm bereits sichergestellten Einzelheiten hier wiederholen zu müssen, verweise ich auf seine Arbeit.

2) So von Murbeck benannt a. a. O., p. 8.

3) a. a. O., p. 19.

Chromosomen im optischen Querschnitt der Kernplatten, ebenso wie in den benachbarten Geweben. Von den rasch sich einstellenden Teilungen bleibt eine, für gewöhnlich zentral gelegene Archesporzelle, oder einige solche Zellen ausgeschlossen (Fig. 16—21, Taf. I; Fig. 28, 29, Taf. II; Fig. 48, Taf. IV), und diese zeigen demgemäß eine bedeutendere Höhe als ihre aus der Teilung hervorgegangenen Nachbarinnen. Der Kern der ungeteilten Archesporzellen vergrößert sich nicht unbedeutend und tritt alsbald in das Synapsis-Stadium ein. Denn das Bild, welches er jetzt darbietet, entspricht genau jenem in den Pollenmutterzellen. Es weist denselben kontrahierten Knäuel mit anliegendem Nucleolus auf und läßt unter Umständen auch Gamozentren erkennen, in welchen sich die chromatischen Elemente sammeln. Auf solchem Zustande verharren diese Kerne lange Zeit, und so kommt es, daß man sie immer wieder in den Präparaten antrifft (Fig. 16—20, Taf. I; Fig. 28, Taf. II). Inzwischen wächst der Nucellus und streckt sich in die Länge, wobei jene ungeteilt gebliebenen Archesporzellen seinem Wachstum folgen müssen (Fig. 16—21, Taf. I). Ihr Inhalt wird auf einen größeren Zellraum verteilt und erscheint dementsprechend spärlicher. Murbeck ist der Ansicht, daß diese Archesporzellen sich auch weiterhin nicht teilen, vielmehr absterben, „nachdem sie zuvor allmählich durch die umgebenden sporogenen Gewebselemente von den Seiten zusammengepreßt worden“ sind[1]). Auch die Annahme weist Murbeck zurück, daß es sich in dem synapsisartigen Zustand ihres Kerns um die Vorbereitung zu einer heterotypischen Teilung handeln könne, „weil auch noch andere Elemente des sporogenen Gewebes — sogar unzweifelhafte Deckzellen ganz dieselben Bilder zeigen.“ Für Murbeck sind die erwähnten Strukturverhältnisse ein Todeszeichen. Er faßt das Ergebnis, zu dem er gelangte, in die Worte zusammen: „daß die große, axil gelegene Embryosackmutterzelle, die ungeteilt bleibt, sich nie zum Embryosack entwickelt, sondern abstirbt und verdrängt wird“[2]).

Für diese Murbecksche Behauptung fehlt es an einem entscheidenden Beleg in seinen Figuren, und das war es, was mir zu allererst auffiel und mich zu einer erneuten Untersuchung der Alchimillen anregte. Meine Mutmaßung, daß in den bedachten Archesporzellen die Teilung, wie so oft in Embryosackmutterzellen,

1) a. a. O., p. 14, 15.
2) a. a. O., p. 15.

nur verzögert werde, um sich dann heterotypisch abzuspielen, fand aber auch nicht ihre Bestätigung.

Für Murbeck sind die in frühzeitige Teilung eintretenden Archesporzellen ebenfalls Embryosackmutterzellen. Denn er bezeichnet sie als solche, obgleich er selbst erklärt, daß sie sich auf rein vegetativem Wege vermehren. Murbeck will des weiteren den Teilungsvorgang dieser Zellen als Tetradenbildung, die Produkte der Teilung als Makrosporen aufgefaßt sehen, was wiederum schlecht zu deren vegetativer Entstehung paßt. Bei der Tetradenbildung handelt es sich um einen generativen Vorgang, während dieser hier sich als vegetativer zu erkennen gibt; die Tetradenbildung leitet eine neue Generation ein, während hier eine vegetative Vermehrung von Zellen des mütterlichen Organismus vorliegt. Mit Recht vergleicht Murbeck zunächst das Bild, welches die Nucellaranlage der Alchimillen darbietet, mit jenem, das seit langer Zeit durch mich für *Rosa livida* bekannt ist[1]). Auch bei *Rosa*, und wie seitdem besonders durch F. Péchoutre[2]) nachgewiesen wurde, allen andern Rosifloren, wird eine Mehrzahl von Archesporzellen angelegt, allein nur jenen dieser Zellen darf der Wert von Sporenmutterzellen zugesprochen werden, die sich heterotypisch teilen. Denselben Standpunkt hält man doch auch gegenüber den sich teilenden Archesporzellen des Pollensackes ein.

Es steht also zunächst fest, daß man nicht diejenigen Archesporzellen von *Alchimilla*, welche sofort in Teilung eintreten und auf vegetativem Wege in eine Längsreihe von drei bis vier Zellen zerlegt werden, als Sporenmutterzellen ansehen darf. Anders jene in Einzahl oder Mehrzahl vertretenen Zellen, welche die Teilung zunächst aussetzen und in ihrem Kern die Vorgänge einleiten, die zu einer heterotypischen Teilung sonst zu führen pflegen. Auf diesem Stadium weisen sie sich tatsächlich als Embryosackmutterzellen aus.

Die Durchführung der beabsichtigten generativen Teilung stößt bei ihnen aber augenscheinlich auf Hindernisse, so daß die Dauer der Synapsis sich über die Maßen ausdehnt. Immer und immer wieder bekommt man dasselbe synaptische Bild zu sehen, ungeachtet die Entwicklung des Nucellus im ganzen fortschreitet. Schließlich teilen sich diese harrenden Zellen aber doch und zwar

1) Die Angiospermen und die Gymnospermen, 1879, p. 14, Taf. IV.

2) Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées (Ann. d. sc. nat. Bot., VIII. sér., Bd. XVI, 1902, p. 1).

dann so rasch, daß es die größte Mühe kostet, Teilungsbilder in ihnen zu fixieren. Ich habe ganz unglaubliche Mengen von Schnittserien durchstudieren müssen, bevor ich zu einem abschließenden Ergebnis der Untersuchung kam. Freilich ist dabei nicht zu vergessen, daß jede Schnittserie nur eine einzige Samenanlage in sich faßt, somit auch nur eine einzige Chance bietet, dem erwünschten Zustande zu begegnen. Dazu kommt, daß bei den meisten Arten der Eualchimillen gegen ein Drittel der Präparate verbildete oder verkümmerte Samenanlagen führt.

Ist nun, und darauf kommt jetzt alles an, die Teilung, in welche die in Betracht kommenden Zellen schließlich eintreten, eine typische oder eine heterotypische? — Sie ist, um gleich die Antwort auf diese Frage zu erteilen, eine typische und damit auch der ganze Vorgang vegetativer Art. Die mit einer generativen Tendenz ausgestatteten Zellen büßen somit diese Neigung in der Folge ein.

Bei der geringen Größe der Chromosomen, wie sie selbst auch die heterotypische Teilung in den Pollenmutterzellen hier darbot, und bei der hohen Zahl dieser Chromosomen, mußte die Entscheidung über den Teilungsmodus unter allen Umständen nicht ganz leicht fallen. Das addierte sich zu den anderen Schwierigkeiten und verlangte eine weitere Häufung des Untersuchungsmaterials. Man mußte so gut fixierte und günstig orientierte Kernspindeln auffinden, daß an ihnen zum mindesten über die Zahl der Chromosomen, die der optische Durschnitt bietet, kein Zweifel bestehen blieb. Um Täuschungen zu entgehen, galt es außerdem, alle Prophasen der Kernspindelbildung zusammenzubringen und besonders festzustellen, ob jener für heterotypische Kernteilung charakteristische Entwicklungszustand zur Ausbildung kommt, der die getrennten Chromosomenpaare an der Kernwandung verteilt zeigt und für den ich zuvor schon (p. 95) den Haeckerschen Ausdruck Diakinese adoptierte. War uns doch auch bei diesen Alchimillen jener Zustand typisch ausgestaltet in den Pollenmutterzellen entgegengetreten.

Das Ergebnis dieser Untersuchung war, daß nach langem Harren der synaptisch kontrahierte Kernfaden der mit der Tendenz von Embryosackmutterzellen ausgestatteten, zur heterotypischen Teilung sich anschickenden Zellen zu einem vegetativen Fadenknäuel sich ausspinnt (Fig. 21*a* u. *b*, Taf. I; u. 29*a* u. *b*, Taf. II). Dieser Knäuel zerfällt in einwertige Chromosomen, die keine Paarlinge bilden, sich nicht gesondert an der Kernwandung verteilen,

vielmehr direkt in die Bildung der Kernplatte eintreten. Und so zeigt denn auch der optische Durchschnitt der Kernplatte (Fig. 22*a* u. *b*, Taf. II nicht die reduzierte, sondern die vegetative Zahl der Elemente, nicht etwa sechs, sondern gegen neun Chromosomen.

Diese Zahl ist demgemäß auch in den Teilungsbildern der erzeugten Tochterzellen (Fig 23*a* u. *b*, Taf. II; Fig. 30*a* u. *b*, Taf. III) nachzuweisen und weiter im Innern der Embryosackanlage (Fig. 34*a* u. *b*, Taf. III), wo es unter Umständen auch gelingt, eine Kernplatte in der Polansicht zu schauen und die volle Zahl der Chromosomen mit Sicherheit oder mit Wahrscheinlichkeit abzuzählen.

Die Anlagen der Embryosackmutterzellen kehren somit bei den apogamischen Eualchimillen vor ihrer Teilung in den vegetativen Zustand zurück. Augenscheinlich kämpfen beide Entwicklungstendenzen gegeneinander zunächst an und es dauert eine geraume Zeit, bis die vegetative Richtung den Sieg davonträgt.

Ist dies aber geschehen, so werden die Teilungsvorgänge nur um so rascher nacheinander vollzogen, und da mit diesen Teilungen auch eine Zunahme des Inhalts in den entstandenen Zellen verbunden ist, so hört alsbald die Möglichkeit auf, sie von den zuvor erzeugten zu unterscheiden.

In den meisten Samenanlagen war nur eine Archesporzelle mit der Neigung, Embryosackmutterzelle zu werden, ausgestattet; in andern sah man zwei, in noch anderen selbst drei oder vier solcher Zellen. Nicht alle diese Zellen, falls in Mehrzahl vorhanden, brauchen in Teilung einzutreten, beziehungsweise sich gleichzeitig zu teilen. Ungeteilt gebliebene Zellen dieser Art sind aber nicht häufig.

Die Zahl der Enkelzellen, die von jeder dieser Archesporzellen geliefert wird, ist Schwankungen unterworfen. Vielfach folgt nach der ersten Querteilung nur eine solche in der unteren Zelle, so daß drei Zellen in einer Längsreihe liegen. Oder es teilen sich beide Tochterzellen und liefern vier Enkelzellen. Auch fünf und sechs Zellen habe ich in derselben Reihe gezählt. Es hängt das von der Intensität des Längenwachstums ab, welche der ganze Nucellus aufweist, und von der größeren oder geringeren Ausgiebigkeit gleichzeitiger Querteilungen in den Deckzellen und Basalzellen. Nicht immer vermag man übrigens die Deckzellen gegen die Teilungsprodukte des Archespors scharf abzugrenzen; doch unterstützt diese Unterscheidung der meist dichtere Inhalt der Teilungsprodukte des Archespors und die bedeutendere Größe seiner Nu-

kleolen. Die obere Grenze der Basalzellen erkennt man an der Änderung im Verlauf der Längswände. Auch sind die Basalzellen flacher; freilich nicht immer deren oberste Vertreter, die sich oft in Richtung der in der Teilung zurückgebliebenen Archesporzellen gestreckt haben. Derartige Basalzellen führen meist dichten Inhalt und große Nukleolen und stimmen darin mit den Teilungsprodukten des Archespors ebenfalls überein. Ähnlich erscheinen auch die seitlich gelegenen Zellen des Archespors mit Inhalt stark angefüllt. Diese teilten sich weniger in die Quere, öfters schräg oder annähernd der Länge nach und umhüllen als flache Tapetenschicht die inneren Gewebe des Archespors. Aus dem reichen Inhalt dieser Gewebe läßt sich auf eine kräftige Ernährung der Samenanlage schließen, die zu den Ursachen gehören mag, welche die Apogamie auslösen. Durch besonders große Kernkörperchen pflegte sich das archesporiale Gewebe bei der *Alchimilla leptoclada* Bus. unseres Gartens auszuzeichnen. Die von Murbeck[1]) untersuchte *A. alpina* L. dürfte ihr in dieser Beziehung aber gleichkommen.

Murbeck glaubte die synaptischen Kernzustände, die ihm im Archespor der apogamen Eualchimillen entgegentraten, als Todeszeichen deuten zu müssen. Bestimmend war für ihn der Umstand, daß selbst Kerne unzweifelhafter Deckzellen solche Bilder gelegentlich aufweisen. Ich habe sie dort ebenfalls beobachtet (Figur 29*a*, Tafel II) und nicht minder auch in den Teilungsprodukten von Archesporzellen (Figur 21*a*, Tafel I), auch solcher, die zuvor synaptische Prophasen zeigten (Figur 24, Tafel II). Nicht selten konnten zwei Zellen derselben Zellreihe die gleiche Erscheinung aufweisen. Doch das alles waren nicht Zellen, welche sich zum Absterben anschickten, vielmehr solche, deren Kern in die Prophase einer neuen Teilung eintrat. Zeichen beginnenden Absterbens pflegten sich ganz anders an den Zellen des Archespors zu kennzeichnen. Ihr Protoplast schrumpfte zusammen, ihr Kern und dann auch ihr Cytoplasma wurden stärker lichtbrechend, und schließlich annähernd homogen (Fig. 25, 26, Taf. II; Fig. 33, Taf. III). Jene Kerne von Archesporzellen aber, welche ihre Prophasen mit einem synaptischen Zustand einleiten, um weiterhin sich trotzdem vegetativ zu teilen, stehen hier augenscheinlich unter dem Einfluß eines anhaltenden Reizes, der bei dem Unterbleiben der heterotypischen Teilung seine Auslösung nicht fand und sich

1) a. a. O., die Bilder auf Taf. II.

somit nicht erschöpfen konnte. Übrigens sah ich ausnahmsweise synaptische Bilder auch bei *Rubus* und *Rosa* in solchen Zellen des Archespors, in welche sie nicht hineingehörten, was, wie ich vermuten möchte, dadurch bedingt wird, daß dort eine größere Zahl von Archesporzellen angelegt wird, während meist nur eine heterotypisch sich teilt und damit den vorhandenen Entwicklungsreiz nicht immer erschöpfend auslöst. Schließlich sei ergänzend auch noch hinzugefügt, daß es Fälle gibt, wo ebenfalls regelmäßig eine Zusammenziehung des Kerngerüstes sich in der Prophase einer bestimmten Teilung einstellt, ohne daß diese zu einem heterotypischen Abschluß führt. So ist es nach den Abbildungen von W. A. Murill[1]) zu schließen in dem Kern der Zentralzelle des Archegoniums von *Tsuga canadensis* bei Anlage der Kanalzelle, so auch nach den Abbildungen und der Schilderung von K. Miyake bei *Picea excelsa*[2]) und bei *Abies balsamea*[3]).

Für gewöhnlich ist es die unterste Zelle der zentralen Reihe, die bei den apogamen Eualchimillen zum Embryosack auswächst (Fig. 25, Taf. II, Fig. 32, Taf. III). Es kann aber auch die nächst höhere Zelle sein, nur ausnahmsweise eine noch höher gelegene. Der Regel nach tritt nur eine einzige Zelle in diese Entwicklung ein, doch sind die Fälle nicht selten, wo es zwei Zellen tun (Fig. 26, Taf. II), während noch höhere Zahlen zu ungewohnten Ausnahmen gehören. Von einer Zelle der zentralen Reihe, die zum Embryosack heranwächst, läßt sich meist ganz sicher behaupten, daß sie einer Archesporzelle entstammt, die ein Synapsisstadium durchmachte. Auch bei Zellen nicht zentraler Reihen ist ein ähnlicher Ursprung möglich, da man zuvor häufig bei einer Mehrzahl von Archesporzellen das synaptische Stadium beobachten konnte. Übrigens mag nicht ausgeschlossen erscheinen, daß auch Zellen andern Ursprungs in die gleiche Entwicklung eintreten, da sie doch nicht als prinzipiell verschieden von jenen, die aus späteren Teilungen hervorgingen, gelten können. Die zur Anlage eines Embryosacks sich anschickenden Zellen füllen sich besonders dicht mit Protoplasma an, vergrößern Kern und Kernkörperchen, werden ellipsoidisch und lassen sich alsbald nicht mehr mit Sicherheit auf eine bestimmte Zellreihe der Samenanlage zurückführen. Ja, manchmal möchte man, infolge von Verschiebungen in der ursprünglichen Anordnung,

1) Annals of Botany, Vol. XIV, 1900, Taf. XXXI, Fig. 13, 14.

2) Annals of Botany, Vol. XVII, 1903, Taf. XVII, Fig. 37, 38 und p. 359.

3) Beihefte z. botan. Centralbl., Bd. XIV, 1903, Taf. VI, Fig. 7, p. 135.

meinen, daß sie ihren Ursprung aus einer Basalzelle der Anlage nahmen, was jedoch recht unwahrscheinlich ist und niemals unzweideutig festzustellen war.

Sehen wir von den Abweichungen ab, die sich in der weiteren Entwicklung des Embryosacks oft einstellen, und die Murbeck eingehend behandelt hat[1]), so finden wir, daß in der Mehrzahl aller Fälle der Embryosack sich so verhält, als wenn er auf generativem Wege erzeugt worden wäre. Allem Anschein nach sind die Entwicklungsvorgänge, die über Teilungsfolge und Anordnung der erzeugten Kerngenerationen in ihm bestimmen, von besonderen Einflüssen beherrscht. Daß dem so sei, dürften wir eigentlich schon aus andern uns bekannten Fällen folgern, so dem viel untersuchten Falle von *Lilium*, wo die Embryosackmutterzelle auf dem Wege verkürzter Entwicklung direkt zur Embryosackanlage auswächst, die heterotypische Teilung und die ihr folgenden homöotypischen Teilungen in den Embryosack selbst somit verlegt werden, die für diesen gültige Anordnung der Teilungsprodukte sich dadurch aber nicht verändert zeigt. Der bestimmende Einfluß des Ortes macht sich in diesem Falle ebenso geltend wie etwa bei der Formung jener Adventivkeime, die, trotzdem sie nucellaren Ursprungs sind, die Gestalt von Embryonen erhalten, da sie im Innern des Embryosacks sich befinden.

So sehen wir denn auch in der Embryosackanlage von Eualchimillen, während diese an Größe zunimmt und die über ihr und neben ihr befindlichen Zellen verdrängt, den Mutterkern sich in zwei Tochterkerne teilen (Fig. 34*a*, Taf. III), diese in den beiden Enden der Anlage die Teilungen zweimal wiederholen, und die gewohnten Zellkomplexe dort erzeugen. — Vom Nucellus bleiben über dem fertigen Embryosack nur einige der äußersten Schichten der aus der Epidermis hervorgegangenen Kappe bestehen.

An den Teilungsbildern im Embryosack konnte ich, wie ich zuvor schon erwähnte, mehrfache Zählungen der Chromosomen vornehmen und mich von ihrer nichtreduzierten Anzahl überzeugen (Fig. 34, 41, Taf. III).

Wenn das Ei im Eiapparat fertiggestellt ist, verfügt es hier somit über eine vegetative Zahl von Chromosomen.

Damit steht aber auch fest, daß, wenn dieses Ei sich weiter, ohne Befruchtung, zum Keim entwickelt, dieser Vorgang nicht als

1) a. a. O., p. 34 ff.

Parthenogenesis, sondern als Apogamie zu gelten hat. Denn ein solcher Vorgang ist doch nur graduell von jenem verschieden, bei welchem eine Nucellarzelle sich in einen Embryosack vorwölbt, um einen Adventivkeim zu bilden. Streng genommen würde somit der aus einem apogamen „Ei" sich entwickelnde „Keim" auch nur einen Adventivkeim darstellen und ließe der Vorgang sich als oogame Apogamie bezeichnen. Belehrend ist für den hier eben gemachten Vergleich zwischen den aus apogamen Eiern und den rein adventiv angelegten Keimen ein von Sv. Murbeck veröffentlichtes Bild[1]), das im Embryosack von *Alchimilla pastoralis* Bus. gleichzeitig einen aus dem apogamen Ei hervorgegangenen Keim und einen vom Nucellus aus erzeugten Adventivkeim darstellt. Beide Anlagen haben genau den nämlichen Entwicklungsgang eingeschlagen, nur daß der Suspensor des Nucellarkeimes mehrzelliger ist. Die beiden Anlagen in übereinstimmender Weise induzierte Gestaltung bringt gleichzeitig einen weiteren Beleg für die zuvor schon betonte maßgebende Beeinflussung des Entwicklungsganges durch das Milieu.

In seiner letzten Veröffentlichung im schwedischen Arkiv for Botanik über die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*[2]) versucht schon H. O. Juel die Murbecksche Angabe, daß die Embryosäcke der parthenogenetischen Alchimillen durch Tetradenteilung angelegt werden, umzudeuten. Die von Murbeck angeführten Gründe, so schreibt er, schienen ihm kaum genügend, um eine andere Auffassung auszuschließen, „diejenige nämlich, daß jene großen Zellen, deren Kerne das Synapsisstadium zeigen, die wirklichen Embryosackmutterzellen sind, und daß, weil diese sich nie teilen, die wirklichen Tetradenteilungen hier nie ausgeführt werden. Die Teilungen, durch welche die Embryosäcke entstehen, würden dann als den Tetradenteilungen vorausgehende Teilungen aufzufassen sein." „Zur Klarheit über diese Frage würde man wohl nur, meint Juel, durch einen Vergleich mit der Tetradenteilung in der Samenanlage irgend einer nahe verwandten Rosaceengattung gelangen." — Ein solcher Vergleich konnte tatsächlich schon angestellt werden, da die Péchoutresche[3]) Veröffentlichung,

1) Über Anomalien im Bau des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchimilla* (Lunds Univ. Årsskrift, Bd. 38, Afdeln. 2, No. 2, 1902, Taf. XIII, Fig. 1*a* und *b*).

2) Bd. 2, No. 4, 1904. Sonderabzug p. 2.

3) Die schon zitierte Arbeit in den Ann. d. sc. nat. Bot., VIII. sér., Bd. XVI, 1902.

welche die Anlage des Embryosacks bei allen verwandten Gattungen der Rosifloren schildert, bereits vorlag, doch er hätte wenig Licht in diesen Gegenstand verbreitet, da, wie wir sahen, die Murbeckssche Angabe nicht zutraf, daß die in das Synapsisstadium tretenden Embryosackmutterzellen eine Teilung überhaupt nicht ausführen. Durch den Nachweis dieser Teilung wird aber der Fall von *Alchimilla* den anderen, bisher bekannt gewordenen Fällen apogamer Eibildung bei Angiospermen, wie das folgende zeigen soll, näher gerückt.

Bei der apogamen *Antennaria alpina*[1]) zeigt der Kern der Embryosackmutterzelle auf demselben Entwicklungszustande, der die Teilung in der Embryosackmutterzelle der nicht apogamen *Antennaria dioica* einleitet, eine Zusammenballung seines Inhalts. Die Juelsche Fig. 21, Taf. IV, a. a. O., welche diesen Augenblick darstellt, läßt in mir keinen Zweifel darüber bestehen, daß es sich um Synapsis in dem abgebildeten Kerne handelt. Man könnte, meint auch Juel, vermuten, daß jenes Zusammenziehen der Kernsubstanz eine Vorbereitung zur Kernteilung bezeichne. „Aber wenn dem so ist, so geht die Entwicklung nicht in dieser Richtung weiter", denn der Kernfaden zeigt in den folgenden Entwicklungsstadien die Verteilung und Form, welche das Ruhestadium des Kerns charakterisiert. Bald darauf ist der „Kern gewaltig vergrößert und im Spiremstadium". Die weiteren Zustände schließen sich aber den typischen, durchaus nicht den heterotypischen, an[2]). Es kommt zur Ausbildung der Kernspindel, die gegen 50[3]) Chromosomen führt, ebensoviel wie die angrenzenden vegetativen Zellen. Eine numerische Reduktion der Chromosomenzahl findet somit bei diesem Teilungsvorgang nicht statt[4]). Die Zahl der vegetativen Chromosomen ist dabei wohl doppelt so groß wie bei der nicht apogamen *Antennaria dioica*[4]). Bei letzterer teilt sich der Kern der Embryosackmutterzelle heterotypisch; die Kerne der beiden Tochterzellen homöotypisch. Vier Enkelzellen gehen aus der Mutterzelle hervor, von denen die unterste zum Embryosack auswächst. Auf 12 oder vielleicht 14 zweiwertige Chromosomen wird

1) H. O. Juel, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria* (Kongl. Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar, Bandet 33, No. 5, 1900, p. 20).

2) a. a. O., p. 21 und 37.

3) a. a. O., p. 22 und 36.

4) a. a. O., p. 36.

die Zahl bei der Vorbereitung zur heterotypischen Teilung reduziert, die halbe Zahl der einwertigen Chromosomen vegetativer Zellen. — Bei *Antennaria alpina* unterbleibt die Tetradenbildung; die der Embryosackmutterzelle von *Antennaria dioica* entsprechende Zelle wird direkt zum Embryosack. In diesem schreitet die Entwicklung dann wie im Embryosack von *Antennaria dioica* fort, wobei auch die Teilungsbilder der Kerne einander ähneln.

Vergleichen wir die Vorgänge bei der apogamischen *Antennaria alpina* mit jenen bei den apogamen Eualchimillen, so ist die Übereinstimmung im Verhalten des Kerns der Embryosackmutterzelle überaus groß. Auch bei *Antennaria alpina* tritt dieser Kern in das synaptische Stadium ein und bekundet hiermit, daß er unter Einflüssen steht, die ihn zur heterotypischen Teilung treiben. Doch ein entgegengesetzter Einfluß macht sich alsbald auch auf ihn geltend, der ihn, wie bei den apogamischen Eualchimillen, zwingt, seine Entwicklungsrichtung zu ändern und in die vegetative Bahn einzulenken. Daß die zu einer vegetativen Zelle gewordene Embryosackmutterzelle, ohne sich erst, wie bei Alchimillen, zu teilen, direkt zum Embryosack wird, ist ein nebensächlicher Unterschied. Die Entwicklungsvorgänge in dieser Zelle kommen aber des weiteren auch bei *Antennaria alpina* unter die Herrschaft jener Einflüsse zu stehen, welche eine embryosackgemäße Gestaltung bedingen.

Bei dem von J. B. Overton [1]) studierten *Thalictrum purpurascens* sind in den Embryosackmutterzellen bei Apogamie ähnliche Erscheinungen zu beobachten. Diese interessante nordamerikanische *Thalictrum*-Art ist auf dem Wege, ihre geschlechtlichen Funktionen einzubüßen, vermag aber vorerst nur in einem Teile ihrer Samenanlagen sich apogamisch fortzupflanzen. Ein Unterschied in der Anlage der zur generativen und der zur vegetativen Fortpflanzung bestimmten Embryosackmutterzellen ist nicht vorhanden, doch wird in letzteren eine Kernspindel mit nicht reduzierter Chromosomenzahl, mit 24 statt 12 Elementen, ausgebildet. Nach J. B. Overton halten die Chromosomen dieser in die vegetative Sphäre eintretenden Kernspindeln in ihrem Aussehen die Mitte zwischen jenen der heterotypischen und typischen Teilung. Es mag der Einfluß, welcher die Entwicklung in die vegetative Bahn zwingt,

1) Zuletzt in den Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1904, p. 274. Über Partheno genesis bei *Thalictrum purpurascens*.

sich erst relativ spät geltend machen und daher diese Mittelformen bedingen.

Ähnlich dürfte es auch nach einer vorläufigen Mitteilung von H. O. Juel[1]) bei *Taraxacum* sein. C. Raunkiaer[2]) hatte hier Parthenogenesis angegeben, Juel bestätigte dies und vervollständigte die Angaben durch das Studium des Verhaltens des Kerns der Embryosackmutterzelle. Die Entwicklung schlägt, wie er zeigte, auch in diesem Falle zunächst den generativen Weg ein und der Kern der Embryosackmutterzelle tritt in Synapsis ein. Ja, auf diese soll sogar die Diakinese folgen. Nichtsdestoweniger haben die Zählungen der chromatischen Elemente in der Kernspindel keine Reduktion ergeben, vielmehr 20—30 Elemente, wie in vegetativen Zellen. Die Bestimmung dieser Zahlen ließ sich in generativen wie auch vegetativen Zellen nur schwer vornehmen, was ihre Schwankung erklärt. Trifft die Juelsche Angabe zu, daß bei *Taraxacum* der Kern der Embryosackmutterzelle sogar das diakinetische Stadium[3]) erreicht, um dennoch in die vegetative Sphäre hierauf einzulenken, so würde das beweisen, daß selbst auf so fortgeschrittenem Wege die Umkehr zur vegetativen Teilung noch möglich bleibt. Während bei Kompositen sonst vier Enkelzellen aus der Embryosackmutterzelle hervorzugehen pflegen, also eine volle Tetradenbildung fortbesteht, soll die Embryosackmutterzelle von *Taraxacum* nach Einlenkung in die apogame Entwicklung sich nur ein einziges Mal teilen. Dieser Teilung würde keine andere Bedeutung zukommen, als jenen Teilungen, die sich bei den Alchimillen unter ähnlichen Verhältnissen vollziehen. Die untere der erzeugten Zellen bildet den Embryosack. — Hinzugefügt sei, daß W. O. Focke schon 1896 zu *Taraxacum* bemerkte, daß es zu den Gattungen gehört, in welchen Polymorphie und unsichere Umgrenzung der Arten mit dem Vorkommen mißgebildeter und verkümmerter Pollenkörner verbunden ist[4]).

C. H. Ostenfeld und C. Raunkiaer[5]) haben endlich an-

1) Kimdannelse uden Befrugtning hos Maelkebötte *(Taraxacum)*. Botan. Tidsskr. Bd. 25, Köbenhavn 1903, p. 109 ff.

2) Arkiv för Botanik, Bd. 2, No. 4, p. 7.

3) Juel schränkt die Angabe über Ähnlichkeit in der Diakinese dahin ein, daß er schreibt: „und vielleicht auch in der Diakinese“ (a. a. O., p. 9).

4) Über einige polymorphe Formenkreise (Abhandl. d. Naturwiss. Ver. zu Bremen, Bd. XIII, 1896, p. 242).

5) Kastreringsforsog med *Hieracium* og andre *Cichoricae* (Bot. Tidsskr. Bd. 25, 1903, p. 409), und Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung *Hieracium* (Ber. der Deutsch. botan. Gesellsch., 1904, p. 376).

gegeben, daß kastrierte Blüten von *Hieracium*-Arten keimfähige Früchte erzeugen. Ihre Versuche, die zu diesem Ergebnis führten, wurden in derselben Weise wie bei *Taraxacum* durchgeführt. Sie schnitten mit einem scharfen Rasiermesser den oberen Teil der Blütenknospen mitsamt den Antheren und Narben weg, und trotzdem erfolgte Keimbildung in den stehen gebliebenen Fruchtknoten. Die Versuche erstreckten sich über 22 Arten von *Hieracium*, gehörend zu den beiden Untergattungen *Pilosella* und *Archieracium*, und zwar stets mit gleichem, positivem Ergebnis, während andere zum Vergleich herangezogene Cichorieen negative Resultate lieferten. Das positive Ergebnis zeigte sich also auf die polymorphen Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium* eingeschränkt. Doch auch der Pollen anderer Cichorieen war zu künstlicher Keimung nicht zu bewegen, eine Erscheinung, die H. Molisch[1]) und B. Lidforss[2]) bereits aufgefallen war. Ostenfeld stellte nunmehr auch die Keimung der apogam erzielten Früchte fest, deren Keime ein normales Aussehen zeigten. Für bestimmte *Pilosella*-Pflanzen, bei welchen die Versuche mißglückten, stellte sich heraus, daß sie auch sonst Keime nicht ausbilden. Bei *Hieracium Pilosella*, doch auch bei mehreren anderen Cichorieen, ist dies keine seltene Erscheinung, da erfolgt die Vermehrung allein auf gewöhnlichem vegetativen Wege. Raunkiaer hatte des weiteren rein weibliche *Taraxacum*-Arten mit Pollen der zwittrigen bestäubt und Nachkommen erhalten, die rein weiblich waren und durchaus der Mutterpflanze glichen. Das wiederholte mit gleichem Ergebnis nunmehr Ostenfeld, nachdem es ihm gelungen war, zwei weibliche *Hieracium*-Arten ausfindig zu machen. Er schließt mit der Annahme, daß wahrscheinlich alle Pilosellen und Archieracien ohne Befruchtung keimfähige Samen entwickeln können[3]). — J. B. Overton hatte die Ostenfeld-Raunkiaerschen Angaben inzwischen im hiesigen botanischen Garten nachgeprüft und erzielte dieselben Erfolge. Er untersuchte auch nicht kastrierte Exemplare der Hieracien und fand zwar gelegentlich Pollenkörner auf ihren Narben, doch niemals Schlauchbildung aus diesen Körnern. Weitere Untersuchungen, insbesondere auch das histologische Studium der

1) Zur Physiologie des Pollens usw. (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Bd. 102, 1893, p. 428).

2) Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIII, 1899, p. 291).

3) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1904, p. 378.

Samenanlagen, sind überaus erwünscht. Ein vorhandener Widerspruch muß dann auch seine Lösung finden. Er besteht darin, daß von denselben Hieracien, deren apogame Fortpflanzung Ostenfeld-Raunkiaer sicherstellten, die Existenz von Bastarden behauptet wird. Im besonderen schreibt darüber A. Peter[1]), daß ihm die ausgedehnten vieljährigen Kulturen von Hieracienformen aller Gebiete im Münchener botanischen Garten Gelegenheit gaben, „die Entstehung zahlreicher Bastarde zu beobachten und ihr Verhalten zu den Stammformen zu studieren". Unter den von Peter beschriebenen *Hieracium*-Bastarden befinden sich auch die von Mendel gezüchteten, welche dieser seinerzeit an Nägeli sandte. An das Verhalten der „*Hieracium*-Bastarde" haben Peter[2]), Correns[3]), de Vries[4]) allgemeine Erörterungen geknüpft, welche eine erneute Prüfung verlangen. Für *Taraxacum* wurden auch Bastarde genannt[5]), während Raunkiaers Bastardierungsversuche zunächst nur negative Resultate ergaben. So ähnlich scheinen auch die Versuche ausfallen zu sollen, die Ostenfeld nunmehr für *Hieracium* unternahm[6]).

Zur apogamen Keimbildung ohne Reduktion der Chromosomenzahl dürfte unter den Phanerogamen endlich auch die von Treub[7]) untersuchte *Balanophora elongata* befähigt sein. Das schließt Juel[8]) aus den Treubschen Bildern, die auch mir für diese Schlußfolgerung zu sprechen scheinen.

Über die Angabe von Parthenogenesis bei *Ficus hirta* durch Treub[9]) müssen weitere histologische Untersuchungen erst näheren Aufschluß geben.

Was somit bisher über Parthenogenesis bei Phanerogamen bekannt ist, läßt sich der Apogamie unterordnen. Anders würde

---

1) Über spontane und künstliche Gartenbastarde der Gattung *Hieracium* sect. *Piloselloidcae* (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. V, 1884, p. 204).

2) a. a. O.

3) Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1901. p. [75]).

4) Die Mutationstheorie, Bd. II, 1903, p. 52 und a. a. O.

5) W. O. Focke, Über einige polymorphe Formenkreise (a. a. O., p. 242).

6) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1904, p. 379.

7) L'organe femelle et l'apogamie de *Balanophora elongata* (Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg, Bd. XV, 1898, p. 1 ff.).

8) a. a. O., p. 41.

9) L'organe femelle et l'embryogénie dans le *Ficus hirta* (Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Sér. 2, Bd. III, 1902, p. 124 ff.).

es bei bestimmten *Marsilia*-Arten sein, wenn sich herausstellt, daß dort wirklich, ohne Ergänzung durch noch unbekannte Kernverschmelzungen, die Keimbildung mit reduzierter Chromosomenzahl vor sich geht. Zunächst fehlen hierüber noch die Angaben und ist in den Versuchen die Entwicklung der Embryonen nicht über die jüngsten Stadien hinausgelangt[1]). — Bei der apogamen Entstehung der sporophyten Generation aus der gametophyten bei Farnen sind von Farmer, Moore und Digby[2]) vegetative Verschmelzungen von Kernen benachbarter Zellen nach Durchwanderung der sie trennenden Wände beschrieben worden, freilich von so eigener Art, daß sie zunächst befremden. Ganz allein stehen diese Angaben übrigens nicht mehr da, seitdem Vernon H. Blackman[3]) einen ähnlichen Vorgang bei der Anlage der Ächidien von Uredineen geschildert hat. Da sollen die Kerne einkerniger Mycelzellen, welche die Basis der *Accidium*-Anlage einnehmen, durch die trennende Zellwand wandern und in Zellen eintreten, welche den Mutterzellen der Ächidiosporen den Ursprung geben. Eine Verschmelzung der Kerne der beiderlei Zellen fände aber nicht statt, es nehme vielmehr aus jenen zweikernigen Zellen eine Generation den Ursprung, die durch zweikernige Zellen ausgezeichnet ist. Erst in den Teleutosporen vollziehe sich die Verschmelzung von je zwei Kernen zu einem Kern für die nachfolgende Generation. Blackman ist der Ansicht, daß die einstige Befruchtung der *Accidium*-Anlage durch die Spermatien der Spermogonien erfolgte, dann aber durch den geschilderten Vorgang ersetzt wurde. — Aus der überaus reichen zoologischen Literatur, welche die natürliche und künstliche Parthenogenesis behandelt, möchte ich hier nur einer ganz vor kurzem erschienenen Arbeit von M. K. Kostanecki Erwähnung tun. Er fand, daß bei künstlicher, durch KCl-Gemische veranlaßter Parthenogenesis der Eier von *Mactra* der Eikern sich erst in eigener Weise intranuklear, nach Art von Protozoen-Kernen, teilt, die beiden aus solcher Teilung hervorgegangenen Tochterkerne verschmelzen und ihre beiderseitigen Chromosomen in die Bildung einer Kernspindel eintreten, welche

1) Alexander Nathansohn, Parthenogenesis bei *Marsilia* und ihre Abhängigkeit von der Temperatur (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1900, p. 99).

2) On the cytology of Apogamy and Apospory (Proceedings of the roy. Soc., Bd. 71, 1903, p. 453).

3) On the fertilization, alternation of Generations and general Cytology of the *Uredineae* (Ann. of Botan., Vol. XVIII, 1904, p. 323).

die Merkmale einer Furchungsspindel zeigt. An diese Kernteilung ist erst eine Furchung des Eies geknüpft[1]). Daß dieser Befund aber nicht allgemeine Geltung für „künstliche Parthenogenese" im Tierreich beanspruchen kann, geht, wie auch Kostanecki hervorhebt, aus dem Vergleich mit den Ergebnissen hervor, die an anderen Objekten gewonnen wurden[2]). Ein Versuch, die Verschiedenheit der Befunde unter allgemeinere Gesichtspunkte zu bringen, wäre seiner Ansicht nach verfrüht. — Auch die Angaben über die Vorgänge bei natürlicher tierischer Parthenogenesis lassen noch keine einheitliche Behandlung zu. Auf die Mehrzahl der Befunde läßt sich immerhin die Vorstellung stützen, daß die parthenogenetische Keimanlage in dieser oder jener Weise in den Besitz der vollen Chromosomenzahl gelangt. Bei *Artemia salina*[3]) und verschiedenen anderen Tieren[4]) soll das durch Unterbleiben der zweiten Reifungsteilung erreicht werden, wobei es freilich, im Gegensatz zu der allgemein für Pflanzen herrschenden Regel, der zweite Teilungsschritt sein müßte, bei welchem die Zahlenreduktion sich vollzieht. Im Drohnenei verdoppeln sich nach A. Petrunkiewicz[5]) die Chromosomen durch Spaltung mit unterbleibender Zellteilung und stellen so die volle Zahl der Chromosomen für die Keimentwicklung her. — In denjenigen Fällen der künstlichen Parthenogenesis und Merogonie, wo die Keimentwicklung mit halber Chromosomenzahl vor sich geht, führt sie zur Bildung abnormer Larven, hingegen entstehen normale Larven, wenn durch entsprechende Einwirkungen die Bildung des zweiten Richtungskörpers verhindert wird und die Zahl der Chromosomen infolgedessen normal bleibt[6]). So folgert A. Petrunkiewicz[7]), daß die „Zahl" der Chromosomen für eine normale Entwicklung von Wichtigkeit sei. Möglicherweise führten diesbezügliche Abweichungen zu

---

1) Über die Veränderungen im Innern des unter dem Einfluß von KCl-Gemischen künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Mactra* (Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, Math.-naturwiss. Kl. 1904, p. 70).

2) a. a. O., p. 87.

3) Alexander Petrunkiewicz, Die Reifung der parthenogenetischen Eier von *Artemia salina* (Anat. Anzeiger, Bd. XXI, 1902, p. 259).

4) Weismann und Ishikawa, Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern (Ber. d. naturf. Gesellsch. in Freiburg, Bd. III, 1887).

5) Zuletzt in künstlicher Parthenogenese (Zool. Jahrb., Suppl. VII. Festschr. für Weismann, 1904, Sonderabz. p. 10).

6) In der letztzitierten Arbeit p. 9, 48, 49.

7) a. a. O., p. 17, 49.

Störungen in der festgesetzten Korrelation der gesamten Zellorgane. — Für die Annahme, daß es auf die volle Chromosomenzahl für die dem Befruchtungsvorgang sonst entstammende Generation ankommt, fällt das Verhalten der apogamen Phanerogamen, bei welchen der Reduktionsvorgang der Chromosomen unterbleibt, nicht wenig ins Gewicht; so auch für Farne die Angaben über Kernverschmelzungen in Prothallien, welche der apogamen Keimbildung vorausgehen sollen, endlich selbst bei Pilzen die letzte Arbeit Blackmans über Uredineen. Blackman möchte das Einwandern der Kerne in die Zellen junger Ächidienanlagen, das zweikernige Zellen schafft, als eine „reduced form of fertilization“ [1]) auffassen, während es für mich eben nur ein neues Zeugnis für die Notwendigkeit abgibt, die Zahl der Chromosomen auf die Höhe zu bringen, wie sie die sonst durch Befruchtung erzeugte Generation für ihre Entwicklung verlangt.

Aus der abnormen Entwicklung bei halber Chromosomenzahl möchte Petrunkiewicz auf eine essentielle Verschiedenheit der Chromosomen, wie sie Boveri annehmen zu müssen glaubt, nicht schließen. Er führt als Argument gegen eine solche Annahme die Reduktionsteilung an, bei der, falls die Chromosomen untereinander essentiell verschieden wären, notwendigerweise sämtliche mütterlichen Chromosomen dem einen, sämtliche väterlichen dem andern Tochterkern zugeteilt werden müßten; sonst könnte es den Geschlechtsprodukten an diesem oder jenem essentiellen Merkmal fehlen. Der gegen Boveri gerichtete Einwand würde in gleichem Maße die entsprechende von mir in dem Aufsatz über Reduktionsteilung vertretene Auffassung treffen, zu der ich mich durch Boveris Erwägungen und mehr noch durch die Mendelsche Spaltungsregel bestimmen ließ [2]). Daß tatsächlich nicht sämtliche Chromosomen des einen Elternteils dem einen, des andern dem andern Tochterkern bei der Reduktionsteilung zufallen, glaube ich für die Pollenmutterzellen von *Tradescantia* direkt sichergestellt zu haben. Trotzdem ist der von Petrunkiewicz erhobene Einwand nicht stichhaltig, weil, wie ich das auch für Pflanzen bereits zu zeigen suchte und bald des näheren noch begründen werde, gleichwertige Chromosomen der beiden Eltern vor der Reduktionsteilung sich

1) a. a. O., p. 364.

2) Über Reduktionsteilung (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Phys.-math. Kl., Bd. XVIII, 1904, p. 612).

paaren. Ob also das väterliche oder das mütterliche Chromosom in den einen der beiden Tochterkerne übergeht, ist für die in Betracht kommende Frage gleich, beide vertreten innerhalb der in Betracht kommenden Grenzen dieselben Qualitäten.

Juel gab an, daß bei der apogamen *Antennaria alpina* es zu einer vollständigen Verschmelzung der Polkerne nicht kommt. Die Endospermbildung soll durch getrennte Teilung der beiden Polkerne eingeleitet werden[1]). Bei apogamen Eualchimillen konnte Murbeck[2]) zwar eine volle Verschmelzung der Polkerne feststellen, doch sah er sie erst im letzten Augenblick sich vollziehen, unmittelbar vor Eintritt der Endospermteilung. Bei *Antennaria dioica* und bei *Alchimilla arvensis* findet hingegen nach Juel und Murbeck die Verschmelzung der beiden Polkerne auf gewohntem Entwicklungszustand statt. Ein solches Verhalten gilt, wie ich hinzufügen kann, auch für die nicht apogamen Eualchimillen. — Meine Untersuchungen der Polkerne apogamer Eualchimillen führten mich zu denselben Ergebnissen, wie Murbeck. Ich sah die beiden Polkerne in fertigen Embryosäcken für gewöhnlich nur aneinandergedrückt und an ihren Berührungsseiten abgeflacht, doch deutlich durch eine Scheidewand geschieden (Fig. 35, 36, Taf. III). Der Schwund dieser Scheidewand erfolgte unter Umständen erst beim Vorhandensein eines mehrzelligen Keimes (Fig. 37, Taf. III)[3]). Nur in vereinzelten Fällen vollzog sich die Verschmelzung, während der Eiapparat noch ruhte, so besonders bei *Alchimilla splendens*. Aus der im allgemeinen hier erst so spät erfolgenden Verschmelzung ist zu schließen, daß die Neigung der Polkerne, sich miteinander zu vereinigen, bei apogamer Anlage sehr schwach ist. Das mag dadurch veranlaßt sein, daß sie beide die volle Zahl der Chromosomen führen, der Reiz somit wegfällt, diese Zahl zu ergänzen. Erst diejenigen Einflüsse, welche die Keimbildung aus dem apogamen Ei anregen und die Polkerne zur Endospermbildung zwingen, veranlassen auch die Verschmelzung der letzteren vor Beginn der Teilungen. Doch mag unter Umständen diese Verschmelzung auch unterbleiben können[4]), und die beiden Polkerne getrennt in die Endospermteilungen eintreten, so wie es Juel für *Antennaria alpina*

1) a. a. O., p. 22, 24.
2) a. a. O., p. 30.
3) Vgl auch Murbeck, a. a. O., p. 32.
4) Murbeck, a. a. O., p. 31.

geschildert hat, solche Fälle dürften aber bei Eualchimillen, soweit meine Erfahrungen reichen, nur selten sein.

Bei sexuell normalen Angiospermen, deren Ei befruchtet wird, und bei denen ein zweiter Spermakern sich gleichzeitig mit den Polkernen vereinigt, wird der Beginn der Keim- und Endosperm-Entwicklung durch diese Vorgänge übereinstimmend reguliert. Dieser regelnde Einfluß fällt für die apogamen Eualchimillen weg und wird nicht in gleich unmittelbar wirksamer Weise durch ernährungsphysiologische Reize ersetzt. Daher der Beginn der apogamen Keimentwicklung und der Endospermbildung hier mehr oder weniger weit auseinander liegen kann und diese Vorgänge in ihrem weiteren Verlauf nicht übereinstimmend ineinander zu greifen brauchen. So habe ich beispielsweise Fälle notiert, wo 12 Keimzellen und 8 Endospermkerne, 6 Keimzellen und 4 Endospermkerne, 22 Keimzellen und 8 Endospermkerne, doch auch 2 Endospermkerne bei noch ungeteiltem Embryo in den Embryosäcken vorlagen. Murbeck hat bei *Alchimilla speciosa* sogar einen Fall von 8, und einen andern von 32 Endospermkernen bei noch ungeteiltem Ei beobachtet[1]).

Dem Vorausgeschickten sei hinzugefügt, daß ich überaus zahlreiche Kernteilungen in den Keimanlagen der apogamen Eualchimillen zu beobachten Gelegenheit hatte, und die Abzählung der Chromosomen, soweit sie möglich war, dann stets die nicht reduzierte Zahl von gegen 60 Elementen ergab. Im optischen Durchschnitt der Längsspindel konnte man dementsprechend etwa 9 Kernplattenelemente feststellen (Fig. 38, Taf. III). Anderseits war die Zahl der Chromosomen in den sich teilenden Endospermkernen weit größer. Der optische Durchschnitt der Kernplatten ließ mindestens 12, meist aber noch mehr Chromosomen unterscheiden. Nicht selten ist eine Kernspindel in dem dünnen Wandbeleg abgeplattet und weist dann in Flächenansicht des letzteren noch eine wesentliche Steigerung der Zahl ihrer Chromosomen auf

1) Im allgemeinen eilen die Teilungen des Endospermkerns jenen des Keimkerns voraus. Merkwürdigerweise bieten einige phanerogame Wasserbewohner hiervon eine Ausnahme. Guignard berichtet für *Najas major* (Journ. d. Botan., Bd. XV, 1901, p. 210), daß die Teilung ihrer Keimanlage vor jener des Endospermkerns sich vollziehe. John Galentin Hall (Botan. Gazette, Bd. XXXIII, 1902, p. 217) läßt sich den Endospermkern von *Limnocharis emarginata*, dem er einen sehr eigenartigen Ursprung zuschreibt, erst teilen, nachdem die Keimanlage zweizellig wurde. Nach Robert B. Wylie (Botan. Gazette, Bd. XXXVII, 1904, p. 17) teilt sich der Endospermkern von *Elodea canadensis* erst bei Vorhandensein eines zweizelligen Keimes.

(Fig. 39, Taf. III). Die Gesamtzahl der Chromosomen in den Endospermkernen dürfte sich jedenfalls der theoretisch geforderten Zahl 128 nähern. In dem Wandbeleg der *Alchimilla speciosa* und *splendens* sind mir auch dreipolige Kernspindeln begegnet (Fig. 40, Taf. III), wie sie auch sonst in den protoplasmatischen Wandbelegen angiospermer Embryosäcke nicht gerade selten sind. Ihr Vorkommen bei Eualchimillen ist insofern belehrend, als es zeigt, daß diese Mehrpoligkeit nicht durch die sonst gegebene Zusammensetzung des Endospermkernes aus drei Kernen bedingt zu sein braucht. Solche dreipoligen Kernspindeln der Eualchimillen sind anderseits überreich an Chromosomen, so daß sie wohl Kernen angehören, die aus zufälligen Verschmelzungen hervorgingen.

Erst wenn die Zahl der Endospermkerne durch fortgesetzte freie Teilung bis auf etwa 128 heranwuchs und die Entwicklung des Keimes soweit gedieh, daß er herzförmige Gestalt erlangte, findet Scheidewandbildung im protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosacks statt. Dieser hat dann auch seine endgültige Größe erreicht, und es dürfte wohl eben dieses Aufhören seines Wachstums, durch welches die Endospermkerne des Wandbelegs dauernd auseinander gerückt wurden, sein, das die Zellbildung auslöst. Von *Alchimilla splendens* Christ lagen mir mehrere Präparate beginnender Scheidewandanlage vor, die in gewohnter Weise eine allseitige Ausbildung von Verbindungsfäden zwischen den Endospermkernen, diese somit von den bekannten Strahlungen umgeben, zeigten.

Murbeck hat bereits die Verholzung und spiralige Verdickung geschildert[1]), welche die äußerste Zellage des durch Zellteilungen zuvor verstärkten Integumentes der Alchimillen ergreifen. Er fand, daß von diesem Vorgang einige Zellen am Scheitel des Integuments zunächst öfters ausgeschlossen bleiben, woraus man jedoch nicht folgern dürfe, daß dadurch einst das Vordringen des Pollenschlauchs zum Embryosack erleichtert werden sollte. Denn die frühzeitige Verwachsung der Integumente über dem Nucellus bei allen apogamen Alchimillen spricht dafür, daß sie sämtlich chalazogamen und nicht porogamen Ursprungs sind. — Ich habe den Augenblick der Verholzung und spiraligen Verdickung des äußersten Integuments bei einer ganzen Anzahl der von mir untersuchten Alchimillen verfolgt und kann hinzufügen, daß eine Beziehung dieser Erscheinung zu

1) a. a. O., p. 27.

früherer Befruchtung um so weniger angenommen werden darf, als sie tatsächlich sich erst auf einem Entwicklungszustand einzustellen pflegt, dem die Befruchtung längst vorausgegangen wäre. In diesen Beobachtungen habe ich angemerkt, daß bei *Alchimilla leptoclada* Bus. die Verholzung und spiralige Verdickung der äußeren Integumentschicht meist sich erst längere Zeit nach dem Öffnen der Blüten einstellt, und der Embryosack dann, wenn überhaupt, schon einen mehrzelligen Keim zu führen pflegt. Selbst bei Vorhandensein eines zwölfzelligen Embryo konnte die in Betracht kommende Verholzung und spiralige Verdickung des Integuments unter Umständen erst angedeutet sein. — Etwas zeitiger als bei *Alchimilla leptoclada* vermag die gleiche Erscheinung sich bei *Alchimilla sericata* Rchb., *A. fallax* Bus. und *A. speciosa* Bus. einzustellen. Bei *A. splendens* Christ und *A. micans* Bus. beobachtete ich ihren Beginn in einzelnen Fällen gleich nach Fertigstellung des Embryosacks.

Auf die Verholzung und spiralige Verdickung der äußeren Integumentschicht folgt alsbald eine weit stärkere, auch mit viel bedeutenderer Wandverdickung verbundene Verholzung der inneren Gewebeschichten der Fruchtknotenwandung. Diese Schichten schließen an eine kristallführende Zellage an, die allen Alchimillen, auch der *A. arvensis*, eigen ist und annähernd an die Mitte der Fruchtknotenwandung sich hält.

Murbeck hat bereits darauf hingewiesen[1]), daß die Keimbildung bei Eualchimillen schon in Blüten begonnen haben kann, die noch geschlossen sind. Er wies das im besondern für *Alchimilla alpina* nach, mit dem Bemerken, daß die gleiche Erscheinung wohl bei den andern Arten selten sei. Mir ist sie wiederholt bei *Alchimilla leptoclada* Bus., die der *A. alpina* nah verwandt ist, und der hybriden *A. trullata* begegnet. Auch bei *A. fallax* Bus. fand ich einmal einen zwar noch einzelligen, doch bereits mit Membran umgebenen und schlauchartig gestreckten und ein anderes Mal einen bereits zweizelligen Keim auf Längsschnitten durch geschlossene Blüten. Bei *Alchimilla speciosa* Bus. und *splendens* Christ war in allen von mir untersuchten Fällen die Blüte offen vor Beginn der Keimentwicklung.

Die kugelige Narbe, die den Griffel der Eualchimillen abschließt, weist bei den apogamen Arten niemals gekeimte Pollen-

1) a. a. O., p. 28.

körner auf und auch ungekeimte traf ich dort nicht an, mit einer Ausnahme, der *A. fissimima* Bus., was sich für letztere aus dem Umstand erklärt, daß sie Pollen bildet, der, wenn auch nicht keimfähig, so doch aus den Antheren entlassen wird. Die Narben der apogamen Arten halten sich lange unverändert und beginnen erst abzusterben und zu schrumpfen, wenn die Keimentwicklung im Embryosack schon weit vorgeschritten ist.

Der Eiapparat (Fig. 35, 36, Taf. III) der apogamen Eualchimillen zeigt gewohnten Bau[1]). Alle drei Zellen sind etwas gestreckt, das Ei ein wenig tiefer inseriert als die Synergiden. Letztere führen ihren Kern über der Vakuole, das Ei unter dieser. Die Embryosackwand ist am Eiapparat etwas gequollen, besonders an der Ansatzstelle der Synergiden, wodurch eine sich nicht tingierende, linsenförmige Anschwellung dort entsteht, welche den Protoplasten der Synergiden entsprechend zurückdrängt. Trotz ausbleibender Befruchtung schrumpfen die Synergiden nach begonnener Keimentwicklung und werden alsbald resorbiert. Die auf Befruchtung eingerichteten Alchimillen weichen im Bau ihres Eiapparates von den apogamen nicht ab (Fig. 51, Taf. IV)[2]). Die Gegenfüßlerinnen bleiben bei den apogamen Eualchimillen nackend und erfahren keine Vermehrung; ebenso verhält es sich bei *Alchimilla pentaphylla* und den anderen geschlechtlich normalen Vertretern des Subgenus *Eualchimilla*, während die zu den *Aphanes* gehörende *A. arvensis*, wie schon Murbeck[3]) fand, die Zahl ihrer Gegenfüßlerinnen durch Teilung bis auf ein Dutzend und mehr erhöhen kann.

Murbeck hat gezeigt[4]), daß bei der geschlechtlich normalen *Alchimilla arvensis* die junge Samenanlage zunächst die nämlichen Bilder wie bei den apogamen Eualchimillen darbietet. Eine oder einige Embryosackmutterzellen treten hierauf in derselben Weise, wie dort, in Synapsis ein, teilen sich aber dann heterotypisch. Die

1) Vgl. auch Murbeck, a. a. O., p. 24.

2) Diese Figur stellt einen auf die ausgebliebene Befruchtung wartenden Embryosack von *A. pentaphylla* dar. Die links vom Ei sichtbare Synergide war bereits stärker lichtbrechend geworden.

3) a. a. O., p. 38.

4) Auf p. 37 der zuerst zitierten Arbeit, außerdem in einer etwas späteren Veröffentlichung: Über das Verhalten des Pollenschlauches bei *Alchimilla arvensis* (L.) Scop. und das Wesen der Chalazogamie (Lunds Univ. Årsskr., Bd. 36, 1901, No. 09).

Synapsis wird rascher durchlaufen; die heterotypische Kernspindel, die ich in Fig. 5, Taf. I abgebildet habe, zeigt den nämlichen Bau und die nämliche auf 16 reduzierte Zahl von Chromosomen, wie in den Pollenmutterzellen (Fig. 2) derselben Pflanze. Murbeck kam es vor, „als ob eigentümlicherweise auch bei *A. arvensis* die Reduktion der Chromosomenzahl bei der Teilung der Embryosackmutterzelle ausbleibe“[1]), doch ist Murbeck zu keiner vollen Gewißheit hierüber gekommen, „weil Kerne und Chromosomen bei dieser Art noch kleiner als bei der Sektion *Eualchimilla* sind“. Aus dieser letzten Angabe möchte ich schließen, daß Murbeck nur vegetativ sich teilende Zellen des Archespors zur Ansicht bekam. Tatsächlich sind die Elemente der Kernplatte in der heterotypischen Kernspindel von *Alchimilla arvensis* (Fig. 2, Taf. I) eher größer denn kleiner, als in den mit weit größerer Chromosomenzahl und nur auf typischem Wege sich teilenden Kernen des Archespors der apogamen Eualchimillen. Die Angabe von Murbeck, daß in der Nucellaranlage der *Alchimilla arvensis* vielfach einzelne Archesporzellen sich nicht teilen, kann ich bestätigen, muß aber hinzufügen, daß es besonders seitenständige sind; nur ganz ausnahmsweise unterbleibt die Teilung in einer medianen Archesporzelle. Vor allem ist es aber auch hier nicht ein Zeichen, daß sich die Archesporzelle nicht teilen soll, wenn sie „ganz dieselben Struktureigentümlichkeiten wie bei den parthenogenetischen Arten“ aufweist. Aus den heterotypisch geteilten Embryosackmutterzellen, oder, wie meist, nur aus einer solchen Mutterzelle, gehen vier, oder auch nur drei Zellen hervor, von denen im allgemeinen eine einzige sich zum Embryosack zu entwickeln beginnt. Es pflegt das die unterste Zelle einer Reihe zu sein. Es kommen Fälle mit mehreren Embryosackanlagen vor, von welchen aber, wie auch Murbeck fand, stets nur eine die volle Ausbildung erlangt. Der Nucellus von *Alchimilla arvensis* ist auf entsprechenden Entwicklungsstadien meist etwas schlanker als jener der apogamen Eualchimillen. Das Integument schließt ebenso rasch und ebenso vollständig wie bei apogamen Eualchimillen über dem Nucellus zusammen. Die Entwicklung des Embryosacks schreitet in für Angiospermen gewohnter Weise und zwar rascher als bei apogamen Eualchimillen fort und ist alsbald vollendet. Der Eiapparat ist nicht anders wie bei Eualchimillen ausgerüstet. Griffel und Narbe von *Alchimilla arvensis*

1) a. a. O., p. 38.

gleichen auch jenen der Eualchimillen, doch findet man gekeimte Pollenkörner auf der Narbe. Der Pollenschlauch legt den von Murbeck geschilderten Weg zurück[1]), durch Griffel und Placenta, um von der Chalaza aus sich empor zu wenden, im Integument aufwärts zu wachsen, in den Nucellarscheitel zu treten und zwischen oder neben den Synergiden in den Embryosack einzudringen. Sein Nachweis ist übrigens nicht leicht und habe ich mit demselben, angesichts der eingehenden Untersuchung von Murbeck, mich nicht länger abgemüht. — Die Verschmelzung der Polkerne ist bei *Alchimilla arvensis* früher als bei den apogamen Eualchimillen vollzogen, und es schreitet auch die Endospermbildung rascher fort. In den in Teilung begriffenen Kernen junger Keimanlagen (Fig. 7, Taf. I) konnte ich die vegetative Zahl der Chromosomen feststellen, wenn es im einzelnen meist auch nicht möglich war, alle 32 einzeln abzuzählen. Ein abnormer Fall begegnete mir, in welchem bei vierzelligem Embryo eine Teilung des Endospermkerns unterblieben war und dieser mit zwei gesonderten Nukleolen versehen in der Mitte des Embryosacks noch ruhte. — Die Narbe schrumpft nach der Befruchtung alsbald zusammen, die entleerten Pollenkörner lassen sich noch längere Zeit an ihr nachweisen.

Die Blüten öffnen sich gleich nach Fertigstellung des Eiapparates. Soweit als mir befruchtete Eier in den Präparaten von *Alchimilla arvensis* entgegentraten, war auch die Narbe stets bestäubt. Wie bei den apogamen Eualchimillen stellt sich weiterhin Verholzung und Spiralbildung oben in der Samenanlage in der äußeren Integumentschicht, Ausbildung einer Kristallschicht in der Fruchtknotenwandung, Verholzung und Verdickung ihrer nach innen zu folgenden Gewebe ein. Von der Spiralbildung und Verholzung in der äußeren Integumentschicht bleiben einige Zellen des Scheitels längere Zeit ausgeschlossen. Mit den Wegen des Pollenschlauchs hat das nichts zu schaffen, da dieser ja im Innern des Integuments emporsteigt, außerdem die Befruchtung jeder Verholzung und Spiralbildung am oberen Ende der Samenanlage vorauseilt. Der volle Abschluß durch Verdickung und Spiralbildung am oberen Scheitel des Integuments vollzieht sich erst nach begonnener Keimentwicklung.

Alchimilla pentaphylla weist in ihrer Samenanlage ganz ähnliche Entwicklungsvorgänge wie *Alchimilla arvensis* auf. Dank dem Material,

1) Erste Abhandlung p. 37, in der zweiten p. 5 ff. Für die Einzelheiten verweise ich auf diese zweite Arbeit, die mich der Mühe enthob, selbst den Vorgang eingehender zu verfolgen.

das Herr R. Buser für mich in Ober-Savoyen einlegte, war ich in der Lage, alle wichtigen Entwicklungszustände schließlich zu erlangen. Das Archespor der Samenanlage bei *Alchimilla pentaphylla* ist ebenso wenigzellig, wie bei *A. arvensis*, und nur einige wenige Embryosackmutterzellen, oder auch nur eine einzige solche Zelle, kommen zur Ausbildung. Der Kern der Embryosackmutterzelle macht zunächst dasselbe Synapsisstadium, wie wir es auch im Archespor der apogamen Eualchimillen sehen konnten, durch. Dann tritt er in Diakinese ein (Fig. 46, Taf. IV). Auf diesem Zustande ließen sich in ihm mit annähernder Sicherheit 32 Chromosomenpaare, so wie in den Kernen der Pollenmutterzellen, abzählen. Auch gelang es mir, die Reduktionsspindel zu finden (Fig. 47), und auch diese wies die erwähnte Zahl chromatischer Elemente im optischen Durchschnitt auf. Aus der Embryosackmutterzelle gehen vier, wohl nur selten drei Zellen hervor, von denen die unterste, wie Fig. 48 zeigt, zur Embryosackanlage wird, die oberen alsbald abzusterben beginnen, dabei stark lichtbrechend werden und schrumpfen. Die Entwicklung der Embryosackanlage schreitet rasch vor, wie denn die Beschleunigung der Anlage im Verhältnis zu den apogamen Arten hier ebenso wie bei *A. arvensis* auffällt. Die Hemmungen im Entwicklungsgang, die sich bei allen apogamen Arten geltend machen, fallen hier oben auch weg. Die Integumentränder haben einander über dem Nucellus noch nicht erreicht, während die Embryosackanlage schon, wie in Fig. 49 a, Taf. IV zu sehen ist, den zweiten Teilungsschritt ihrer Kerne vollzieht. Auch an diesen Kernen war die reduzierte Zahl der Chromosomen abzuzählen (Fig. 49 b). Den letzten Teilungsschritt der Embryosackkerne sehen wir in Fig. 50, Taf. IV, wobei der Kern des oberen Paares in der Polansicht sich zeigt und so auch zur Abzählung seiner Chromosomen einladet. Hierauf folgt die Fertigstellung des Eiapparates und der Antipoden und die Verschmelzung der Polkerne, die sich meist ereignet, sobald sie einander erreichen. Fast ausnahmslos hat jede Samenanlage nur einen Embryosack aufzuweisen. Der Verschluß der Mikropyle fällt mit der Fertigstellung des Embryosacks zeitlich zusammen; alsbald öffnet sich auch die Blüte.

Im Gegensatz zu den apogamen Eualchimillen verläuft die Entwicklung dieser sexuell normalen meist ohne Störungen. Etwa 90 % der Schnitte sind zu brauchen, während bei apogamen Arten in extremen Fällen 90 % den Dienst versagen. Als sehr angenehm

beim Schneiden wird bei *Alchimilla pentaphylla* die sehr beschränkte Behaarung der Blüten empfunden. Denselben Vorteil gewähren aber auch wenig behaarte oder haarlose apogame Enalchimillen. Bei *Alchimilla pentaphylla* finden sich nur wenige abstehende, stärker verdickte Haare innerhalb der Blüte, unter dem Nektarringe. Die Außenseite der Blüten ist so gut wie kahl; die etwas gewundenen Haare, welche dem oberen Rande der Kelchblätter entspringen und am Knospenverschluß mitwirken, sind dünnwandig.

Das Untersuchungsmaterial von *A. pentaphylla*, welches mir Herr R. Buser zunächst aus seinem Garten gesandt hatte, war unbefruchtet geblieben. Ich traf in allen Blüten die Embryosäcke der Befruchtung harrend an. Die Samenanlage vergrößerte sich schließlich etwas, der Embryosack nahm entsprechend an Umfang zu, das Ei und der sekundäre Embryosackkern schwollen wohl ein wenig an, vermochten aber nicht, in Teilung einzutreten. Die Fähigkeit zur apogamen Entwicklung ging der Pflanze ab, zu einer Entwicklung, die in den gegebenen Embryosäcken freilich echte Parthenogenesis gewesen wäre, da die Eier nur über eine reduzierte Zahl von Chromosomen verfügen. Solche echte Parthenogenesis stellt sich hier nicht ein, ebensowenig aber auch wurde infolge ausgebliebener Befruchtung älterer Blüten eine apogame Entwicklung in neu angelegten angeregt. Es begannen vielmehr in allen Embryosäcken die Synergiden schließlich lichtbrechender, der Inhalt des Eies und der sekundäre Embryosackkern körnig zu werden. Unsere Fig. 51, Taf. IV stellt den oberen Teil eines Embryosacks der Buserschen Gartenkultur dar, der vergeblich auf Befruchtung wartete. Die eine Synergide, die im Bilde sichtbar war, begann bereits ihr Aussehen zu verändern.

In dem Material, das mir Herr R. Buser von der Gemmi sandte, sowie jenem, das er für mich in Ober-Savoyen einlegte, war übrigens auch nur ein Bruchteil der Blüten befruchtet, so daß es sehr viel Mühe kostete, den Augenblick der Befruchtung in den Präparaten zu erlangen.

Zum Hilfsmittel der Selbstbestäubung hatten die Gartenexemplare der *Alchimilla pentaphylla* nicht gegriffen und ebensowenig vermochten sie das, allem Anschein nach, an ihrem natürlichen Standort zu tun.

Was über die Bestäubungsverhältnisse der *Alchimilla* in der Literatur berichtet wird, ist zum Teil widersprechend und nicht

immer zutreffend. Das konnte auch nicht anders sein, da die Bestäubung von Arten geschildert wird, die überhaupt keinen normalen Pollen entwickeln und ihre Antheren nicht entleeren, also auch schlechterdings nicht bestäubt werden können. Über *Alchimilla vulgaris L.*, also eine apogame Art mit mangelhafter Pollenbildung, berichtet Kerner von Marilaun[1]), daß beim Öffnen ihrer Blüten die Antheren noch geschlossen, die Narbe aber belegungsfähig sei. Diese Narbe stehe in der Mitte der Blüte und rage nur wenig über das Loch empor, von welchem das durch die Blüte gespannte, honigabsondernde Zwerchfell durchbrochen ist. Zu dieser Zeit sei Kreuzung möglich. Binnen 24 Stunden wachse der Griffel, der die Narbe trägt, in die Länge und halte dabei eine schräge Richtung ein, so daß er auf eine der vier Antheren trifft, welche inzwischen mit einer Querspalte aufgesprungen sind. So sei unvermeidlich, daß die Narbe mit dem dort entbundenen Pollen belegt werde. — Zu derselben *Alchimilla vulgaris L.* bemerkt Hermann Müller[2]), daß in den meisten ihrer Blüten entweder die Staubgefäße vollständig entwickelt, der Stempel aber so kurz sei, daß die Narbe kaum aus dem honigabsondernden Ringe des Kelches hervorrage, oder die Staubbeutel vollständig verkümmert, bei weit herausragendem Griffel. Es käme auch vor, daß ein oder zwei Staubgefäße nebst dem Griffel entwickelt, die übrigen verkümmert seien. Selbstbestäubung will Hermann Müller nicht beobachtet haben und er vermutet, daß Fremdbestäubung durch häufigen Insektenbesuch gesichert sei. In den „Alpenblumen" dehnt Hermann Müller seine Beobachtungen über *Alchimilla alpina* L., *A. fissa* Schummel und *A. pentaphylla* L. aus[3]), im wesentlichen mit demselben Ergebnis wie bei *A. vulgaris*. Als Besucher der Blüten dieser Pflanzen führte er „vorwiegend kurzrüsselige Insekten" an. Bei Paul Knuth[4]) finden sich ganz ähnliche Angaben, und es werden außerdem Lindman, Loew, Mac Leod, Plateau und Scott-Elliot angeführt, die in verschiedenen Teilen von Europa Fliegen, Käfer, kleine Hymenopteren, kleine Bienen, eine Blattwespe und zwei Falter auf diesen Pflanzen beobachtet haben. Als eigne Wahrnehmung fügt Knuth hinzu,

1) Pflanzenleben Bd. II, 1891, p. 347.

2) Die Befruchtung der Blumen durch Insekten, 1873, p. 210.

3) Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben, 1882, p. 222.

4) Handbuch der Blütenbiologie Bd. II, 1898, p. 377.

daß er trotz mehrfacher Überwachung keine Insekten an diesen Blüten gesehen habe. In den unscheinbaren Blüten von *A. arvensis* Scopoli ist endlich, nach O. Kirchner[1]), ein Nektarium zwar vorhanden, doch nicht gelb wie bei den Eualchimillen, sondern grün und nicht fähig, Nektar abzusondern. Das einzige vorhandene Staubblatt stehe schräg nach innen, so daß die Anthere über der Narbe liege und spontane Selbstbestäubung erfolgen müsse.

Was zunächst *Alchimilla arvensis* anbetrifft, so wäre unter den Besonderheiten dieser Art anzuführen, daß ihr einziges Staubgefäß nicht wie die Staubgefäße der Eualchimillen auf der Außenseite des Nektarringes inseriert ist, sondern an dessen Innenseite. Außerdem ist es, worauf mich Herr Buser aufmerksam machte, annähernd episepal und keinesfalls alternisepal wie die Staubgefäße der Eualchimillen[2]). Der Nektarring oder Discus zeigt die Färbung des Kelches, ist schmal abschüssig, wesentlich schwächer als bei Eualchimillen entwickelt. Doch sind die absondernden Zellen nicht ganz rückgebildet. Sie liegen hypodermal in etwa zwei Schichten unter der Epidermis des Nektarringes und weisen dichteren plasmatischen Inhalt auf. Das Staubgefäß ist schräg nach außen orientiert und seine Anthere fällt im Verhältnis zur Größe der ganzen Blüte durch ungewöhnlichen Umfang auf. Es dürfte wohl, wie O. Kirchner annimmt, Selbstbestäubung in diesen Blüten erfolgen, doch möchte R. Buser diese Angabe erst noch experimentell geprüft sehen. Bei den Eualchimillen tritt der gelbe Nektarring, im Gegensatz zu der *A. arvensis*, sichtbar hervor, und die blütenreichen Infloreszenzen könnten somit den Insekten sehr wohl in die Augen fallen. Trotzdem konnte Knuth sich von Insektenbesuch bei diesen Pflanzen nicht überzeugen. So auch schrieb mir Herr R. Buser, er habe nie ein zielbewußtes Anfliegen von Insekten für Eualchimillen feststellen können. Er hatte zwei Fenstersimse voll Alchimillen, worunter die so auffällige *A. speciosa* in voller Sonne. Er stand häufig hinter dem Fenster, um die Sache zu beobachten und in Betracht kommende Insekten event. abzufangen. „Besonders Fliegen stolperten gern über die Blütenstände, kleine Hymenopteren schlängelten sich durch, Tagfalter

1) Flora von Stuttgart und Umgebung mit besonderer Berücksichtigung pflanzenbiologischer Verhältnisse, 1888, p. 449.

2) Herr Buser hob in einem Briefe an mich hervor, wie unrichtig vielfach die neueren Angaben über *A. arvensis* lauten, während schon Schkuhr, Botan. Handbuch, Bd. I, 1791, p. 87 und Taf. 28, die Pflanze im wesentlichen zutreffend geschildert hat.

zeigten sich, aber kein Insekt arbeitete in bestimmter Richtung, die zur Bestäubung hätte führen müssen. Es erschien wie gleichgültig, ob sie auf die Alchimillen oder auf einen andern Gegenstand daneben anflogen.“ Herr Buser hat keines der Tierchen für seinen Anflug verantwortlich machen wollen und keinen anderen Insektenbesuch als solchen gesehen. Ich selbst konnte mich auch neuerdings in Chamonix nicht von einem regelrechten Besuch durch Insekten an den Blüten dieser Pflanzen überzeugen. — Auf Längsschnitten durch die Blüten der Eualchimillen springt der Nektarring weit stärker als bei *A. arvensis* als Wulst am Ausgang der Kelchröhre vor. Inhaltsreiche Zellen sind in zwei bis drei Schichten unter der Epidermis des Nektariumringes angebracht. — Die Nektarsekretion ist bei alledem eine minimale, bei den meisten Arten kaum nachweisbar. In der sich öffnenden Blüte neigen die Staubblätter etwas zusammen und richten ihre Antheren nach innen. Der Griffel ist noch kurz, so daß die kugelige Narbe nur wenig über den Nektarring hinausragt. Später legen sich die Staubblätter etwas auseinander, es streckt sich der Griffel und hebt seine Narbe empor. Wie wenig dabei auch bei den sexuell normalen Arten, zum mindesten *A. pentaphylla*, Selbstbestäubung eintritt, das lehrten mich die an den Präparaten aus dieser Pflanze gesammelten Erfahrungen. Aber auch die Fremdbestäubung sexuell normaler Arten ist überaus dürftig, so daß nur ein Bruchteil der Blüten Keimanlagen zeitigt. — In einer eben erst geöffneten Blüte sind die vier Staubblätter der Eualchimillen mit Antheren von annähernd gleicher, mehr oder weniger vollkommener Ausbildung versehen. In älteren Blüten, in welchen die Staubblätter sich auseinanderlegen, fallen deren Antheren überaus leicht ab, das Filament zurücklassend. Die meisten Angaben über verkümmerte Staubgefäße sind jedenfalls auf diese Erscheinung zurückzuführen. Bei den apogamen Arten erfahren die Antheren in den geöffneten Blüten alsbald eine Schwärzung und springen nicht auf, ungeachtet die Wände der Fächer annähernd normalen Bau erlangten. Die Narbe der apogamen Arten hält sich längere Zeit unverändert; nicht so die der sexuell fertilen, die nach erfolgter Bestäubung schrumpft. Diese Schrumpfung vollzieht sich übrigens bei den sexuell fertilen Arten, auch wenn die Bestäubung unterbleibt, rascher als bei den apogamen.

Entsprechend der geringen Zahl von Blüten, die bei *Alchimilla pentaphylla* zur Keimbildung schreiten, ist auch die Zahl der Narben beschränkt, auf welchen man gekeimte Pollenkörner an-

trifft. Unsere Fig. 52, Taf. IV zeigt eine solche Narbe und den oberen Teil des Griffels im Längsschnitt. Die Pollenschläuche waren in diesem Falle leicht zwischen den äußeren prismatischen Zellen der Narbe zu verfolgen und stellenweise auch zwischen den Zellen im Leitungsgewebe des Griffels zu erkennen. Der Pollenschlauch schlägt denselben Weg ein, wie bei *A. arvensis*. Es kommt bei *A. pentaphylla* vereinzelt vor, daß die Verwachsung der Mikropyle weniger vollkommen als bei den apogamen Arten ist und sich als Spalt an der reifen Samenanlage erkennen läßt. Niemals wird sie trotzdem von dem Pollenschlauch benutzt, der vielmehr aufwärts im Integument vordringend in dessen die Mikropyle schließenden Ränder tritt und sich nun abwärts wendet, um zwischen den Zellen des meist auf etwa zwei Zellschichten reduzierten Nucellus, in den Scheitel des Embryosacks einzudringen. Die Wandung des Pollenschlauchs ist stark gequollen, was besonders auffällt, wenn er im Querschnitt getroffen wird (Fig. 55, Taf. IV). Bei Anwendung unseres gewohnten Dreifärbungsverfahrens und Steigerung der Gentianawirkung konnten wir den Pollenschlauch in violettem Ton markieren. Was Murbeck für *A. arvensis* angibt[1]), war auch hier zu beobachten, daß nämlich der Pollenschlauch manche Zellen, an denen er vorbeiwuchs, geschädigt oder selbst getötet hatte. In Fig. 53 ist der obere Teil eines Embryosacks abgebildet zur Zeit der Befruchtung. Er zeigt neben der rechts gelegenen, bereits desorganisierten einen Synergide das gequollene Pollenschlauchende. Neben dem Eikern und dem sekundären Embryosackkern ist je ein Spermakern zu sehen. Ob die Größe und der Differenzierungsgrad dieser Spermakerne sich stets so darstellen würde, wie in meiner Abbildung, mag dahingestellt bleiben. Manches in dem Aussehen dieses Präparates läßt darauf schließen, daß die Blüte im Augenblick der Befruchtung irgend eine Schädigung erfahren hatte. Allein ich zog es vor, mit diesem Präparat mich zu begnügen, da jedenfalls hunderte weitere Schnittserien nötig gewesen wären, um ein zweites Mal den Augenblick der Befruchtung zu treffen[2]). Bei der geringen Zahl der Blüten, die hier überhaupt befruchtet werden, ist die Wahrscheinlichkeit auf günstigeren Erfolg beim Suchen sehr gering.

1) Über das Verhalten des Pollenschlauchs von *Alchimilla arvensis* usw., a. a. O., p. 6.

2) Die Zahl der Alchimillen-Schnitte, die ich bereits durchgesehen und, soweit nötig, eingehend studiert hatte, berechnete man in unserem Institut auf weit über 100000.

Man ist auf einen glücklichen Zufall angewiesen, der sich nur äußerst selten einstellt. Selbst bei *Alchimilla arvensis*, die allem Anschein nach reichlich bestäubt Murbeck vorlag, gelang es diesem nicht, „den Akt der Befruchtung in vollauf befriedigender Weise ausfindig zu machen“ [1]). Wo seine Bilder das Pollenschlauchende im oberen Teile des Embryosacks zeigen, ist die Keimanlage bereits mehrzellig. — Ein besonders schönes Bild bot sich mir in einem Embryosack dar, dessen oberen Teil die Fig. 56, Taf. IV darstellt. Die Ansatzstelle des Suspensors der vierzelligen Keimanlage wird von einer desorganisierten Synergide gedeckt. Neben ihr links ist das gequollene Pollenschlauchende zu sehen. Ein anderes Stück des Pollenschlauchs erscheint zwischen den Nucellarzellen und weiter an der Grenze des Nucellus und des Integumentgewebes. Noch einen Befund füge ich endlich in Fig. 54 hinzu. Die zweizellige Keimanlage lag in dem nächstfolgenden Schnitt der Serie; der abgebildete hat eine abgestorbene Synergide gestreift und ein Stück des Pollenschlauchs freigelegt, der in diesem Falle seitlich zum Embryosackscheitel vorgedrungen war.

Wie es bei normal sexuellen Angiospermen zu geschehen pflegt, eilt auch bei *Alchimilla pentaphylla* die Teilung des Embryosackkerns jener der Keimanlage voran. Im allgemeinen pflegte ich doppelt so viel Endospermkerne als Zellen in der Keimanlage zu zählen. Die Keimanlage selbst glich durchaus der in apogamen Eualchimillen ungeschlechtlich erzeugten. Die Zählung der Chromosomen ergab, wie zu erwarten war, gegen 60, also jene Zahl, die aus der Vereinigung von Spermakern und Eikern hervorgehen mußte (Fig. 57, Taf. IV).

Untersuchungsmaterial von *A. glacialis* Bus., das mir Herr Buser im Juli frisch von der Gemmi sandte, hatte unterwegs von der herrschenden Hitze stark gelitten, immerhin konnte ich feststellen, daß sich diese Pflanze so wie *A. pentaphylla* verhalte und sexuell normal entwickle. Ich fand hier die Samenanlagen jenen von *A. pentaphylla* gleichgestaltet, vorwiegend nur eine Embryosackmutterzelle und in einem Falle die Reduktionsspindel in dieser. Einige Narben wiesen gekeimte Pollenkörner auf. In den befruchteten Embryosäcken war endlich ein ähnliches Vorauseilen der Endospermteilungen im Verhältnis zur Keimanlage, wie auch sonst bei sexuellem Ursprung der Keime nachzuweisen.

---

1) a. a. O., p. 13.

Von *A. gelida* Bus. stand mir nur Gartenmaterial zur Verfügung und zwar in zweiter Blüte. Die Samenanlagen waren meist unvollkommen ausgebildet, so daß nur ein Bruchteil der hergestellten Schnittserien für die Untersuchung sich verwerten ließ. Die jüngeren Samenanlagen der *A. gelida* zeigten denselben schlanken Bau, wie bei *A. pentaphylla* und *glacialis*, ein Aussehen, das durch eine geringere Zahl der Archesporzellen als bei den apogamen Arten bedingt ist und bereits auf sexuelle Entwicklungsvorgänge hinweist. Die Fig. 59, Taf. IV zeigt eine solche Anlage von *A. gelida* mit dem Kern einer Embryosackmutterzelle in Synapsis. Der glückliche Zufall fügte es, daß ich hier auch die Reduktionsspindel der Embryosackmutterzelle in ganz typischer Ausbildung antraf (Fig. 60, Taf. IV). Damit war aller Zweifel an der sexuellen Ausbildung auch dieser mit normalem Pollen versehenen (Fig. 58) Art gehoben. Die Zahl der Chromosomen mußte, dem Profil der Kernspindel nach, 32 betragen. Die Fertigstellung des Embryosacks schritt ebenso rasch, wie bei den anderen sexuellen Arten fort. Endlich fand ich gekeimte Pollenkörner auf einigen Narben und konnte deren Schläuche stellenweise in den Längsschnitten der Narben und des Griffels erkennen.

Schließlich gab die Untersuchung von *A. grossidens* Bus., die Herr Buser für mich in Ober-Savoyen eingelegt hatte, die erwünschte Ergänzung der bei den *Alpinae* gewonnenen Ergebnisse. Die schlanken jungen Samenanlagen führten nur wenig Archesporzellen. Meist kam nur eine Embryosackmutterzelle zur Weiterentwicklung. Ich fand eine Reduktionsspindel in ihr vor, in typischer Ausbildung mit 32 Chromosomen (Fig. 61, Taf. IV). Die Embryosackmutterzelle liefert meist vier Tochterzellen, deren drei obere verdrängt werden (Fig. 62). Mehr als eine Embryosackanlage ist mir nur ganz ausnahmsweise begegnet. Die Fertigstellung des Embryosacks wird rasch vollzogen und sofort öffnet sich die Blüte. Letzteres konnte unter Umständen schon geschehen, bevor die beiden Polkerne verschmolzen waren. Trotzdem das Material von dem naturgemäßen Standort der Pflanze stammte, war nur ein geringer Bruchteil der Blüten befruchtet. Durchweg zeigten die Schnittserien aus älteren Stadien die Samenanlage verschrumpft. Wo es zur Keimbildung gekommen war, verhielt sich die Endospermanlage so zu ihr wie in anderen sexuellen Fällen. Auch fand ich nach längerem Suchen mehrere Narben mit gekeimten Pollenkörnern belegt.

Die als Bastard schon lange geltende *Alchimilla cuneata* Gaud. stellte sich bei der Untersuchung als durchaus fertil heraus. Die Eltern dieser Pflanze, die auch von R. Buser für einen Bastard gehalten wird, stehen nicht fest. Nach der äußeren Erscheinung der Pflanze zu schließen, muß die in die Verbindung eingetretene *Alpina* der *A. grossidens* ziemlich ähnlich gewesen sein. Nach einer Notiz im Herbarium Schleicher, die mir Herr Buser übermittelte, sammelte Thomas die Pflanze im Aostatal, und eine Anmerkung im Herbarium Gay gibt an, daß die Pflanze aus den Alpen von St. Marcel stamme. Seitdem wurde die Pflanze nicht wiedergefunden, was nach R. Buser ein weiterer Grund ist, sie für einen zufällig entstandenen Bastard zu halten. Aus dem Thomasschen Garten bei Bex gelangte diese Pflanze in verschiedene botanische Gärten, und R. Buser erhielt sie auf dem Umwege über Berlin, wo sie unter dem Namen *A. pentaphylla* in Kultur stand. In dem IV. Bande der Flora helvetica von J. Gaudin[1]) aus dem Jahre 1829 wurde dieser *Alchimilla* der Name *cuneata* erteilt. Gaudin hielt sie für einen Bastard von *A. pentaphylla* und *A. fissa:* „Pulchra planta jam a multis annis in hortulo Thomasiano luxuriat; sed patria eius omnino ignoratur.“ Bei der Untersuchung verhielt sich diese Pflanze, die der *A. pentaphylla* sehr ähnlich ist, in ihrem Geschlechtsapparat durchaus wie *A. pentaphylla*, und doch bewies jeder Blick in die Schnittserie, daß es sich nicht um jene Art handelte. Denn die Blüten von *A. cuneata* sind an ihrer Außenseite mit Haaren bedeckt, welche der *A. pentaphylla* fehlen und welche außerdem das Merkmal der Haare aus der Gruppe der *Alpinae* zeigen. Dieses Merkmal besteht darin, daß das Haar an seiner Austrittsstelle scharf auswärts umbiegt, ein Knie bildend. In anderen Gruppen der Eualchimillen pflegen die im übrigen entsprechend gebauten einzelligen Haare bei anliegender Behaarung mehr abgerundet an der Umbiegungsstelle zu sein. Im Innern der Blüte stimmen die Haare der *A. cuneata* mit jenen der *pentaphylla* überein, eine Erscheinung, die auch in den Blüten anderer Arten wiederkehrt. — In den Pollenmutterzellen von *A. cuneata* konnte ich alle Teilungsschritte beobachten, auch 32 Chromosomen vielfach zählen. In einigen Fällen schien die Zahl der an der Kernwandung in der Diakinese verteilten Chromosomenpaare etwas größer zu sein. Das konnte, falls nicht ein Grund zur Täuschung vorlag, durch die Bastard-

1) Appendix p. 623.

natur der Pflanze bedingt sein. In den Samenanlagen von *A. cuneata* wurden nur wenige Archesporzellen angelegt und rasch die Ausbildung des Embryosacks vollzogen. In einigen Embryosäcken fand ich jüngste Keimanlagen vor und zugleich auch gekeimten Pollen auf den zugehörigen Narben. Diese Narben waren alsdann schon in Schrumpfung begriffen. Spuren des Pollenschlauchs ließen sich einigemal über dem Embryosack im Integument und neben den geschrumpften Synergiden erkennen. Um den Pollenschlauch auf seinem ganzen Wege zu verfolgen, dazu hätte weit reichlicheres Untersuchungsmaterial gehört. In Blüten, die in mehr oder weniger weit vorgerückten Stadien auf Befruchtung harrten, fehlte auch der Pollen an der in feine Längsschnitte zerlegten und somit genau kontrollierbaren Narbe. Solche Narben hatten demgemäß auch nicht zu schrumpfen begonnen. Eine ältere Blüte ist mir aber begegnet, deren Samenanlage zum mindesten 32 Endospermkerne im Embryosack führte, während die Narbe unbestäubt und völlig unverändert erschien. Eine bestäubte Narbe hätte schon lange zuvor schrumpfen müssen. In dieser Blüte war auch die Teilung des Eies unterblieben, es hatte nur an Größe und Inhalt etwas zugenommen, während seine Synergiden geschrumpft waren. Das tun sie aber auch sonst nach längerem Harren, ohne Befruchtung. Eine nachträgliche Keimbildung aus dem Ei erschien der ganzen Sachlage nach ausgeschlossen. Vermutlich lag hier somit ein Fall vor, wo trotz Ausbleibens der Befruchtung der sekundäre Embryosackkern durch besondere Einflüsse zur Teilung angeregt worden war.

Für einen Bastard zwischen *Alchimilla glacialis* und *A. pentaphylla* wird von R. Buser die auf der Gemmi in der Nähe des Daubensees reichlich vertretene *A. gemmia* Bus. gehalten. Untersuchungsmaterial wurde mir von der Gemmi durch Herrn Buser zugesandt, wobei er noch eine schwächer und eine etwas stärker behaarte Form als *glabrior* und *pilosior* unterschied. Nur in ganz vereinzelten Blüten dieser Pflanzen konnte ich besser ausgestatteten Pollen nachweisen; sonst war er mehr oder weniger stark verbildet. Unter dem gleichzeitig eingelegten Herbarmaterial des Herrn Buser fanden sich dann nachträglich einige Blüten noch vor, deren Antheren aufgesprungen waren und scheinbar normalen Pollen enthielten. Die Schnittserien durch mein Material zeigten fast ausschließlich verbildete Samenanlagen. Sie legten eine größere Zahl von Archesporzellen an, worauf sich der Weiterentwicklung Hindernisse entgegenstellten, so daß zahlreiche Anlagen abstarben. Vergegen-

wärtigte man sich die Bilder, welche die Samenanlagen apogamer Arten aufweisen, so konnte man sich der Vorstellung nicht erwehren, daß auch hier ein Anlauf zur apogamen Entwicklung gemacht werde, der aber im allgemeinen fehlschlage. Gelingt es einer Samenanlage weiter fortzuschreiten, so zeigt sie fast stets eine Mehrzahl sich durcheinander drängender Embryosäcke, die allerhand Entwicklungsstörungen aufweisen. In der als *glabrior* bezeichneten Form kam es noch verhältnismäßig häufiger vor, daß ein Embryosack es bis zur Bildung eines normalen Eiapparates brachte. Solche Embryosäcke schritten dann auch zur Keimbildung vor, die ebenfalls einen apogamen Eindruck machte. Denn es wurde nicht das regelrechte Verhältnis zwischen der Keimentwicklung und der Teilung der Endospermkerne eingehalten. Ich fand sogar mehrzellige Keime in solchen Embryosäcken vor, deren Polkerne aneinander hafteten, ohne völlig verschmolzen zu sein.

Die *Alchimilla trullata* Bus. von der Gemmi hält Buser für einen abgeleiteten Bastard zwischen *gemmia* und *glacialis*. Die *A. gemmia* könnte in dieser Verbindung nur den Vater abgegeben haben und auch das nur in Hinblick auf den Zustand ihres Pollens in Ausnahmefällen. Von den Samenanlagen der *A. gemmia*, soweit als sie mir vorlagen, kann ich nicht annehmen, daß sie befruchtungsfähig gewesen seien. Was nun *Alchimilla trullata* anbetrifft, so weist diese stets ganz schlechten Pollen auf. Ihre Samenanlagen sind schlanker als jene der apogamen Arten und nähern sich somit in ihrem Aussehen den normal-sexuellen. Es wird auch nur ein Embryosack in ihrem Innern angelegt, doch gelingt meistens seine Fertigstellung nicht. Die Zahl der Mißbildungen ist überaus groß. Pollen auf einer Narbe zu finden gelang mir nicht. Nur aus wenigen Blüten geht eine Keimanlage hervor. Daß solche Keime apogamen Ursprungs sind, steht außer Zweifel, denn ich fand bei *A. trullata* einen zweizelligen Keim und vier Endospermkerne in dem Embryosack einer noch geschlossenen Blütenknospe. Daß die Narbe dieser Blüte unbestäubt war, daß diese Blüte nur schlechten Pollen in ihren ungeöffneten Antheren führte, stellte ich noch des weiteren fest. Auch an solchen Fruchtknoten, die in die Keimbildung eintraten, behält die Narbe längere Zeit ihr unverändertes Aussehen.

Den von *A. gemmia* ♂ und *pentaphylla* ♀ nach Buser stammenden abgeleiteten Bastard *A. pentaphylloides*, von der Gemmi, habe ich nur an aufgeweichtem Herbarmaterial untersucht

und mich mit der Feststellung begnügen müssen, daß seine Pollenkörner, selbst die bestausgebildeten, anscheinend unvollkommen bleiben.

Alchimilla sabauda Bus., der Bastard von *A. pentaphylla* × *gelida*, verhielt sich im wesentlichen ganz so wie *trullata* Bus. und zeitigte allem Anschein nach auch apogame Keime. Die Narben der *A. sabauda* behalten, unter denselben Verhältnissen wie bei *trullata*, längere Zeit ihr unverändertes Aussehen bei.

Alle die hier angeführten Bastarde führen die Behaarung der *Alpinae*, während *A. pentaphylla* ihnen das allgemeine Gepräge verleiht.

Andere Bastarde als zwischen der *A. pentaphylla* und den genannten, sämtlich in die Serie der *Hoppeanae* gehörenden *Alpinae*, werden von R. Buser nicht angegeben, und dementsprechend fand auch ich, daß selbst diejenige Vertreterin der Vulgares, die den verhältnismäßig besten Pollen aufweist, die subnivale *A. fissimima*, zu apogamer Fortpflanzung bereits übergegangen ist.

Daß die von R. Buser als Bastarde zwischen *Alchimilla pentaphylla* und subnivalen Vertretern der *Alpinae* bezeichneten Pflanzen wirklich Bastarde sind und den von ihm angenommenen Ursprung haben, darüber würde erst der direkte Versuch endgültig entscheiden. Für R. Busers Schlußfolgerungen fällt aber bereits schwer ins Gewicht, daß eben jene Arten, die er als die Eltern der Bastarde bezeichnete, wirklich geschlechtlich normal sind. Dazu kommt, daß sie die einzigen, ganz wenigen Arten darstellen, welche ihre Sexualität behielten. Sollte Busers Annahme nicht zutreffen, dann würde es doch ein seltsames Spiel des Zufalls sein, daß er aus der großen Fülle der Arten, die das Subgenus *Eualchimilla* auszeichnet, gerade die herausgegriffen hätte, welche erst diese Arbeit als sexuell potent erwies.

Von der hochalpinen zu den Vulgares zählenden *A. fissimima* Bus., die etwa zu einem Drittel normal aussehende Pollenkörner in ihren Antheren aufweist, erwartete ich vorerst zuversichtlich, daß sie noch geschlechtsmächtig sei. Das wäre von Bedeutung gewesen, weil die *Vulgares* die formenreichste Gruppe unter den Eualchimillen bilden. Meine Hoffnung auf ein positives Ergebnis wurde zunächst noch gesteigert, als ich Pollenkörner auf einer Narbe der *A. fissimima* fand. Doch bald zeigte sich, daß die ganzen Entwicklungsvorgänge der Samenanlagen auf Apogamie hinweisen. Eine eingehende Untersuchung solcher Blüten, die Pollen-

körner auf der Narbe zeigten, auf Mikrotomschnitten ergab weiter, daß diese Körner an der Narbe nur hafteten, aber keine Schläuche getrieben hatten. Wie der zum Teil gut aussehende Pollen, so weisen übrigens auch noch manche andere Umstände in den Samenanlagen von *A. fissimima* darauf hin, daß sie zu den rezentesten Apogamen der Gattung gehört. Denn auch das Verhältnis zwischen dem Entwicklungsgang der Keimanlage und der Teilung der Endospermkerne ist bei ihr noch in annähernd ursprünglicher Form erhalten, und eilt die Endospermbildung regelrecht der Keimbildung voraus. Wie es mir bei dieser Art nicht gelang, eine Pollenschlauchbildung auf der Narbe nachzuweisen, so vermochte ich bei ihr auch nicht in Fällen beginnender Keimbildung etwas von einem Pollenschlauch und von Vorgängen der Befruchtung zu entdecken. Bei der Schwierigkeit, welche der Nachweis des Pollenschlauchs bei Alchimillen bereitet, durfte ich allerdings kein zu großes Gewicht auf diesen negativen Befund legen. In einer Schnittserie fand sich aber auch ein Embryosack vor, der vier Endospermkerne, ein noch einzelliges, doch stark gestrecktes und mit Membran umhülltes Ei führte, dennoch ganz unversehrte Synergiden noch besaß. Wäre ein Pollenschlauch hier eingedrungen, so mußten die Synergiden sich verdrängt und verändert zeigen; so wie sie vorlagen, durften sie nach einer vollzogenen Befruchtung keinesfalls aussehen.

Trotz der in der Untergattung *Eualchimilla* verbreiteten Neigung zur Apogamie ging jenen Arten, deren Eikerne eine reduzierte Chromosomenzahl führen, die Fähigkeit ab, in apogame Entwicklung einzutreten. Diese würde bei reduzierter Chromosomenzahl echte Parthenogenesis bei ihnen sein. Da solche sich nicht einstellt, so bildet ihr Verhalten einen weiteren Beleg für die Schwierigkeit, die einer spontanen Vermehrung der Chromosomen von der generativen auf die vegetative Zahl entgegensteht. Denn eine solche Vermehrung der Chromosomen hatte bei der sonstigen Neigung der Eualchimillen zur Apogamie wohl genügt, um die Keimbildung auszulösen. — Eine sichere Angabe über unvermittelte Vermehrung von Chromosomen in Zellen mit reduzierter Chromosomenzahl liegt im Pflanzenreich im wesentlichen nur für einen von L. Guignard[1]) zunächst festgestellten, durch E. Sargant[2]) und

1) Nouvelles études sur la fécondation (Ann. d. sc. nat. Bot., VII. sér., Bd. XIV, 1891, p. 188).

2) The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon*, I. Oogenesis (Ann. of Bot., Bd. X, 1896, p. 464).

D. M. Mottier[1]) bestätigten Fall vor, nämlich für den unteren Embryosackkern von *Lilium*. Bei diesem Kerne spielen aber ganz besondere Verhältnisse mit, die eine entsprechende Berücksichtigung verlangen. Bei *Lilium* wird die Embryosackmutterzelle direkt zur Embryosackanlage, und so kommt es, daß die beiden ersten Kerne der Embryosackanlage der heterotypischen Teilung ihre Entstehung verdanken. In beide Kerne treten somit die Chromosomen mit der im heterotypischen Teilungsschnitt vorbereiteten Längsspaltung ein. Diese Vorbereitung, so läßt sich vorstellen, könnte bei kräftigerer Ernährung des antipodialen Kerns zur frühzeitigen Trennung der Längshälften jedes Chromosoms führen und damit die Gesamtzahl der Chromosomen entsprechend vermehren. Durch die frühzeitige Trennung wären vielleicht aber auch die Bedingungen zum Eintritt einer neuen Längsspaltung geschaffen. — Die in der vegetativen Sphäre der Pflanzen vielfach vorkommende Änderung der Chromosomenzahl, die sich in einer Verminderung dieser Zahl äußert, ist für die hier behandelten Fragen ohne Belang. Ihre Veranlassung kann sie in dem Schwund einzelner Chromosomen haben und sie stellt sich auch vorwiegend in Kernen von begrenztem Wirkungskreise ein.

Ich bemerkte vorhin, daß eine Tendenz zur apogamen Fortpflanzung bei den Eualchimillen sich annehmen läßt. Es folgt das für mich unter anderem aus dem Umstand, daß auch unter den als Bastarde von R. Buser bezeichneten Alchimillen sich apogame Formen bereits befinden. Diese apogamen Bastarde müssen aus geschlechtlich potenten Arten hervorgegangen sein. Als Bastarde hätten sie sehr wohl in sexueller Beziehung sich geschwächt zeigen können, daß sie aber den apogamen Weg der Keimbildung einschlugen, dazu gehörte eine bestimmte schon vorhandene Anlage. Diese, so läßt sich weiter behaupten, übernahmen sie von dem zu den *Alpinae* gehörenden Eltern, da die *A. pentaphylla*, wie wir sahen, keine apogamen Fähigkeiten besitzt. Bei der Gruppe der *Alpinae* müssen hingegen auch in den sexuell potenten Arten latente apogame Anlagen schon vertreten sein, sonst könnten solche in den Bastarden nicht unmittelbar aktiv werden. Zur Annahme einer latenten „Prämutation“ gelangte de Vries auf Grund seiner Beobachtungen und Versuche[2]). Diese Annahme würde durch

1) Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung (Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXI, 1898, p. 135).

2) Die Mutationstheorie, Bd. I, 1901, p. 353.

unseren Fall eine auffällige Stütze erfahren. Weiter geht aus dem näheren Studium der Eualchimillen hervor, daß in diesem Subgenus die Neigung zur Apogamie sich hat wiederholt einstellen müssen, unabhängig in verschiedenen Arten, und daß sie somit als eine Auslösung zu betrachten sei, die ein gewisser im Laufe der phylogenetischen Entwicklung von diesem Subgenus erreichter Zustand veranlaßte. Diese Schlußfolgerung, die sich meiner Überzeugung nach nicht abweisen läßt, dürfte nicht ohne allgemeine Bedeutung für die Probleme der organischen Entwicklung bleiben. Recht belehrend erschien mir in den Einzelfällen, besonders bei dem Bastard *A. gemmia*, auch der Widerstreit zwischen den älteren sexuellen und den neuausgelösten apogamen Entwicklungsvorgängen, und die Mißbildungen, die sich daraus in den Samenanlagen ergaben.

In ihrer verdienstvollen Synopsis der mitteleuropäischen Flora[1]) bemerken Paul Ascherson und Paul Graebner, daß die richtige Bewertung der einzelnen Formen der Gattung *Alchimilla* durch die große Samenbeständigkeit aller einzelnen oft noch so unbedeutenden Abänderungen erschwert wird. Der Grund für diese Eigentümlichkeit sei aber durch Murbeck klargelegt worden, der in seiner bemerkenswerten Arbeit nachgewiesen habe, daß unsere Alchimillen, mit Ausnahme von *A. arvensis*, infolge des Fehlschlagens der Pollenkörner nicht bestäubt werden können, sondern sich durch Samen mit parthenogenetisch entstandenen Keimlingen fortpflanzen, wodurch jede Mischlingsbefruchtung ausgeschlossen erscheine.

Murbeck selbst schrieb in seiner Hauptarbeit[2]): „Die Erklärung der merkwürdigen Konstanz der Alchimillen liegt darin, daß die Embryobildung bei ihnen ein rein vegetativer Vorgang ist; der Same mit der daraus aufgewachsenen Pflanze ist, wie die Brutknospen und der Steckling, ganz einfach ein selbständig gewordener Teil der Mutterpflanze, und eben weil keine Befruchtung stattgefunden hat, ist der Abkömmling nur im Besitz solcher Eigenschaften, die das Mutterindividuum selbst kennzeichnen.“ Die weitere Frage, wie der Polymorphismus in der Gattung entstanden sei, will Murbeck nicht erörtern, da er meint, es müsse der Behandlung dieser Frage die nähere Kenntnis der geographischen Verbreitung der verschiedenen Formen vorausgehen.

---

1) Bd. VI, 1902, p. 385.
2) a. a. O., p. 36.

Ich selbst möchte auf Grund der Ergebnisse, die mir meine Arbeit brachte, zum mindesten eine Erörterung der Ursachen versuchen, welche zum Geschlechtsverlust und zur apogamen Fortpflanzung bei den Eualchimillen führten. Gerade die Hoffnung, einen Einblick in die Ursachen dieser Erscheinungen gewinnen zu können, regte mich zu der Aufnahme meiner Untersuchung an. Der hochgradige Polymorphismus der Eualchimillen, scheint mir, darf wohl als der Ausdruck einer starken Mutation gelten, die sich bei dieser Untergattung vollzog. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, daß der Verlust des Geschlechtes die Folge dieser übermäßigen Mutation sei. Wir wissen, daß Bastardierung leicht eine Schwächung der geschlechtlichen Funktionen nach sich zieht. Jede durch Mutation entstandene Veränderung führt aber notwendigerweise, wie de Vries hervorgehoben hat[1]), zu Kreuzungen. Denn ein Mutant wird höchst wahrscheinlich mit einem anderen Vertreter derselben Art, welcher überhaupt nicht oder nicht in gleicher Richtung mutierte, geschlechtliche Verbindung eingehen. Unter solcher Verbindung, bei nächster Verwandtschaft, braucht die Fruchtbarkeit der Nachkommen zunächst nicht zu leiden, möglicherweise geschieht dies aber doch mit der Zeit, wenn beim Auftreten immer neuer Mutanten die Wirkungen anhaltender Kreuzungen sich häufen. Auch de Vries hatte bereits unter seinen *Oenothera*-Mutanten sterile oder fast sterile Individuen zu verzeichnen und eine im männlichen Apparat ganz unfruchtbare neue Art, die *Oenothera lata*, die nur inaktiven und meist verkrüppelten Pollen erzeugt[2]). So mag fortgesetzte Mutantenkreuzung bei *Eualchimilla* allmählich die Verbildung des Pollens und Störungen im Bau des weiblichen Apparates veranlaßt haben, Wirkungen, wie sie in den Nachkommen stark verschiedener Eltern sich oft unmittelbar einstellen. Anomalien im Entwicklungsgang der Samenanlagen von Eualchimillen sind mir nur zu oft begegnet; Murbeck hat ihnen ein Kapitel in seiner ersten größeren Veröffentlichung[3]) und hierauf noch einen

1) Die Mutationstheorie, Bd. II, p. 504 und Julius Pohl, Über Variationsweite der *Oenothera Lamarckiana* (Österr. botan. Zeitschr. 1895, p. 210). — Marin Molliard sprach die Vermutung aus (Comptes rendus de l'Acad. Paris, Bd. 133, 1901, p. 550), diese Sterilität gewisser *Oenothera*-Formen in den de Vriesschen Kulturen sei durch parasitäre Einflüsse veranlaßt worden, wofür in diesem Falle aber jeder Anknüpfungspunkt fehlt.

2) a. a. O., Bd. I, p. 168, 292 und 299.

3) a. a. O., p. 34.

besonderen Aufsatz[1]) gewidmet. Auffallend stark und eingreifend fand ich diese Anomalien in den mir von R. Buser als Bastarde zugestellten Pflanzen, bei welchen sich diese Steigerung der Erscheinung auch ohne weiteres begreifen ließ.

Ich möchte annehmen, daß die durch Mutantenkreuzungen veranlaßte Sterilität der Eualchimillen auch die mittelbare Veranlassung war für die Ausbildung der apogamen Fortpflanzung, die sich bei ihnen einstellte. Der Zufluß besonderer Nährstoffe nach den jungen Samenanlagen, wie er bei den apogamen Arten in der starken Inhaltsfüllung der Zellen und Anschwellung der Kernnukleolen sich kundgibt, löste wohl solche Vorgänge aus. Da die sexuelle Keimerzeugung unterblieb, so fanden diese Nährstoffe keine Verwertung und veranlaßten schließlich eine vegetative Weiterentwicklung des Archespors und damit auch die Bildung eines vegetativen Keimes. Daß die Anlage zu solcher Apogamie auch in jenen subnivalen Alchimillen, die normalgeschlechtlich blieben, bereits vorhanden ist, dürfte eine Folge auch ihrer sehr eingeschränkten sexuellen Fortpflanzung sein.

Hat aber übermäßige Mutation sexuelle Schwächung zur Folge und ist diese bei den Eualchimillen die Veranlassung zur apogamen Fortpflanzung geworden, so fragt es sich, wie weit solchen Einflüssen eine allgemeinere Bedeutung zukommt.

Das veranlaßte mich vor allem, andere polymorphe Gattungen der Rosaceen zum Vergleich heranzuziehen.

Ich untersuchte dementsprechend einige Vertreter der Gattungen *Rubus* und *Rosa*, fand aber bei ihnen nur geschlechtliche Fortpflanzung vor.

Für *Rubus caesius* und *R. fruticosus* hatten seinerzeit Alfred Fischer[2]) und neuerdings F. Péchoutre[3]) Angaben über die Entwicklung der Samenanlagen gemacht, die annähernd auch für die anderen *Rubi* gelten. Beide Beobachter stellten das Vorhandensein mehrerer Archesporzellen in der Samenanlage fest, doch läßt Péchoutre auch mehrere Embryosackmutterzellen aus ihnen hervorgehen, während Fischer nur eine solche Mutterzelle angibt.

---

1) Über Anomalien usw. Ebenfalls schon früher zitiert, 1902.

2) Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jen. Zeitschr. Bd. XIV, 1880, p. 122.

3) a. a. O., 1902, p. 128.

Auch ich fand bei *Rubus fruticosus*[1]) eine Mehrzahl von Archesporzellen vor, die aus der Teilung entsprechend vieler hypodermaler Zellen hervorgingen. Die Epidermiszellen über ihnen hatten sich alsbald verdreifacht, die Deckzellen verdoppelt. Es war das ein ähnliches Bild, wie bei Alchimillen und ähnlich erschien auch die Verbindung des Archespors mit den tiefer gelegenen Basalzellen. In den Archesporzellen stellte sich hierauf das Synapsisstadium ein. Für gewöhnlich zeigte mehr als eine Archesporzelle diese Erscheinung; es hatte sich somit eine entsprechende Zahl von Archesporzellen zu Embryosackmutterzellen ausgebildet. Auf das Synapsisstadium folgte hier die Ausbildung einer Reduktionsspindel, also der regelrechte Vorgang. Vielfach eilte eine Embryosackmutterzelle den anderen in dieser Entwicklung voraus; es konnte unter Umständen auch die weitere Entwicklung in allen anderen Embryosackmutterzellen sistiert werden.

Zu meiner nicht geringen Überraschung zählte ich nur sechs doppelwertige Chromosomen in den Reduktionskernen (Fig. 63, 64, Taf. IV)[2]). Das war überraschend für Dikotyle, die nun mit *Rubus* auf einmal unter die mit den wenigsten Chromosomen ausgestatteten Gewächse traten. Denn unter die Sechszahl gehen auch die Monokotylen nicht hinab[3]). Die geringe Zahl chromatischer Elemente in diesen Gonotokonten mußte aber um so auffälliger erscheinen, als wir bei den benachbarten Alchimillen eben noch mit 16 und 32 bivalenten Chromosomen zu rechnen hatten. Dieselbe Sechszahl von Chromosomen wie in den Samenanlagen von *Rubus* wurde hierauf auch in seinen Pollenmutterzellen sichergestellt. Eine einzige Embryosackmutterzelle oder deren zwei, seltener mehr, teilen sich zweimal, um vier Enkelzellen zu bilden (Fig. 65, Taf. IV). Die so erzeugten Makrosporen sind in gleichem Maße befähigt, einen Embryosack zu bilden. Meist wird dieser nur in Einzahl aus einer der beiden oberen Makrosporen erzeugt; es kann aber auch die dritte und selbst die unterste dieser Zellen die bevorzugte sein. Daraus erklärt sich wohl der Widerspruch zwischen den Angaben von Alfred Fischer und Péchoutre. Beide können recht haben. — Zahlreiche Zählungen der Chromosomen in den Kernplatten vegetativer Kerne ergaben fast konstant 12 Elemente.

1) Einige Figuren illustrieren das Gesagte für den weiter zu behandelnden *Rubus biflorus*.

2) Die angeführten Figuren beziehen sich auf *Rubus biflorus*.

3) E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, a. a. O., p. 593.

Im Anschluß an *Rubus fruticosus*, das heißt, einer in hiesiger Gegend verbreiteten Form, die ich glaube so nennen zu dürfen, untersuchte ich *Rubus biflorus* aus unserem botanischen Garten. Die Veranlassung zu dieser Wahl war der Umstand, daß unser Exemplar guten Pollen nur äußerst spärlich führt. Also konnte dieses Verhalten, wenn überhaupt, Apogamie veranlaßt haben. Die Beschreibung und Abbildung von *Rubus biflorus* Buchan. in Dippels Handbuch der Laubholzkunde[1]) paßt genau auf unsere Pflanze. Die Art soll in Nepal und dem Himalaya heimisch sein. Es heißt von ihr, daß sie eine gelb-orangefarbene Sammelfrucht von der Größe der gemeinen Himbeere bilde. In unserem Garten setzt sie gemäß der geringen Zahl guter Pollenkörner, die ihre Antheren bergen, sehr schlecht an, so daß nur vereinzelte Sammelfrüchte entstehen, die unter Umständen nur ein einziges, dem gelben Blütenboden aufsitzendes, orangefarbenes Nüßchen reifen. Die in diesen Nüßchen eingeschlossenen Keime verdanken aber einer regelrechten Befruchtung ihre Entstehung. — Die Entwicklungsvorgänge in der Samenanlage laufen ebenso wie bei *Rubus fruticosus* ab. Oft bildet sich nur eine Embryosackmutterzelle aus, doch zählte ich deren bis drei (Fig. 64 a, Taf. IV). Wieder waren es sechs bivalente Chromosomen, die ich hier in den Reduktionskernen (Fig. 63, 64 b, Taf. IV), zwölf, die ich in den vegetativen Kernen zählen konnte. Sämtliche Chromosomen der letzteren pflegten gewöhnlich in der Peripherie der Spindel zu einem Kreis angeordnet zu sein. Das konnte bei Seitenansicht einer Kernspindel zunächst leicht die Vorstellung erwecken, als wenn sie in größerer Zahl in ihrer Kernplatte vertreten seien. Nach Vierteilung einer Embryosackmutterzelle, oder einiger solcher Zellen, wird dann, wie bei den andern *Rubus*-Arten, aus meist nur einer, hier vorwiegend der obersten Makrospore, der Embryosack erzeugt (Fig. 65, Taf. IV).

Schließlich dehnte ich auch noch meine Untersuchungen auf den nordamerikanischen *Rubus leucodermis* Dougl. aus. Wieder waren es die nämlichen Verhältnisse. Auch bei dieser Art studierte ich die Pollenentwicklung, um ebenfalls nur sechs bivalente Chromosomen in den Pollenmutterzellen sicher zu stellen. Zum Embryosack wird jene der vier gleichwertigen Zellen einer Längsreihe, die sich um die Zeit, da die Embryosackentwicklung zu beginnen

1) Bd. III, 1893, p. 520.

hat, in annähernd mittlerer Länge des Nucellus befindet. Welche der vier Zellen einer Reihe bevorzugt wird, hängt somit von den Wachstumsvorgängen im ganzen Nucellus ab. Ich verfolgte die Anlage des Eiapparates und der Gegenfüßlerinnen, die in gewohnter Weise verläuft. Leicht war es, den gequollenen und sich stark färbenden Pollenschlauch hier in der Mikropyle nachzuweisen und fand ich auch einen Spermakern im Ei, in Berührung mit dem Eikern, sowie auch den anderen an dem sekundären Embryosackkern.

Die *Rubi* führen zwei im oberen Winkel der Fruchtknotenhöhlung befestigte Samenanlagen. Die eine dieser beiden Anlagen bleibt alsbald in ihrer Weiterentwicklung zurück. Sie brachte es aber bei *Rubus leucodermis* vielfach bis zur Differenzierung des Embryosacks und der ersten Kernteilungen in seinem Innern. Meist sieht man sie als absterbendes oder schon abgestorbenes Gebilde, über der sich weiter entwickelnden Samenanlage in der Fruchtknotenhöhle.

Soweit also meine Beobachtungen reichen, bringt die Gattung *Rubus*, trotz ihrer Polymorphie, die Keime auf geschlechtlichem Wege zur Ausbildung.

Bei Untersuchung der verschiedenen *Rubi* hiesiger Gegend, die näher zu benennen ich mir nicht zutraue, stieß ich wiederholt auf mehr oder weniger mangelhaften Pollen. Doch fehlten nie gute Körner unter den schlechten, so daß die Befruchtung möglich blieb. Dazu verglich ich die letzte Bearbeitung der Gattung *Rubus* durch W. O. Focke in Ascherson-Graebners Synopsis der mitteleuropäischen Flora[1]). Dort finde ich für die *Moriferi*, welche die eigentlichen Brombeeren umfassen, die Angabe[2]): „Nicht allein die gut umgrenzten Arten, sondern auch viele Übergangsformen sind vollkommen fruchtbar und samenbeständig, aber, mit wenigen Ausnahmen, enthalten sie in ihrem Blütenstaube eine mehr oder minder beträchtliche Zahl verkümmerter oder mißgebildeter Körner. Diese Eigenschaft deutet auf Kreuzungen unter den Vorfahren vieler heutiger Arten hin. Gleichmäßig gut entwickelt sind die Pollenkörner nur bei *R. caesius*, *R. tomentosus*, *R. incanescens* und *R. rusticanus;* nahezu auch bei *R. gratus*."

Hinzugefügt sei noch, daß wir in unserm Garten nebeneinander

1) Bd. VI, 1902, p. 440 ff.
2) a. a. O., p. 448.

Rubus caesius, *R. Idaeus* und den Bastard von beiden, *R. caesius* × *Idaeus* kultivieren. Die beiden Eltern führen guten Pollen, der Bastard nur ganz kleine schlechte Körner[1]).

Für eine Rosenart, die *Rosa livida*, schilderte ich[2]) im Jahre 1879 die Entwicklung der Samenanlage und zu denselben Ergebnissen, wie ich sie damals gewann, führten auch die Beobachtungen von Péchoutre[3]) an *Rosa myriacantha* in Jahre 1902. Ich dehnte meine Untersuchung jetzt über einige andere Rosen aus, besonders *Rosa cinnamomea* L., *R. rubiginosa* L. und *R. canina* L. Gemeinsam kommt den Samenanlagen aller dieser Rosen die große Zahl von Archesporzellen zu, die auf Längsschnitten durch entsprechend junge Samenanlagen fächerförmig auseinanderstrahlen. Auch ist die starke Kappenbildung aus der Epidermis der Samenanlage charakteristisch für *Rosa*, so wie die reichliche Vermehrung der Deckzellen. Dadurch gelangt das archesporiale Gewebe tief in den Nucellus hinab, wo es von stärkereichen Zellen seitlich umhüllt erscheint. — Mehrere Archesporzellen werden der Regel nach zu Embryosackmutterzellen. In diesen habe ich nunmehr auch die Synapsis der Kerne (Fig. 66*a* links, Taf. IV) und die weiteren Vorgänge ihrer heterotypischen Teilung verfolgt (Fig. 66*a*, Mitte und Fig. 66*b*, Taf. VI). Denn auch bei *Rosa* vollzieht sich eine solche und leitet die Tetradenbildung ein, die Reihen von je vier Makrosporen aus den einzelnen Embryosackmutterzellen liefert. Manche Embryosackmutterzellen können, trotzdem daß ihr Kern in das Synapsisstadium eintrat, ungeteilt bleiben. — Die Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle von *Rosa* vollzieht sich mit acht Chromosomenpaaren (Fig, 66*b*, Taf. IV). Die zum Vergleich herangezogene Pollenbildung führte mir in den Pollenmutterzellen genau dieselben Kernteilungsbilder, wie in den Embryosackmutterzellen, und dieselbe Zahl bivalenter Chromosomen vor.

Somit ist auch bei dieser dikotylen Pflanze eine verhältnismäßig geringe Zahl von Chromosomen nachgewiesen. Weiter kann ich hinzufügen, daß die von Dr. Zörnig im hiesigen Institut untersuchten Leguminosen ebenfalls nur sechs Elemente in ihren Gonotokonten führten. Wie ich aus einem Referat in Nr. 5 des Botanischen Zentralblattes von diesem Jahre ersehe, hatte Wm. A.

---

1) Vgl. auch Focke, Die Pflanzenmischlinge, p. 118.

2) Die Angiospermen und die Gymnospermen, p. 14 und Taf. IV.

3) a. a. O., p. 122, Fig. 130—134.

Cannon[1]) schon die chromatischen Elemente in den Gonotokonten von reinen und hybriden Rassen der Erbse gezählt. Die Zahl sieben, die er nennt, weicht um ein Element von der auch bei der gewöhnlichen Erbse, *Pisum sativum*, hier gefundenen ab[2]). Bringen wir des weiteren noch in Erinnerung, daß von Mottier[3]) für die Gonotokonten von *Podophyllum*, von Merell[4]) für *Silphium integrifolium* und von Land[5]) für *Silphium laciniatum* je acht chromatische Elemente angegeben werden, und fügen hinzu, daß J. B. Overton im hiesigen Institut acht solche Elemente für zwei *Campanula*-Arten feststellte, so kommen die Dikotylen auf einmal um den Vorzug, mit besonders hohen Chromosomenzahlen allgemein bedacht zu sein.

Sowohl bei *Rubus biflorus*, als auch bei *Rosa cinnamomea* sah ich wiederholt synaptische Kernbilder in solchen Zellen, die aus geteilten Archesporzellen hervorgegangen waren, in denen man sie somit nicht zu erwarten hatte. Ich erkläre mir diese Erscheinung, wie ich es zuvor schon angedeutet habe, aus der Annahme, daß bei Vorhandensein so zahlreicher Archesporzellen der generative Reiz durch das Eintreten nur weniger von ihnen in die generative Entwicklung nicht völlig erschöpft werde.

Bei Rosen bilden sich, wie ich seiner Zeit schon angab, im allgemeinen mehrere Makrosporen zu Embryosäcken aus und zwar: fast stets aus den obersten Zellen der Reihen. Die Bevorzugung

---

1) The spermatogenesis of Hybrid Peas (Bull. of the Torrey Bot. Club, Vol. XXX, 1903, p. 519.

2) Damit gewinnen die Schlußfolgerungen, zu denen ich in meinem Aufsatz „Über Reduktionsteilung“ gelangte, noch an Wahrscheinlichkeit. Ich rechnete dort mit der Möglichkeit, daß die Erbse in ihren Gonotokonten zwölf Chromosomenpaare führe, was nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung jedes siebente Mal bei der Reduktionsteilung sechs dominierende und sechs rezessive Anlagen in jedem Tochterkern vereinigen würde. Das gäbe bei Unterdrückung der rezessiven Anlagen durch die dominierenden eine Verschiebung in den Nachkommen zugunsten der dominierenden um über 14%. Da die Erbse nur sechs Chromosomenpaare in den Gonotokonten führt, so würde jedes vierte Mal sich bereits Gleichheit der dominierenden und rezessiven Anlagen in einem Tochterkern ergeben und die Verschiebung zugunsten des dominierenden Merkmals könnte sich auf 25% belaufen. Das entspricht der durch Erfahrung gewonnenen Spaltungsformel bei den Nachkommen: 1 DD + 2 DR + 1 RR, nicht. Das Verhalten spaltender Monohybriden der Erbsen fällt also noch entschiedener für die Ungleichwertigkeit der einzelnen Chromosomen ins Gewicht, als ich es bereits angenommen hatte.

3) Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XIII, 1885, p. 109.

4) Bot. Gazette, Bd. 29, 1900, p. 99.

5) Bot. Gazette, Bd. 30, 1900, p. 1.

dieser obersten Zellen erklärt sich aus dem Umstande, daß hier ein so hoher Aufbau von Zellen das Archespor deckt. Ausnahmen von dieser Bevorzugung kommen übrigens, wie Péchoutre bereits bemerkte[1]), vor, und und es kann die zweite, dritte, ja selbst die unterste Zelle einer Reihe zum Embryosack werden. Bei der von mir untersuchten *Rosa rubiginosa* gelangte meist mehr als ein Embryosack zur Ausbildung; bei *Rosa myriacantha* konnte Péchoutre fast stets zwei fertige Embryosäcke nachweisen.

Den Blütenstaub fand ich bei den von mir untersuchten Sträuchern von *Rosa canina*, *R. pimpinellifolia*, *R. cinnamomea*, *R. moschata* Mill. gut ausgebildet; nur zur Hälfte gut bei *R. rubrifolia* Vill, nur wenige normale Körner bei *R. glutinosa* S. et S. Die meisten Angaben über verbildeten Pollen in dieser Gattung beziehen sich auf wirkliche und vermeintliche Bastarde. W. O. Focke[2]) gibt an, daß von den europäischen Rosen *R. cinnamomea* L., *R. pimpinellifolia* L., *R. alpina* L., *R. Gallica* L., *R. arvensis* Huds. und *R. sempervirens* L. ausschließlich wohlgebildeten Pollen besitzen. Die beständigeren und weiter verbreiteten europäischen Arten, in deren Blütenstaub sich zahlreiche mißgebildete Körner finden, fügt Focke hinzu, gehören sämtlich in die Sekt. *Canineae* Christs. Unter den zahlreichen Formen dieser Sektion lassen sich vier Haupttypen unterscheiden, als deren Repräsentanten *R. tomentosa* Sm., *R. rubiginosa* L., *R. canina* L. und *R. rubrifolia* Will. betrachtet werden können. — Keinesfalls ist somit in der Gattung *Rosa* die Verbildung des Pollens soweit fortgeschritten, daß die Befruchtung der wilden Formen dadurch ernstlich gefährdet würde.

Der Polymorphismus in der Gattung *Rubus* und *Rosa* hat also bisher nur zum Teil die Qualität des Pollens beeinflußt und eine Verbildung der Samenanlagen nicht zur Folge gehabt. Die *Rubi* und *Rosae* sind normal sexuell geblieben und so fehlten bei ihnen die Bedingungen, die zur apogamischen Fortpflanzung hätten führen können. Es folgt aber aus ihrem Verhalten, daß von einer Verallgemeinerung der Vorstellung, daß starke Mutation stets Geschlechtsverlust bedingen, beziehungsweise auch apogame Fortpflanzung veranlassen müsse, abzusehen sei.

Auch die überaus vielgestaltige *Draba verna* L., von der

1) a. a. O., p. 123.

2) Die Pflanzen-Mischlinge, 1881, p. 134.

A. Jordan[1]) bis 200 Spezies unterschieden hat, ist in allen ihren Vertretern normal geschlechtlich geblieben. F. Rosen[2]) hat festgestellt, daß bei diesen Pflanzen Selbstbestäubung „durchaus die Regel ist", was die Erhaltung der durch Mutation entstandenen Formen wesentlich gefördert hat. Damit fiel in gleichem Maße die Mutantenkreuzung hinweg, was möglicher Weise dazu beitrug, daß sich Sterilität nicht einstellte. Auch die zahlreichen Formen von *Viola tricolor* (L.)[3]) und die etwas weniger zahlreichen von *V. arvensis* Murr. und *alpestris* (D. C.) Wittr. haben in ihrem Geschlechtsapparat bisher nicht gelitten. Ihr Pollen scheint gut zu sein, soweit es sich nicht um Bastarde handelt.

Trotzdem wäre der Schluß, daß die bei *Eualchimilla* eingetretenen Veränderungen nicht die Folge übermäßiger Mutation seien, sicher verfrüht. Es findet vielmehr die Vorstellung, daß dem so sei, in dem Verhalten von *Taraxacum* und von *Hieracium* eine wichtige Stütze. Denn beiden Gattungen ist mit dem hochgradigen Polymorphismus auffälliger Weise auch dieselbe Sterilität und die gleiche Art apogamer Fortpflanzung wie bei Eualchimillen gemeinsam.

Von S. Korschinsky[4]) wird „verminderte Fruchtbarkeit, die sich manchmal bis zu einer völligen Zerrüttung des Sexualsystems steigert" sogar „als eine allgemeine, mit der Art und Weise ihrer Entstehung selbst verknüpfte Eigenschaft der heterogenetischen Variation" betrachtet.

Wenn aber übermäßige Mutation die Sterilität fördern sollte, so würde sie das Fortbestehen der betroffenen Art gefährden. Apogame Fortpflanzung stellt sich als Aushilfe in bestimmten Fällen ein, doch auch sie dürfte Rettung wohl nur für eine phylogenetisch begrenzte Zeitdauer bringen, da die apogame Art aller der Vorteile verlustig geht, welche die geschlechtliche Fortpflanzung mit sich bringt.

Die Eualchimillen können, phylogenetisch betrachtet, noch

---

1) Remarques sur le fait de l'existence en societé à l'état sauvage des espèces végétales affines, Lyon 1875.

2) Systematische und biologische Beobachtungen über *Erophila verna* (Bot. Ztg., 1889, p. 608).

3) Vgl. Veit Brecher Wittrock, *Viola*-Studien I (Acta Horti Bergiani, Bd. II, Stockholm 1897, p. 5 ff.).

4) Heterogenesis und Evolution (Flora, Bd. 89, Ergänzungsband zum Jahrgang 1901, p. 350).

nicht lange apogam sein. Dafür spricht der noch gut erhaltene Bau ihrer Antherenwandungen und ihrer Narben, das Vorhandensein noch sexuell fertiler subnivaler Arten, die Einschränkung, soweit ich ermitteln konnte, der Apogamie auf die Vertreter der europäischen Flora.

Über das Formverhältnis unserer Eualchimillen zu einander in verschiedenen Höhenregionen der Alpen hat sich Herr Buser in einem besonderen Aufsatz geäußert[1]). Er knüpfte dabei auch an die Untersuchungen an, welche C. de Candolle[2]) über den Bau der Gefäßbündel dieser Pflanzen veröffentlicht hatte. R. Buser weist zunächst darauf hin, daß diejenigen Charaktere, die bisher für die exquisit subnivale *A. fissa* Günth. & Schum. (= *A. glaberrima* Schmidt) als spezifisch galten, dieser Art nicht ausschließlich angehören, sondern sich bei der Mehrzahl der hochalpinen Arten, in allen Gruppen der Eualchimillen wiederfinden. Je exklusiver subnival eine Art ist, um so ausgeprägter ist diese fissiforme Gestaltung. Zwischen mehreren Arten der tieferen und der subnivalen Regionen besteht sodann ein so enger Parallelismus der Form, eine so weitgehende Übereinstimmung der Merkmale, daß sie sich allein oder fast allein nur durch die fissiforme Ausbildung unterscheiden, und daß man sie, von einem allgemeinen Gesichtspunkte aus, in eine einzige Art vereinigen könnte, von doppeltem regionalen Gepräge. Die stark gespaltene *A. pentaphylla* stellt den extremsten Ausdruck dieses allgemeinen regionalen Typus vor, ohne ihrerseits Parallelformen in den tieferen Regionen zu besitzen. Sollten solche existiert haben, so bestehen sie jetzt nicht mehr. Die Annahme, daß diese fissiformen Gewächse nur Standortmodifikationen darstellen sollten, wird durch den Umstand widerlegt, daß sie gelegentlich tiefer hinabsteigen, ohne ihre Charaktere einzubüßen, daß sie gar nicht selten mit ihren montanen Parallelformen zusammen unter absolut gleichen Existenzbedingungen vorkommen, und daß sie ihr Aussehen auch nach der Übertragung in die Ebene behalten, abgesehen von einem gewissen kulturellen Habitus, gegen welchen sie innerhalb gewisser Grenzen ihre ursprüngliche Kleinheit eintauschen. In C. de Candolles Untersuchung des Gefäßbündels im Alchi-

1) Sur les Alchimilles subnivales, leur ressemblance avec l'A. glabra Poir. (fissa Guenth. et Schum.) et leurs parallelismes avec les espèces des regions inférieures (Bull. de l'Herbier Boissier, Bd. II, 1894, p. 34).

2) Contribution à l'étude du Genre *Alchimilla* (Bull. d. l'Herb. Boiss., Bd. I, 1893, p. [485]).

millenblatte hat Busers Vorstellung über die Beziehung der Arten zu einander eine interessante Stütze gefunden. C. de Candolle stellte fest, und ich konnte seine Angaben nur bestätigen, daß die Gefäßbündel, welche die Blattstiele und die Mittelnerven der Lamina der Alchimillen durchziehen, entweder „konzentrisch“ oder „kollateral“ gebaut erscheinen. Den subnivalen Arten nun, ob sie zu den *Alpinae*, *Pubescentes*, *Calicinae* oder *Vulgares* gehören, kommen Gefäßbündel von kollateralem Aussehen zu. Die robusteren Arten der Bergregion führen „konzentrisch“ ausgestattete Gefäßbündel; Arten mittlerer Größe, welche die intermediären Höhen bewohnen, weisen „konzentrisch“ gebaute Gefäßbündel im Blattstiel, kollateral gebaute im Mittelnerv auf. Auch fand C. de Candolle, daß die Blätter der aus Samen erzogenen Keimpflanzen, die äußerlich in der Gestalt der Blattlappen und Blattzähne den subnivalen Arten ähneln, auch in der Ausbildung kollateral gestalteter Gefäßbündel mit ihnen übereinstimmen. Von diesem Gesichtspunkte aus, meint R. Buser, sind die subnivalen Arten (von fissiformem Aussehen und mit kollateralen Blattbündeln) als jene anzusehen, die sich am wenigsten von dem primitiven Zustande und auch dem Keimungszustande entfernt haben, einem Zustand, den die Arten der tieferen Regionen (mit „konzentrisch“ ausgebildeten Gefäßbündeln) rasch in ihrer Entwicklung überwinden. So stellen die eigentlichen alpinen Arten einen alten primitiven Typus, jene der tieferen Regionen einen rezenteren, fortentwickelten dar.

Für diese Auffassung spricht in schwerwiegender Weise auch die Fortpflanzungsart der Eualchimillen. Die subnivalen Arten sind es, denen die ursprünglichen sexuellen Einrichtungen noch zukommen, während die Eualchimillen tieferer Regionen die abgeleiteten apogamen Verhältnisse zeigen. Selbst in denjenigen Gruppen der Eualchimillen, die nur noch apogame Vertreter aufweisen, ist der Pollen der subnivalen Arten vielfach weniger rückgebildet.

Recht interessant sind die schon erwähnten Unterschiede, welche C. de Candolle im Bau der Gefäßbündel von Eualchimillen verschiedener Höhenregionen nachweisen konnte und die ihn zur Unterscheidung eines „konzentrischen“ und eines kollateralen Typus veranlaßten. Tatsächlich handelt es sich, wie auch C. de Candolle schon erkannte, in allen diesen Fällen nur um kollaterale Gefäßbündel[1]). Die „konzentrische“ Anordnung der Elemente

1) Daher es unzutreffend ist, daß sie Bonygues (Act. Soc. Linn., Sér. VI, Bd. V, 1900, p. LVIII u. p. CXLVII) neuerdings als Stelen bezeichnet.

ist dadurch zustande gekommen, daß sich das kollaterale Gefäßbündel gewissermaßen nach innen einrollte. So schlossen sich Gefäßteil und Siebteil zum Ringe zusammen. Wurde etwas Grundgewebe in den Ring mit eingeschlossen, so bildete es eine Art Mark in dessen Innern. Intermediäre Zustände, bei welchen der Zusammenschluß der Gefäßbündelränder weniger vollkommen ist und ein mehr oder weniger breiter Streifen aus Grundgewebe letztere noch trennt, geben Aufschluß über den Weg, den die phylogenetische Entwicklung einschlug, um von der kollateralen zu der konzentrischen Form der Ausbildung zu gelangen[1]).

Sollten die Eualchimillen jetzt noch mutieren, so könnte dies nur auf vegetativem Wege geschehen, durch Vermittelung von Ausläufern und der apogam erzeugten Samen. Tatsächlich findet eine solche Mutation nicht mehr statt, es zeichnen sich vielmehr die vorhandenen Arten, wie von verschiedenen Seiten schon hervorgehoben wurde, durch große Beständigkeit ihrer auch noch so unbedeutenden Merkmale aus. Herr Buser konnte mir nur zwei auf Behaarung bezügliche Beispiele unvermittelter Variation aus dem weiten Gebiete seiner Erfahrungen anführen. Sie betrafen *A. tenuis* Bus. und *A. pratensis* Schmidt. *A. tenuis* hat wagerecht abstehende Behaarung. Auf dem Salève bei Genf findet sich an einer Stelle wo die typische Art häufig vorkommt, eine ziemlich zahlreiche aber lokal beschränkte Kolonie von Stöcken mit anliegender Behaarung (var. *sericans*), sonst vom Typus nicht weiter verschieden. Der gleiche Fall bietet sich bei *A. pratensis* dar. Einzeln vorkommende Exemplare mit anliegender Behaarung wurden von R. Buser unter massenhaften Vertretern des Typus beobachtet in den Waadtländer (Lavarraz) und Berner Alpen (Gemmi ob Kandersteg). Entsprechende Herbarexemplare sah R. Buser auch aus den Seealpen. Er bemerkt weiter zu diesen Fällen: Anliegende oder abstehende Behaarung ist sonst ganzen Artkomplexen konstant eigen. — Ich habe die in Betracht kommenden Pflanzen mikroskopisch untersuchen können. Beide Arten gehören zu den *Vulgares*. Sowohl bei *A. tenuis typica*, als bei *A. pratensis typica* kommt die wagerechte Stellung der Haare dadurch zustande, daß die Insertionsstelle des Haares, d. h. dessen Fuß schräg abwärts gestellt wird. Wie ganz allgemein bei Alchimillen, sind auch bei dieser Art die Haare einzellig. Über der schmalen Epidermis-

1) Alle Verschiedenheiten des Verhaltens hat C. de Candolle in einer übersichtlichen Tabelle zusammengestellt (a. a. O., p. 492).

zelle nun, die ihrer ganzen Weite nach zu dem verhältnismäßig langen, ziemlich stark verdickten, sich allmählich zuspitzenden Haare auswächst, drängt sich die hypodermale Zellschicht etwas vor, und veranlaßt eine entsprechende Vorwölbung der sie deckenden Epidermis. Durch diese Vorwölbung gelangt der Fuß des Haares in eine abwärts geneigte Lage. Das Haar müßte entsprechend abwärts gerichtet sein, wenn es nicht eine Umbiegung an seiner Austrittsstelle ausführte. Durch diese Umbiegung wird es in eine wagerecht abstehende Stellung gebracht. — Bei den beiden in Betracht kommenden Arten unterbleibt nun in der Form *sericans* die Anschwellung über den Haarinsertionen. Der Fuß des Haares behält seine wagerechte Lage; da aber das Haar bei seinem Austritt dieselbe Auswärtsbiegung wie bei der typischen Form vollzieht, so wird es zu einem anliegenden. In beiden Fällen handelt es sich somit in der Form *sericans* im de Vrieschen Sinne[1]) um retrogressive Mutation, um Latentwerden einer vorhandenen Eigenschaft und da die Mutanten sich nur in einer einzigen Eigenschaft von ihrer Ursprungsart unterscheiden, so wären sie, mit de Vries, als Varietät ihr unterzuordnen. — Im allgemeinen sei hinzugefügt, daß ich bei den *Vulgares* und *Pubescentes*, soweit ich sie untersuchte, die Umbiegung der Haare, wo vorhanden, weniger scharf, das heißt abgerundeter als bei den *Alpinae* fand. Als Art mit derbster und steifster, manchmal fast stechender und schon abwärts gerichteter Behaarung erhielt ich von Herrn Buser die zu den *Vulgares* gehörende *A. strigosula* Bus. vom Salève zuerteilt. Ihre Haare sind wie die der andern Arten gestaltet, gehören aber zu den stärkst verdickten, deren Lumen in ihrer oberen Hälfte ganz schwindet. Das wagerechte Abstehen wird durch eine ebensolche Anschwellung über der Haarinsertion und Schrägstellung des Fußes, wie bei den typischen Formen von *tenuis* und *pratensis*, bedingt. Die Epidermiszellen, die das vorspringende Kissen über der Haarinsertion bilden, sind etwas stärker verdickt als gewöhnlich. Je nach der stärkeren oder schwächeren Ausbildung des Kissens über dem Haar richtet sich auch bei andern Arten der Grad seines Abstehens.

Im Gegensatz zu jenen besondern Formen von *A. tenuis* und *pratensis*, die als Mutanten aufzufassen waren, ist der „Truncata-Status“ der Alchimillen, wie ihn R. Buser nennt[2]), nur eine pathologische Erscheinung. Er stellt eine Hemmung der Entwicklung

1) Die Mutationstheorie, Bd. I, p. 455, 456.

2) Bull. de l'Herb. Boissier, Bd. II, p. 40.

vor, durch welche die Pflanze klein und ärmlich wird und infolgedessen ein verändertes Aussehen zeigt.

Während die Alchimillen die Mutationsperiode hinter sich haben, diese es sogar wohl war, die infolge ihrer übermäßigen Stärke sie um ihre sexuelle Potenz brachte, erwägt C. H. Ostenfeld[1]) die Möglichkeit einer Fortdauer der Artenbildung bei den ebenfalls apogamen Hieracien. Er wird auf diesen Gedanken durch die Angaben über das spontane Auftreten und die willkürliche Erzeugung neuer „Bastarde" in dieser Gattung gebracht. Da sich nun die ganze Gattung, so weit die Versuche bis jetzt reichen, als apogam erwies, so liegt es nah, an Mutation zu denken, um die Entstehung der als Bastarde gedeuteten neuen Formen sich begreiflicher zu machen. An sich erscheint die Möglichkeit der Fortdauer der Mutation bei Hieracien nicht ausgeschlossen. Denn es ist durchaus nicht bewiesen, daß diese mit Eintritt des Geschlechtsverlustes ihr Ende nehmen müsse. Sie könnte freilich weiterhin nur auf vegetativem Wege sich äußern. Auch für die so formenreiche Gattung *Caulerpa*, für welche keine andere Art der Fortpflanzung bekannt ist als Ablegerbildung, faßte Reinke schon die Möglichkeit ins Auge, daß deren Artenbildung durch Stockvariation erfolgt sei, nach Eintritt von Apogamie und Aposporie[2]). An einwandfreien Beweisen dafür, daß durch Knospenvariation entstandene vegetative Mutationen auch durch Samen vererbt werden könnten, fehlte es bis vor kurzem vollständig. Das hing damit zusammen, daß sich der Versuch dieser Aufgabe nicht bemächtigt hatte, es außerdem an unseren Kulturgewächsen, bei welchen Knospenvariation fast ausschließlich bis jetzt Beachtung fand, im Einzelfalle schwer hält, zu entscheiden, ob es sich nicht vielleicht nur um Knospen-Atavismus oder um Bastardspaltungen handle[3]). Insofern ist ein Fall von Interesse, über den R. von Wettstein berichtet hat. Er fand bei Prag an *Sedum reflexum* einen fasziierten Seitenast, der vermehrt wurde, blühte, durch Selbstbefruchtung Samen erzeugte und aus diesen „prachtvoll fasziierte Exemplare" ergab[4]).

---

1) Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1904, p. 380.

2) Über *Caulerpa*. Ein Beitrag zur Biologie der Meeres-Organismen (Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Abteilg. Kiel, Neue Folge, Bd. 5, Heft I, 1899, p. 88).

3) De Vries, Die Mutationstheorie, Bd. II, p. 680.

4) Neubildung von Formen im Pflanzenreich (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1900, p. [192]).

Dem Eintritt einer solchen apogamen Fortpflanzung, wie sie uns bei Alchimillen, *Taraxacum*, *Hieracium* entgegentrat, braucht aber Geschlechtsverlust nicht immer vorauszugehen, ja es stellt sich die apogame Fortpflanzung, wenn überhaupt, vielleicht in allen Fällen schon früher ein, wenn die sexuelle Fortpflanzung zwar noch nicht erloschen ist, wohl aber bereits eine Schwächung erfuhr. Dafür sprechen auch die Vorstellungen, zu welchen wir betreffs der noch sexuell potenten, aber sehr wenig fertilen subnivalen Alchimillen aus der Gruppe der *Alpinae* gekommen waren, welche, so scheint es, bereits latent die Anlage zur Apogamie führen. Demgemäß kann auch, wie *Thalictrum purpurascens* und *Antennaria alpina* uns lehren, die apogame Fortpflanzung von einer Trennung der Geschlechter ausgehen. Diese hat bei den genannten beiden Pflanzen die Bestäubung erschwert, und dadurch ähnliche Bedingungen geschaffen, wie sie in andern Fällen die Verbildung des Pollens mit sich bringt. Bei *Antennaria alpina*[1]) sind die männlichen Individuen so selten geworden, daß dieses dem Fehlen von befruchtungsfähigem Pollen völlig gleichkommt. Bei *Thalictrum pupurascens* konnte J. B. Overton[2]) öfters eine örtliche Trennung der männlichen und weiblichen Individuen feststellen, was zu entsprechenden Wirkungen führte, ohne übrigens einen vollen Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzung bisher zu veranlassen. Ja, *Thalictrum purpurascens* ist in dieser Beziehung besonders interessant, weil es uns die Erscheinung der ovularen Apogamie in ihrem Werden vorführt[3]). Die parthenogenetische Fortpflanzung der *Chara crinita*[4]) mag auch durch Diöcie ausgelöst worden sein, wobei es sich frägt, ob es in diesem Falle sich auch um oogene Apogamie, oder um echte Parthenogenesis, das heißt, die Keimentwicklung aus einem Ei mit reduzierter Chromosomenzahl handelt. Daß ebensowenig, wie starke Mutation, auch Diöcie stets zur Apogamie führt, das lehren uns alle jene diöcischen Pflanzen, die ohne Bestäubung keinen Samen ansetzen, unter andern *Thalictrum dioicum*, letzteres ungeachtet des von seiner nahen Ver-

1) Juel, a. a. O., p. 11.

2) Nach mündlicher Mitteilung.

3) Vgl. J. B. Overton, Bot. Gaz., Bd. XXXIII, 1902, p. 363 und Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. 1904, p. 274.

4) A. Braun, Parthenogenesis, Abh. d. Berl. Akad., 1856, p. 337; A. de Bary, Botan. Zeitung 1872, p. 737, und Zur Keimungsgeschichte der Charen, Botan. Zeitung 1875, p. 379.

wandten eingeschlagenen Weges. Zu *Thalictrum dioicum* bemerkte mir J. B. Overton, daß er stets dessen männliche und weibliche Individuen untermischt vorfand, sich somit für diese Art wohl kein Notstand der Befruchtung einstellte. Unter allen Umständen wird es von großem Interesse sein, nach weiteren Fällen von Apogamie sowohl in sehr polymorphen Gattungen, als auch bei diöcischen Pflanzen zu suchen.

Daß durch Geschlechtsverlust als solchen durchaus nicht immer Apogamie ausgelöst zu werden braucht, das zeigen uns auch die sterilen Bastarde. Bei ihnen ist der Geschlechtsverlust jedenfalls aber auch zu unvermittelt, um eine solche allmählich werdende Erscheinung veranlassen zu können.

Aus der Tatsache, daß die Gattung *Rubus* nur sechs, die Gattung *Rosa* nur acht chromatische Elemente in den Kernen ihrer Gonotokonten führt, geht weiter hervor, daß die phylogenetischen Vorgänge, welche zu einem starken Polymorphismus führen, nicht notwendigerweise auch eine Steigerung der Chromosomenzahl bedingen. Zu dieser Annahme könnte man nämlich geneigt sein bei einseitiger Kenntnis nur solcher Fälle, wo die polymorphe Gattung durch hohe Chromosomenzahlen ausgezeichnet ist. Schon bei Eualchimillen sahen wir uns einer doppelt so hohen Zahl von Chromosomen als bei den *Aphanes* gegenübergestellt, 32 statt 16 bivalente Elemente in den Gonotokonten. Bei *Taraxacum* zählte Juel 20 bis 30 Chromosomen in den apogamen Anlagen, während für die vegetativen Kerne einer Komposite im Anschluß an die von Merrel und Land bei *Silphium* gefundenen Zahlen, vielleicht nur 16 sich erwarten ließen. Noch mehr war das Verhalten von *Antennaria alpina* dazu angetan, den Gedanken anzuregen, daß hohe Chromosomenzahlen zur Apogamie anregen. Sehr zahlreiche Chromosomen könnten ja möglicherweise den regelrechten Ablauf der heterotypischen Teilung erschweren und so vegetative Tendenzen auslösen. In der Tat ist es auffällig, daß *Antennaria alpina* über doppelt so viel Chromosomen in ihren Kernen wie *Antennaria dioica* verfügt, wobei die Zahl dieser Chromosomen auf 40 bis 50 steigt. Hier könnten auch die Eualchimillen mit ihren 64 Chromosomen in den vegetativen Kernen herangezogen werden. Doch auch *Thalictrum purpurascens* wird apogam, ungeachtet es nur über die bescheidene Zahl von 24 Chromosomen in ihren Geweben verfügt.

Zusammenfassung.

In den Pollenmutterzellen der Eualchimillen weist die Reduktionsteilung 32 bivalente Chromosomen auf.

Einige subnivale Eualchimillen bilden noch normalen Pollen aus.

In den Samenanlagen der apogamen Eualchimillen tritt eine Archesporzelle oder einige solche Zellen in den Zustand von Embryosackmutterzellen ein. Ihr Kern durchläuft die Prophasen der Reduktionsteilung bis zu dem Zustand der Synapsis. Hierauf ändert die Embryosackmutterzelle ihre Entwicklungsrichtung, sie wird vegetativ; ihr Kern geht aus der Synapsis in den typischen Teilungsvorgang über, statt die Reduktionsteilung fortzusetzen.

Die aus einer so veränderten Archesporzelle entstandenen Teilungsprodukte verdanken somit nicht einem generativen, sondern einem vegetativen Vorgange ihre Entstehung. Sie können nicht als Anfang einer neuen Generation, als Makrosporen, gelten, vielmehr sind sie Gewebszellen ihres Elters. Die eingeschlagene Entwicklung ist eine apogame.

Die aus jenen Gewebszellen sich bildenden Embryosäcke führen somit in ihrem Eiapparat ein apogames Ei, das einen Kern mit vegetativer Chrosomenzahl enthält. Apogam entwickelt sich weiter aus diesem Ei der Keim.

Jene subnivalen Eualchimillen, welche normalen Pollen besitzen, bilden auch in ihren Samenanlagen, auf dem Wege der Reduktionsteilung, aus ihrer Embryosackmutterzelle Makrosporen. Der aus einer Makrospore sich bildende Embryosack enthält in seinem Eiapparat ein generatives Ei mit reduzierter Chromosomenzahl im Kern und verlangt für die Keimbildung die Befruchtung, welche auch erfolgt.

Auch die normal geschlechtlich verbliebenen Eualchimillen sind chalazogam.

Einige geschlechtlich normale subnivale Eualchimillen bilden untereinander Bastarde.

Die Annahme liegt nah, daß übermäßige Mutation die Schwächung der geschlechtlichen Potenz der Eualchimillen veranlaßte und durch den Ausfall der Befruchtung die Anregung zur apogamen Fortpflanzung gab.

Rubus und *Rosa* sind bis jetzt trotz ihres starken Polymorphismus normal geschlechtlich geblieben. Ihre Embryosackmutterzelle leitet mit Reduktionsteilung die Bildung der Makro-

sporen ein. Das Ei in dem Eiapparat ihrer Embryosäcke ist ein generatives.

Auch Diöcie hat in manchen Fällen den Anstoß zur Ausbildung apogamer Fortpflanzung gegeben, weil durch Trennung männlicher und weiblicher Individuen Befruchtungsmangel sich einstellte.

Figuren-Erklärung.

Die sämtlichen Bilder wurden nach Mikrotomschnitten ausgeführt. Zur Fixierung kamen Chrom-Osmium-Essigsäure und Alkohol-Eisessig in Anwendung, letzterer vorwiegend. Die Färbung erfolgte mit Safranin-Gentianaviolett-Orange.

Fig. 52 ist 90 mal, die meisten Bilder sind 375 mal vergrößert, die übrigen 1500 mal.

Tafel I.

Fig. 1—7: *Alchimilla arvensis* L.

Fig. 1. Pollenmutterzelle im Zustand der Diakinese. Die bivalenten Chromosomen bei verschiedener Einstellung eingetragen. Vergr. 1500.

Fig. 2 und 3. Pollenmutterzellen mit der heterotypischen Kernspindel in Seitenansicht. Vergr. 1500.

Fig. 4. Kernplatte in Polansicht. Vergr. 1500.

Fig. 5. Heterotypische Kernspindel der Embryosaekmutterzelle. Vergr. 1500.

Fig. 6. Vegetative Kernspindel in einer Zelle des Nucellus. Vergr. 1500.

Fig. 7. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen in einer der beiden Zellen eines zweizelligen Keimes. Vergr. 1500.

Fig. 8—27: *Alchimilla speciosa* Bus.

Fig. 8. Junges Antherenfach nach Anlage des Archespors. Vergr. 1500.

Fig. 9 und 10. Kerne einer Pollenmutterzelle in Synapsis. Vergr. 1500.

Fig. 11. Pollenmutterzelle in Diakinese. Vergr. 1500.

Fig. 12. Pollenmutterzelle mit heterotypischer Kernspindel. Vergr. 1500.

Fig. 13. Kernplatte der heterotypischen Kernspindel in Polansicht. Vergr. 1500.

Fig. 14. Zweiter Teilungsschritt der Pollenmutterzelle; in der einen Zelle die Kernspindel in Seitenansicht, in der andern die Kernplatte in Polansicht. Vergr. 1500.

Fig. 15. Junges Pollenkorn, nach erfolgter Zweiteilung. Vergr. 1500.

Fig. 16—20. Aufeinander folgende Zustände der Samenanlage. In Fig. 20 Wucherung der Basalzelle, die sich abnorm vergrößert hat und eine größere Anzahl von Zellkernen führt. In Fig. 18*b* die rechts im Archespor von 18*a* gelegene Kernspindel, in Fig. 19*b* ein in Teilung begriffener Nucellarkern von 19*a*, stärker vergrößert. Vergr. von 16, 17, 18*a* und 19*a* = 375, von 18*b* und 19*b* = 1500.

Fig. 21*a*. Nucellus mit gestreckter Archesporzelle. Ihr Kern 21*b* aus der Synapsis in den vegetativen Knäuel übergegangen, in einer links hiervon gelegenen Enkelzelle des Archespors ein Zellkern 21*c* in synapsisartigem Zustand. Vergr. von 21*a* = 375, von 21*b* und *c* = 1500.

Tafel II.

Fig. 22*a*. Nucellus einer nächst älteren Samenanlage. In einer gestreckten, bisher ungeteilten Archesporzelle eine vegetative Kernspindel. In 22*b* dieselbe stärker vergrößert. Vergr. von 22*a* = 375, von 22*b* = 1500.

Fig. 23*a*. Vegetative Kernspindel in der Tochterzelle einer gestreckten Archesporzelle. In 23*b* stärker vergrößert. Vergr. von 23*a* = 375, von 23*b* = 1500.

Fig. 24. Synapsisartige Zustände in verschieden abgeleiteten Zellen des Archespors. Vergr. 375.

Fig. 25. Die unterste Zelle der zentralen Reihe beginnt zur Embryosackanlage anzuschwellen. Rechts davon die unterste Zelle einer Reihe zerdrückt, die darübergelegene mit zwei Kernen ohne zwischenliegende Scheidewand. Vergr. 375.

Fig. 26. Vorletzte Zelle einer Reihe zur Embryosackanlage anschwellend, eine Zelle der mittleren Reihe zerdrückt, die oberste Zelle der den Embryosack erzeugenden Reihe mit synapsisartigem Kern. Vergr. 375.

Fig. 27. Zwei übereinander liegende, wohl derselben Zellreihe angehörende Zellen zu Embryosackanlagen anschwellend. Vergr. 375.

Fig. 28—40: *Alchimilla splendens* Christ.

Fig. 28 und 29. Aufeinander folgende Entwicklungszustände junger Samenanlagen. In Fig. 29*b* der Kern der gestreckten Archesporzelle von 29*a*. In Fig. 29*c* die Kernplatte einer Integumentzelle aus derselben Samenanlage wie 29*a* in Polansicht. Vergr. von 28 und 29*a* = 375, von 29*b* und 29*c* = 1500.

Tafel III.

Fig. 30*a*. Späterer Zustand. In der unteren Zelle der mittleren Reihe eine vegetative Kernspindel. In 30*b* diese stärker vergrößert. Vergr. von 30*a* = 375, von 30*b* = 1500.

Fig. 31. In der unteren Zelle der mittleren Zellreihe vier Kerne, ohne Scheidewandbildung. Verfrühte Neigung zur Embryosackanlage. Vergr. 375.

Fig. 32. Die unterste Zelle der mittleren Zellreihe schwillt als Embryosackanlage an. Vergr. 375.

Fig. 33. Gestreckte Samenanlage. Die unterste Zelle der mittleren Zellreihe sich zum Embryosack entwickelnd, die übrigen Zellen aller Zellreihen des Archespors im Absterben begriffen. Vergr. 375.

Fig. 34*a*. Eine zweikernige Embryosackanlage, die beiden Kerne im Spindelstadium. In 34*b* der obere Kern stärker vergrößert. Vergr. 34*a* = 375, 34*b* = 1500.

Fig. 35. Der obere Teil eines fertigen Embryosackes mit Eiapparat und den aneinander haftenden Polkernen. Vergr. 375.

Fig. 36. Der Eiapparat eines andern Embryosackes. Vergr. 375.

Fig. 37. Eine abnorm gestreckte Keimanlage, darunter die beiden aneinander haftenden, noch nicht in Teilung getretenen Polkerne. Vergr. 375.

Fig. 38*a*. Eine ältere Keimanlage. In 38*b* Kernspindel aus einer inneren Zelle dieses Keims; in 38*c* ein Teilungszustand aus einer peripheren Zelle. Vergr. von 38*a* = 375, von *b* und *c* 1500.

Fig. 39. Eine Kernspindel aus dem protoplasmatischen Wandbelag des Embryosacks, kurz nach der Trennung der Tochterchromosomen. Vergr. 1500.

Fig. 40. Eine dreipolige Kernspindel aus dem protoplasmatischen Wandbelag des Embryosacks. Vergr. 1500.

Fig. 41 und 42: *Alchimilla fallax* Bus.

Fig. 41. Zwei im Spindelstadium befindliche Kerne aus dem unteren Ende der Embryosackanlage. Letzter Teilungsschritt. Vergr. 1500.

Tafel IV.

Fig. 42. Erste Teilung des Eikerns. Kernspindel. Vergr. 1500.

Fig. 43—57: *Alchimilla pentaphylla* L.

Fig. 43. Pollenmutterzelle in Diakinese. Die Doppelchromosomen eingetragen, soweit sie an der oberen Fläche und den Seiten des Kerns bis zu seiner mittleren Einstellung sichtbar wurden. Vergr. 1500.

Fig. 44. Die Reduktionsspindel der Pollenmutterzelle. Vergr. 1500.

Fig. 45. Junges Pollenkorn nach Anlage der generativen Zelle. Vergr. 1500.

Fig. 46. Junge Samenanlage; der Kern der Embryosackmutterzelle in Diakinese. Vergr. 375.

Fig. 47. Die Reduktionsspindel der Embryosackmutterzelle. Vergr. 1500.

Fig. 48. Die drei oberen Zellen einer Tetrade, die aus derselben Embryosackmutterzelle hervorging, in Desorganisation und Verdrängung. Vergr. 375.

Fig. 49 *a* und *b*. Zweikernige Embryosackanlage, beide Kerne im Spindelstadium; in *b* der obere Kern stärker vergrößert. Vergr. von $a = 375$, von $b = 1500$.

Fig. 50. Der letzte Teilungsschritt im oberen Ende der Embryosackanlage. Vergr. 1500.

Fig. 51. Der obere Teil eines überreifen Embryosackes. Das Ei blieb unbefruchtet. Vergr. 375.

Fig. 52. Oberes Griffelende mit der Narbe. Auf dieser gekeimte Pollenkörner. Vergr. 90.

Fig. 53. Die Befruchtung. Neben dem Eikern und dem sekundären Embryosackkern je ein Spermakern. Von den beiden desorganisierten Synergiden nur die eine, rechts, zu sehen; links das Pollenschlauchende. Vergr. 375.

Fig. 54. Oberes Embryosackende. Das befruchtete Ei nicht zu sehen, nur eine desorganisierte Synergide und ein Stück Pollenschlauch. Vergr. 375.

Fig. 55. Eine Stelle aus dem über dem Embryosack gelegenen Gewebe des Integuments, den Querschnitt eines Pollenschlauchs zeigend. Vergr. 1500.

Fig. 56. Oberes Embryosackende mit junger Keimanlage und über deren Ansatzstelle eine desorganisierte Synergide; links davon das Pollenschlauchende, auch ein Pollenschlauchstück über dem Nucellus. Tiefer im Embryosack links ein Endospermkern. Vergr. 375.

Fig. 57. Kernplatte in einer äußeren Zelle eines jungen, etwa 20zelligen Keimes. Vergr. 1500.

Fig. 58—60: *Alchimilla gelida* Bus.

Fig. 58. Reifes Pollenkorn. Vergr. 375.

Fig. 59. Junge Samenanlage. Kern der Embryosackmutterzelle in Synapsis. Vergr. 375.

Fig. 60. Reduktionsspindel einer Embryosackmutterzelle. Vergr. 1500.

Fig. 61—62: *Alchimilla grossidens* Bus.

Fig. 61. Reduktionsspindel der Embryosackmutterzelle. Vergr. 1500.

Fig. 62. Aus einer Embryosackmutterzelle hervorgegangene Tetrade, die drei oberen Zellen desorganisiert und in Verdrängung. Vergr. 375.

Fig. 63—65: *Rubus biflorus* Buchan.

Fig. 63. Kern einer Embryosackmutterzelle im Diakinese-Stadium. Die sechs bivalenten Chromosomen bei veränderter Einstellung gezeichnet. Vergr. 1500.

Fig. 64. Junge Samenanlage. In einer Embryosackmutterzelle die Reduktionsspindel. In Fig. 64*b* die Embryosackmutterzelle mit Reduktionsspindel und die beiden Deckzellen dieser Embryosackmutterzelle stärker vergrößert. Vergr. von 64*a* = 375, von 64*b* = 1500.

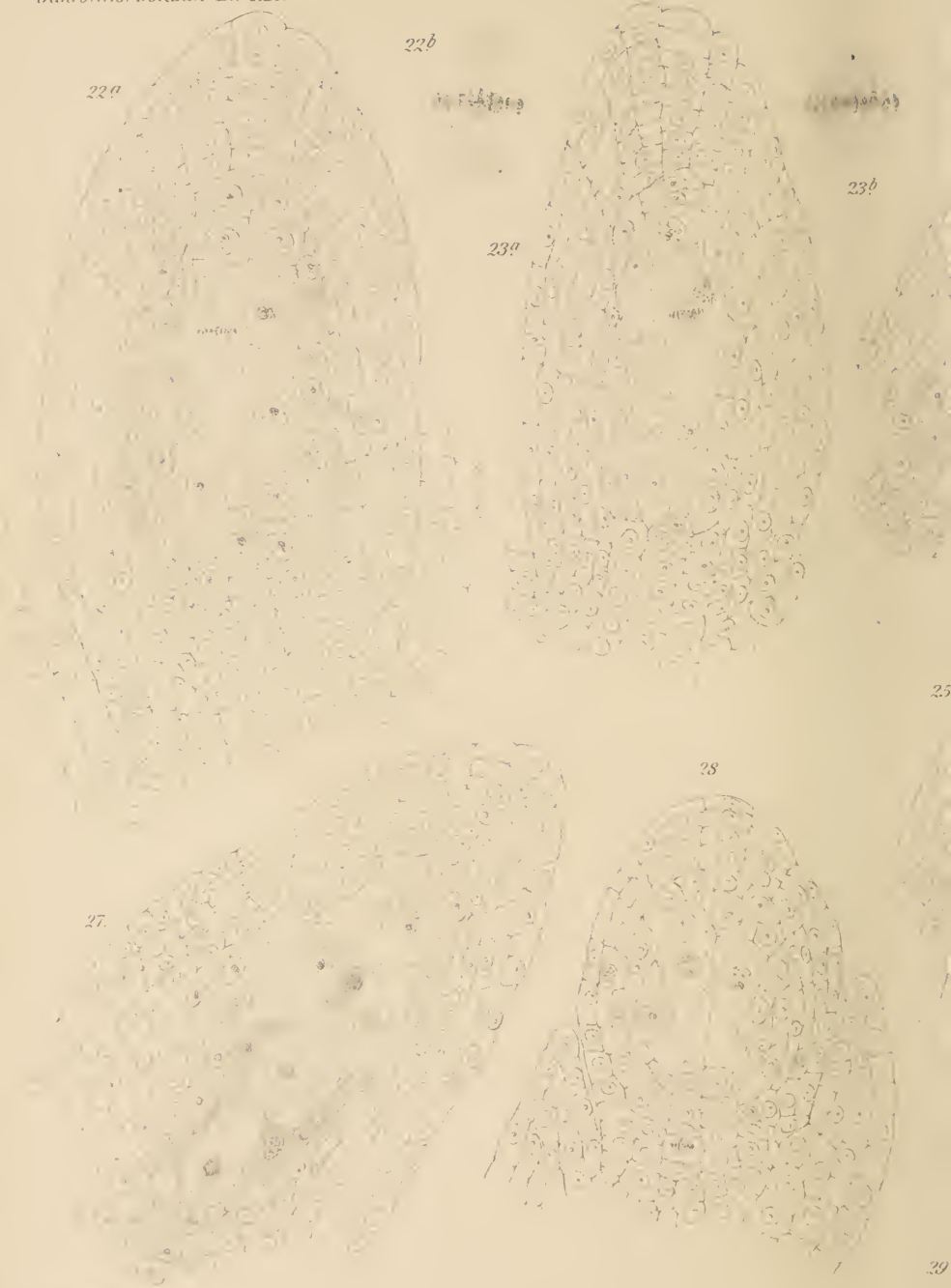
Fig. 65. Die Embryosackmutterzelle in vier Enkelzellen zerlegt. Die oberste schwillt zur Embryosackanlage an. Vergr. 1500.

Fig. 66: *Rosa cinnamomea* L.

Fig. 66. Junge Samenanlage. Mehrere Embryosackmutterzellen; in der einen (links) der Kern in Synapsis, und der andere (mittlere) im Stadium der Reduktionsspindel. In Fig. 66*b* die mittlere Embryosackmutterzelle stärker vergrößert. Vergr. von Fig. 66*a* = 375, von 66*b* = 1500.

[illegible]burger del.

E. Laue Lith. Inst. Berlin.

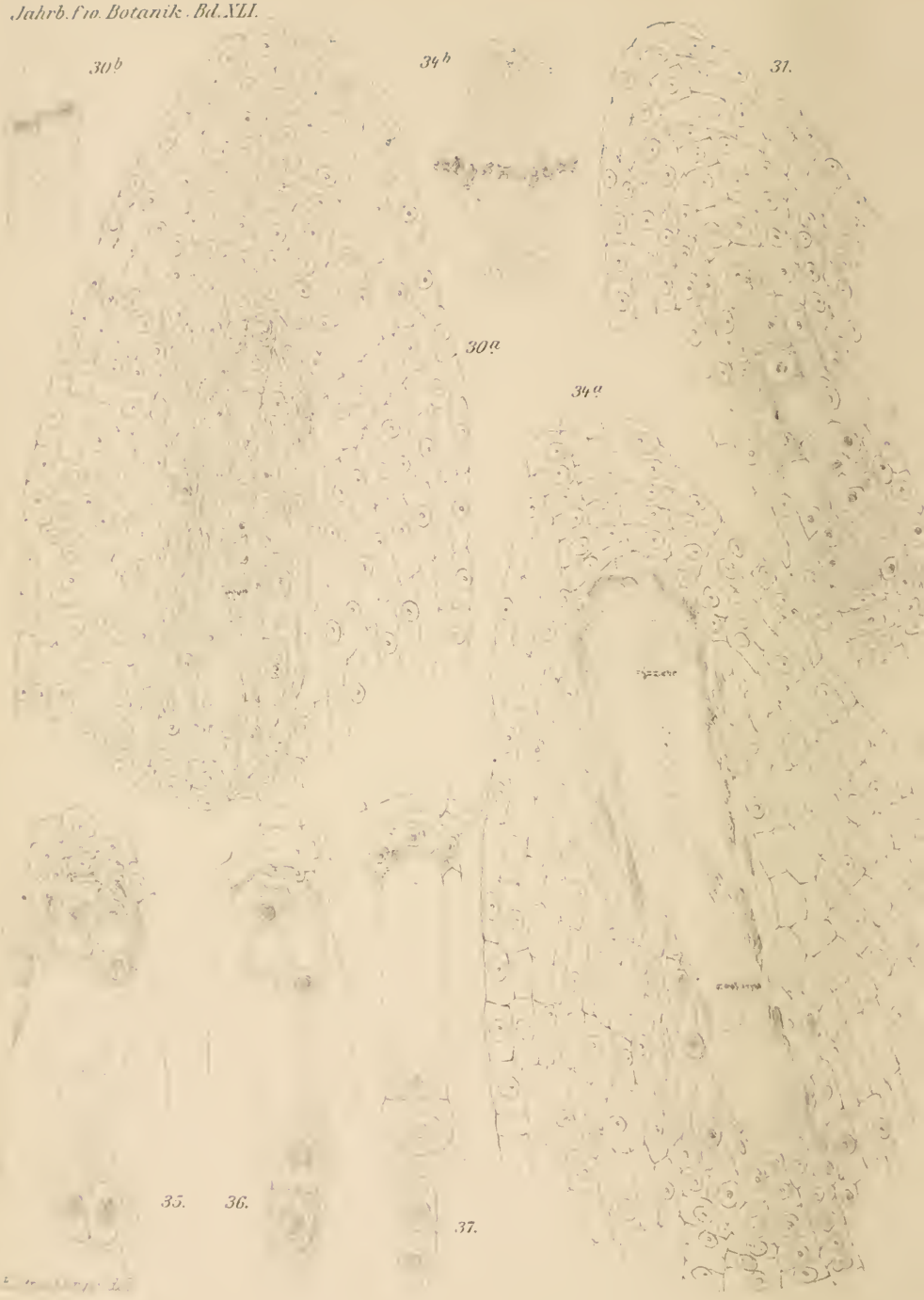

22b
22a
23b
23a
25
28
27.
29

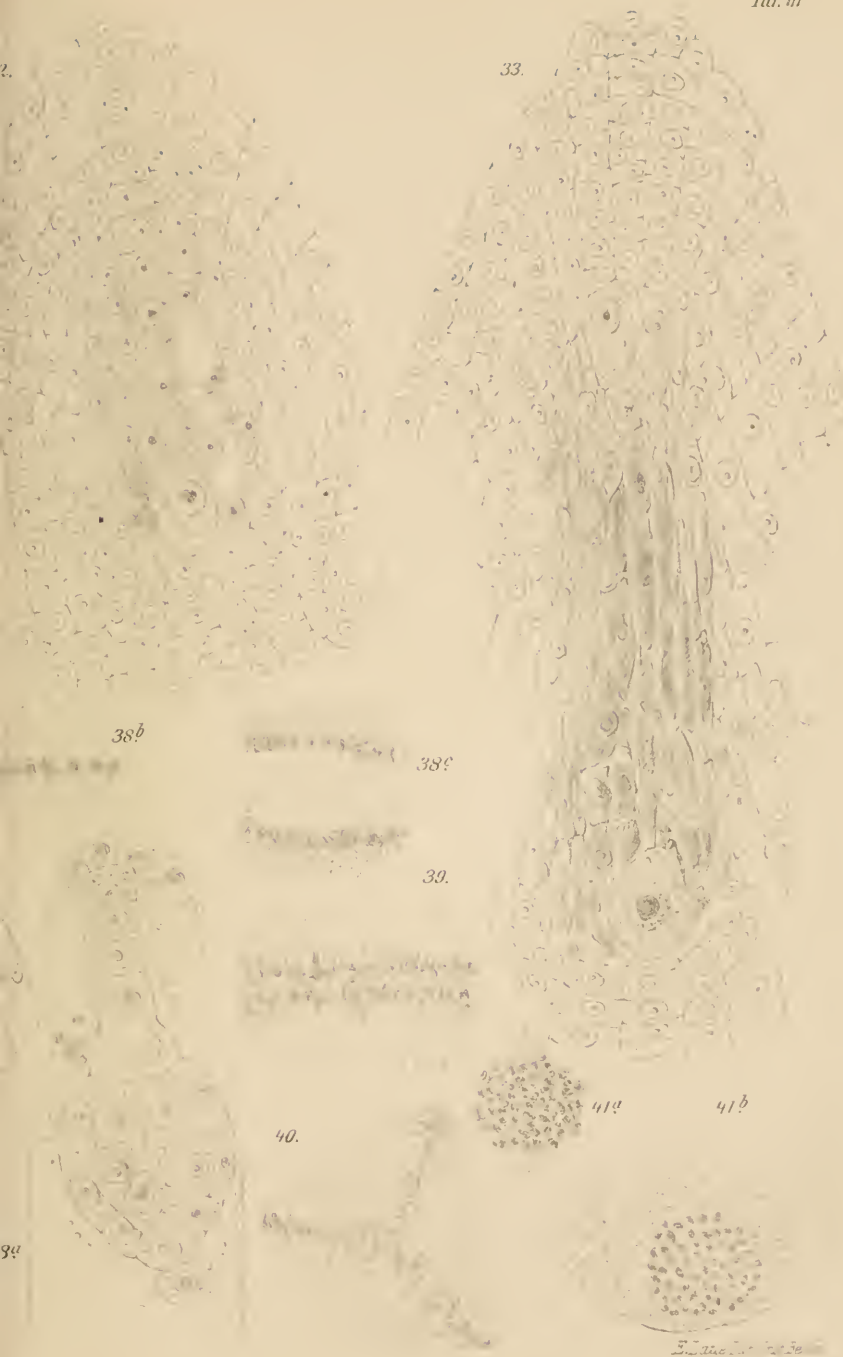
24

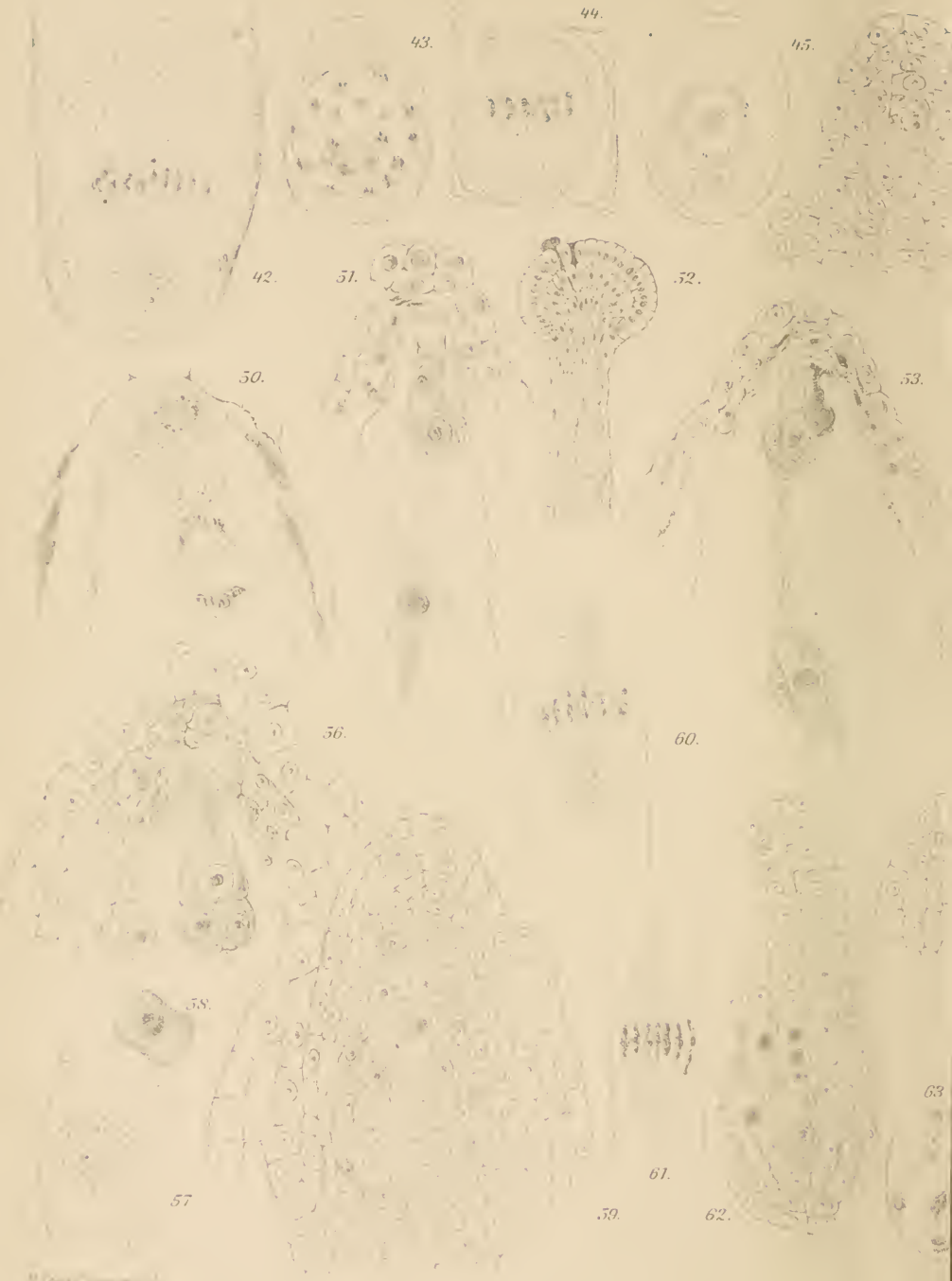
26

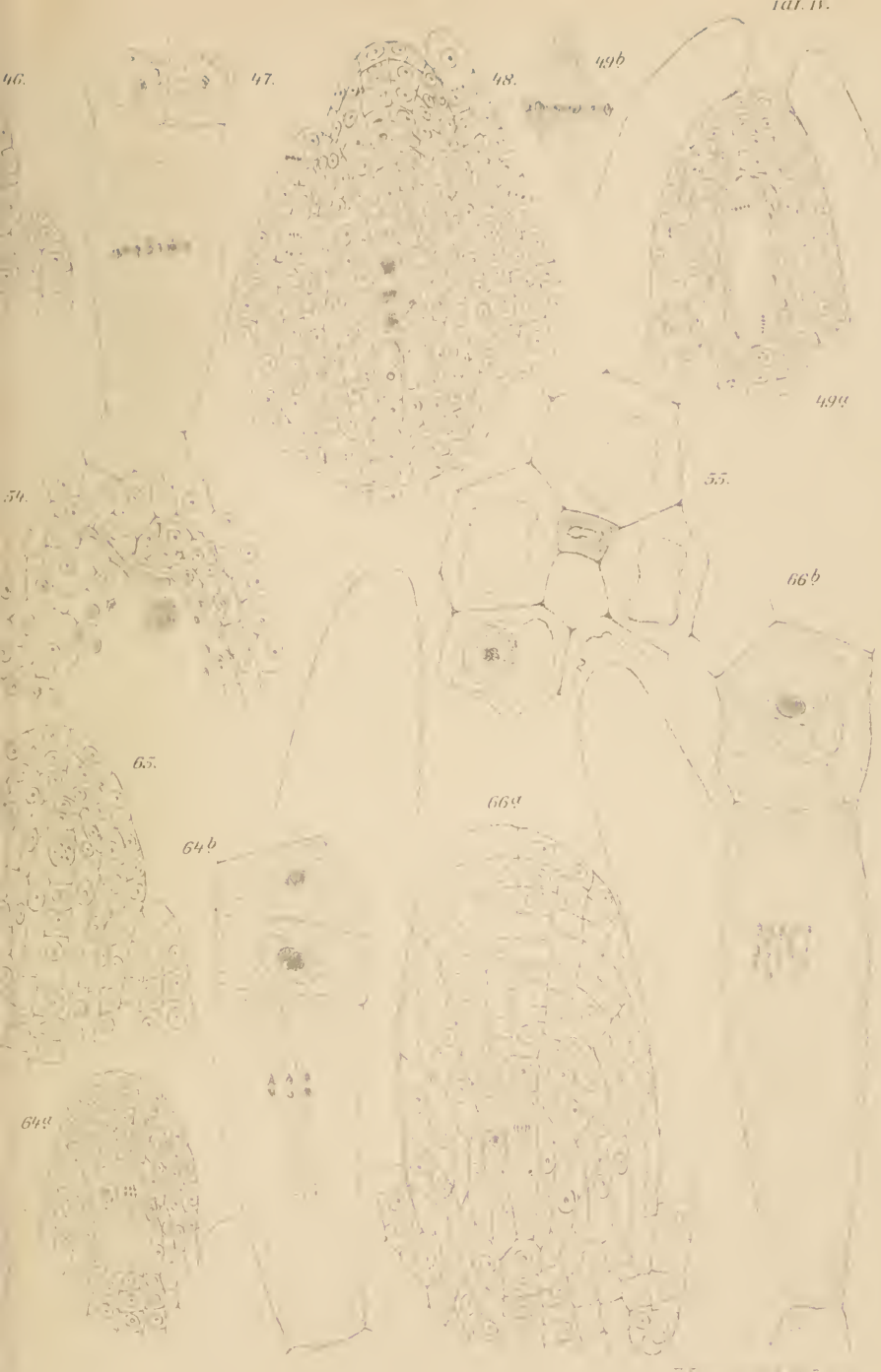
29a

29b


30b
34b
31.
30a
34a
35.
36.
37.


33.
38b
38c
39.
41a
41b
40.


44.
43.
45.
42.
51.
52.
50.
53.
56.
60.
58.
63
61.
57
59.
62.


46.
47.
48.
49b
49a
54.
55.
66b
65.
64b
66a
64a