

ACTA HORTI BERGIANI. BAND 7. N:o 3.

ZYTOLOGISCHE STUDIEN ÜBER DIE GATTUNG ROSA

VON

GUNNAR TÄCKHOLM



UPPSALA 1922

ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.

ACTA HORTI BERGIANI. BAND 7. N:o 3.

ZYTOLOGISCHE STUDIEN ÜBER DIE GATTUNG ROSA

VON

GUNNAR TÄCKHOLM

—◆—
LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

UPPSALA 1922

ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Zytologische Studien über die Gattung Rosa.

Von

GUNNAR TÄCKHOLM.

Vorwort.

Die grossen polymorphen Verwandtschaftskreise bieten der zytologischen Forschung von vornherein ein lockendes Arbeitsfeld. Intensive systematische und in einigen Fällen auch experimentell-genetische Studien haben zur Formulierung zahlreicher Probleme geführt, die auch eine nähere Beleuchtung von zytologischer Seite erfordern. Die Frage, zu deren Klärung die zytologischen Untersuchungen am erfolgreichsten beigetragen haben, berührt die Fortpflanzungsverhältnisse dieser Pflanzengruppen, und eine umfassende Litteratur ist über diesen Gegenstand schon herangewachsen. Ein anderes Problem, dem man grosse Aufmerksamkeit zugewandt hat, bezieht sich auf die Ursachen und die Entstehungsweise der Polymorphie. Vor allem hat man zu ergründen gesucht, in welchem Masse Bastardierungen zur Entstehung des Formenreichtums beigetragen haben. Indessen ist dieses Problem ein derartiges, dass es nur in günstigen Fällen eine Beleuchtung mit Hilfe zytologischer Methoden zulässt. Seit der Veröffentlichung der wichtigen Arbeit ROSENBERG's über die zytologischen Verhältnisse bei dem Bastard *Drosera longifolia* $\times$ *rotundifolia* wissen wir, dass es in gewissen Fällen möglich ist, einen Bastard an seiner Chromosomengarnitur zu erkennen. Voraussetzung hierfür ist, dass er von verschiedenchromosomigen Eltern erzeugt ist.

Da die zytologischen Befunde bei einigen von ROSENBERG schon im Jahre 1909 untersuchten *Rosa*-Formen, die der durch ihre enorme Polymorphie ausgezeichneten *Canina*-Sektion angehören, grosse Ähnlichkeit mit denjenigen des genannten *Drosera*-Bastards aufwiesen, entschloss ich mich vor mehr als fünf Jahren, die Rosen dieser Gruppe zum Gegenstand einer umfassenderen Untersuchung zu machen. Eine solche schien von um so grösserem Interesse, als MATSSON und andere die Fähigkeit apomiktischer Embryobildung bei mehreren, dieser Sektion angehörenden Formen experimentell nachgewiesen hatten. Da

die zytologische Untersuchung schon bald zeigte, dass bei einer Anzahl wildwachsender schwedischer *Caninae*-Rosen die Chromosomengarnitur den erwähnten Bastardtypus aufwies, habe ich es mir angelegen sein lassen, Repräsentanten von so viel wie möglich verschiedenen Spezies dieser Sektion in mein Material aufzunehmen, um dadurch zu ergründen, ob diese Eigentümlichkeit ein charakteristisches Merkmal der gesamten Gruppe bildet. Zum Vergleich habe ich auch die grösstmögliche mir zugängliche Anzahl von Spezies fixiert, die anderen Gattungssektionen angehören. Die Heranziehung eines umfassenden Untersuchungsmaterials auch derartiger Formen hat sich als durchaus notwendig erwiesen, weil die Zahlenverhältnisse in den hybriden Chromosomengarnituren der *Canina*-Arten sich nicht wohl als Kombinationen nur derjenigen Chromosomenzahlen erklären liessen, die ich bei anderen Arten der Gattung fand, sondern die Existenz von Formen mit noch höheren Chromosomenzahlen voraussetzten. Dieses ist die Veranlassung zur Aufnahme unter das Material auch zahlreicher Formen, die von zytologischem Standpunkte nicht von besonderem Interesse sind. Auch mehrere Rosenbastarde, die keine *Caninae*-Formen darstellen, sind untersucht worden. Wo nicht anders angegeben wird, ist der Verlauf der Meiosis nur an den Pollenmutterzellen studiert. Nur bei einer Anzahl der Sektion *Caninae* angehörenden Formen sind auch die Teilungen der Embryosackmutterzelle näher untersucht.

Ein sehr grosser Teil des Untersuchungsmaterials stammt aus dem Bergianschen Garten (Hortus Bergianus) in Stockholm. Dank des lebhaften Interesses und des ausserordentlich grossen Entgegenkommens seitens des Direktors des Gartens Herrn Professor Dr. ROB. E. FRIES, habe ich unumschränkt über die äusserst wertvolle *Rosa*-Sammlung des Gartens verfügen dürfen, und ist es mir eine angenehme Pflicht, ihm bei dieser Gelegenheit meinen wärmsten Dank auszusprechen. Dieser Garten dürfte sich von allen andern botanischen Gärten dadurch unterscheiden, dass auf seinem Gebiet eine reiche Vegetation wildwachsender Rosen zu finden ist. Diese spontane Rosenflora, die wohl etwa 150 Sträucher umfasst, von denen die meisten *R. glauca* und *R. coriifolia*, einige aber auch *R. mollis* und *R. canina* vertreten, fand sich bei der Anlage des Gartens vor circa 35 Jahren vor und ist bei der ständigen Erweiterung der Anpflanzungen stets sorgfältig geschützt worden. Ihren Wert hat diese Sammlung dadurch erhalten, dass sie einer monographischen Bearbeitung durch den hervorragenden Rosenkenner Herrn Gymnasialdirektor Dr. S. ALMQUIST unterzogen wurde. Die Ergebnisse dieser eingehenden Analyse sind in dieser Zeitschrift Tom. IV (1907) veröffentlicht worden. Die Sträucher sind deshalb als lebende Original-Exemplare zu betrachten. In der hier vorliegenden Arbeit ist stets deutlich angegeben, ob die Individuen dieser wilden *Rosa*-Vegetation angehören, und ist auch Nummer und Name, die sie in ALMQUIST's Monographie tragen, besonders erwähnt. Auch die von ALMQUIST in späteren Publikationen für diese Formen verwandten Benennungen sind hier mitgeteilt. Die Nomenklatur, die unten vorgezogen wurde, unterscheidet sich vom ALMQUIST's nur dadurch, dass *glauca* bzw. *coriifolia* konsequent als Hauptarten betrachtet werden. Auch zahlreiche kultivierte Rosenformen des Bergianschen Gartens umfasst das Untersuchungsmaterial. Ausser den soeben erwähnten, wurde auch eine geringere Anzahl wildwachsender Formen aus der Umgegend von Stockholm untersucht.

Ein anderer, sehr grosser Teil meines Materials stammt aus den Royal Botanic Gardens, Kew, die ich 1919 zu besuchen Gelegenheit hatte. Über 100 verschiedene Formen wurden hier fixiert. Ganz besonders wertvoll war es mir, dass es mir hier vergönnt war, die stattliche Sammlung asiatischer Rosen dieses Gartens meinem Material einzuverleiben. Für das lebenswürdige Entgegenkommen, das mir dort zu teil wurde, spreche ich hiermit dem derzeitigen Direktor des Gartens Sir DAVID PRAIN, sowie auch Herrn Assistenten L. A. BOODLE, Jodrell Laboratory, meinen besten Dank aus. Zahlreiche Formen wurden auch in den botanischen Gärten von Uppsala, Kopenhagen, Lund und Christiania fixiert. Den Direktoren dieser Gärten, den Herren Prof. Dr. H. O. JUEL (Uppsala), Prof. Dr. C. RAUNKIÆR (Kopenhagen), Prof. Dr. Sv. MURBECK (Lund) und Prof. Dr. N. WILLE (Christiania) spreche ich an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aus. Im Jahre 1919 habe ich auch Herrn Pfarrer R. MATSSON, Hälsingtuna, Hudiksvall, Schweden, einen Besuch abgestattet, und hatte ich durch die grosse Gefälligkeit dieses hervorragenden Rosenkenners Gelegenheit, das von mir gewünschte Material unter seinen Versuchskulturen auszuwählen. Sowohl hierfür, als für die wertvolle Hilfe, die er mir bei der Bestimmung anderweitig eingesammelten Materials geleistet hat, sage ich ihm meinen herzlichsten Dank.

Das Untersuchungsmaterial umfasst Repräsentanten aller Sektionen der Gattung, ausser folgenden drei: *Laevigatae*, *Bracteatae* und *Minutifoliae*, die nur je eine oder ein paar Spezies umfassen. Die beiden ersteren sind ostasiatischen und die dritte amerikanischen Ursprungs.

Da ich mich nicht nur für rein zytologische sondern auch für systematische Fragen interessierte, habe ich es mir angelegen sein lassen, das Material möglichst genau zu bestimmen. Ich habe daher stets zum Zweck einer Kontrollbestimmung Blütenzweige aller derjenigen Individuen, deren Knospen ich fixierte, gepresst. Fast das ganze getrocknete Material ist von Herrn Gymnasialdirektor S. ALMQUIST geprüft worden, und bin ich ihm hierfür grossen Dank schuldig. Wie erwähnt, hat auch Herr Pfarrer R. MATSSON einen Teil desselben durchgesehen. Selbst habe ich auch versucht, alle meine Rosen, mit Ausnahme der schwedischen, der *Canina*-Sektion angehörenden Elementararten, zu bestimmen. Für jede Form ist in folgendem das Resultat der verschiedenen Bestimmungen angegeben. Ausserdem ist der Wortlaut der Etiketten, welche den Sträuchern in den verschiedenen Gärten angeheftet waren, erwähnt, um dadurch weitere Kontrolle zu ermöglichen. Der für jedes Individuum zuerst angeführte Name drückt meine eigene Auffassung von der systematischen Stellung der Form aus. Bei der Einteilung der Gattung in Sektionen bin ich im grossen und ganzen dem System CRÉPIN's gefolgt, das ja das am häufigsten angewandte ist. Als Haupteinteilungsgrund ist jedoch die numerische Beschaffenheit der Chromosomengarnituren (vgl. das Inhaltsverzeichnis) gewählt worden.

Als Fixierungsmittel wurde die ZENKER'sche Flüssigkeit benutzt und die Färbung erfolgte mit HEIDENHAIN's Eisenalaun-Hämatoxylin. Die jungen Blütenknospen wurden vor der Fixierung der Länge nach in dünne Scheibchen geschnitten. Die Figuren wurden mit Hilfe des Zeichenprismas in Arbeitstischhöhe (nicht Objektstischhöhe) entworfen. In der Regel kamen dabei LEITZ Ölim. $1/16$ und Komp. ok. 18 in Anwendung; dies war der Fall bei der Zeich-

nung aller Figuren, welche die Chromosomenverhältnisse darstellen; nur die wenigen embryologischen Figuren und Fig. 36 wurden mit weniger vergrößerten Linsen gezeichnet. Die meisten zytologischen Figuren wurden bei der Reproduktion um $\frac{1}{5}$ verkleinert; die Figuren 2, 7, 20, 24 und 54, die somatische Platten darstellen, sind bei der Wiedergabe nicht verkleinert, dagegen wurden Fig. 4, 6, 10, 21, 22, 23 und 39 um $\frac{1}{4}$, Fig. 36, 43 und 44 um $\frac{1}{3}$ und die embryologischen Figuren um $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Bei der Anschaffung des Untersuchungsmaterials sind mir einige meiner Freunde behilflich gewesen, nämlich die Herren Privatdozenten Dr. M. G. STÅLFELT und Dr. I. HOLMGREN, sowie die Herren Kand. phil. H. EKSTRAND und Amanuensis E. SÖDERBERG. Andere wertvolle Dienste leisteten mir meine Kollegen Mag. phil. Fräulein HILDUR LJUNGDAHL, die Herren Privatdozenten Dr. E. ASPLUND und Dr. R. NORDHAGEN, Lic. phil. K. AFZELIUS, Lic. phil. R. FLORIN, Lic. phil. O. HEILBORN, Amanuensis O. JONASSON, Mag. phil. E. ALMQUIST, Mag. phil. N. JOHANSSON, Mag. phil. H. WESTBERG und Stud. phil. T. LINNELL, sowie Herr Gartendirektor I. ÖRTENDAHL und die Herren Gärtner O. PETERSON und N. JENSEN. Allen diesen Personen sage ich meinen besten Dank.

Ehe ich zur Darlegung meiner Beobachtungen übergehe, ist es mir eine sehr angenehme Pflicht, meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Professor Dr. G. LAGERHEIM und Herrn Professor Dr. O. ROSENBERG, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen für das nie versagende Interesse, das sie mir sowohl im Laufe dieser meiner Arbeit, als auch während meiner ganzen Studienzeit zuteil werden liessen.

I N H A L T.

Spezieller Teil.

Seite

I.	Rosen, bei denen normalerweise nur gepaarte Chromosomen während der Reduktionsteilung auftreten.	
1.	Typ: 7 Gemini. Som. Zahl 14.	
	Diploide Spezies	103
	Diploide Bastarde	115
2.	Typ: 14 Gemini. Som. Zahl 28.	
	Tetraploide Spezies	121
	Tetraploide Bastarde	138
3.	Typ: 21 Gemini. Som. Zahl 42.	
	Hexaploide Rosen	150
4.	Typ: 28 Gemini. Som. Zahl 56.	
	Oktoploide Spezies	154
	Oktoploider Bastard	155
II.	Hybride Rosen mit bivalenten und univalenten Chromosomen in geraden Vielfachen von 7.	
	5. Typ: 7 Gemini + 7 Einzelchromosomen. Som. Zahl 21	159
Sektion	<i>Caninae</i>	169
	6. Typ: 7 Gemini + 14 Einzelchromosomen. Som. Zahl 28	170
	7. Typ: 7 Gemini + 21 Einzelchromosomen. Som. Zahl 35	173
	8. Typ: 7 Gemini + 28 Einzelchromosomen. Som. Zahl 42	186
	Die Pollenentwicklung der <i>Caninae</i>	191
	Die Teilungen der Embryosackmutterzelle der <i>Caninae</i>	212
	9. Typ: 14 Gemini + 7 Einzelchromosomen. Som. Zahl 35	220
	10. Typ: 14 Gemini + 14 Einzelchromosomen. Som. Zahl 42	226
III.	Aneuploide Bastarde	234
IV.	Verzeichnis der Chromosomenzahlen der untersuchten Rosen nebst einigen Bemerkungen	240

Allgemeiner Teil.

1. Kap.	Über die meiotischen Teilungen bei Bastarden verschiedenchromosomiger Eltern und bei anderen Pflanzen, die während der Reduktionsteilung sowohl bivalente als auch univalente Chromosomen aufweisen	249
	Die Chromosomenaffinität bei Bastarden verschiedenchromosomiger Eltern	251
	Über das Verhalten der univalenten Chromosomen während der meiotischen Teilungen	259
2. Kap.	Über die apomiktische Fortpflanzung der <i>Caninae</i> -Rosen	264
	Kastrationsversuche	264
	Die Konstanz der Aussenmerkmale der <i>Caninae</i> -Formen	266
	Die konstante Zusammensetzung der Chromosomengarnituren	269
3. Kap.	Über die ERNST'sche Bastardierungshypothese und die hybride Natur der apomiktischen Rosen	275

	Seite
4. Kap. Über die Herkunft der hybriden und agamospermen Kollektivspezies der <i>Canina</i> -Sektion	284
Die geographische Verbreitung der <i>Canina</i> -Sektion	285
Sind alle jetzt lebenden Formen der <i>Canina</i> -Sektion hybridogen und agamosperm?	288
Sexuelle Spezies innerhalb anderer agamospermer Pflanzengruppen	290
Können die sexuellen Stammformen der jetzigen hybriden <i>Caninae</i> -Spezies unter den lebenden Arten der übrigen Sektionen gesucht werden?	291
Von welcher Zeit datieren die Bastardnatur und die Apomixis der <i>Caninae</i> -Rosen?	294
Über die wahrscheinliche systematische Stellung der Stammformen der <i>Caninae</i> -Rosen	296
Über die wahrscheinliche geographische Verbreitung der sexuellen Ur-Caninen und über den Entstehungsort der pliozänen Kreuzungen	298
Der Fortpflanzungsmodus der Stammformen	300
Über die Möglichkeit des heutigen Vorkommens nicht-hybrider <i>Caninae</i>	301
Kurzer Überblick der in diesem Kapitel dargelegten Gesichtspunkte	302
Kurze Vergleichung mit einigen anderen agamospermen Pflanzengruppen	303
Die Ansichten Focke's über die Geschichte der europäischen Brombeeren	304
5. Kap. Über die Entstehungsweise der Polymorphie der <i>Canina</i> -Sektion	308
I. Die Bastardierung als Ursache des Formenreichtums	309
A. Die in der Natur fortwährend vor sich gehenden Kreuzungsprozesse (Sekundäre Bastardierungen)	309
B. Die uralten (tertiären) F ₁ -Bastardierungen als direkte Ursache der Polymorphie	314
II. Die Embryomutationen als Ursache der Formenbildung	318
MATSSON'S Aussaatsversuch	318
DINGLER'S Aussaatsversuch	321
Die Entstehung vegetativer Mutanten in der Gattung <i>Hieracium</i>	323
Die Bedeutung der Embryomutationen für das Zustandekommen der Polymorphie der <i>Canina</i> -Sektion	325
Über die mutmassliche genetische Natur der Embryomutationen	329
Über die phaenotypischen Eigenschaften der Embryomutationen und über das System ALMQUIST'S	333
Die Anschauung anderer neuerer Autoren über die Artenbildung innerhalb der <i>Canina</i> -Sektion	342
6. Kap. Erörterung der Frage nach der Entstehungsweise der Polymorphie in einigen anderen agamospermen Pflanzengruppen	350
<i>Hieracium</i>	351
<i>Pilosella</i>	352
<i>Archieracium</i>	353
<i>Taraxacum</i>	362
<i>Alchemilla</i>	364
<i>Antennaria</i>	368
<i>Rubus</i>	369
Litteraturverzeichnis	376

SPEZIELLER TEIL.

I. Rosen, bei denen normalerweise nur gepaarte Chromosomen während der Reduktionsteilung auftreten.

1. Typ: 7 Gemini. Som. Zahl 14.

Diploide Rosen.

Subgenus *Hultheimia* FOCKE.

1. *R. persica* MICH. Persien, Turkestan. Diese Art, die mit ihren einfachen Blättern, ihren gelben, im Zentrum braunen Blüten und ihrer Abwesenheit von Nebenblättern erheblich von anderen Rosen abweicht, wird von einigen Autoren als einzige Spezies einer besonderen Gattung *Hultheimia* DUM. aufgefasst. Mein Material stammt aus Kew. Da die Pflanze bei meinem Besuch nicht blühte, fixierte ich die Spitze eines vegetativen Sprosses. In Zellen des Vegetationspunktes wurden Metaphasenplatten mit 14 Chromosomen gefunden (Fig. 2 a).

Subgenus *Eurosa* FOCKE.

Sektion *Systylae* DC.

Alle von mir untersuchten Spezies und Formen, die dieser Sektion von vorwiegend asiatischen Kletterrosen angehören, haben dieselbe Chromosomenzahl, nämlich 7 (haploid). Dies gilt folglich auch für die einzige amerikanische und die zwei europäischen Arten der Sektion. Folgende Formen sind auf die Zahl hin geprüft:

2. *R. arvensis* HUDS. Süd-, West- u. Mitteleuropa (H. B.¹). ALMQUIST nennt das Spezimen *R. repens* SCOP., da die Blätter unten bläulich sind; nur die rein grünen Formen werden von ihm zur *arvensis* gestellt. 7 Doppelchromosomen wurden in den Diakinesekernen (Fig. 1 a) und 14 Chromosomen

¹ H. B. = Hortus Bergianus = Der Bergiansche Garten in Stockholm.

in den somatischen Äquatorialplatten getroffen. Auch BLACKBURN und HARRISON (1921) fanden bei dieser Art dieselbe Chromosomenzahl.

3. *R. sempervirens* L. Mediterran (Lund). Die somatische Zahl wurde in den Blattanlagen einer vegetativen Sprossspitze auf 14 festgestellt.

4. *R. phoenicea* BOISS. Kleinasien, Syrien (Kopenhagen: *R. Ph.* $\frac{6P4}{187}$).

ALMQUIST det. *R. repens* SCOP. **phoenicea* BOISS. Die somatische Chromosomenzahl 14 wurde in Zellen eines Stammvegetationspunktes getroffen.

5. *R. moschata* MILL. (Kew: *R. m.* S. Eur. to India). Confirm. ALMQUIST. Form mit dicht wolligen Blütenstielen, Kelchbechern und Kelchblättern. $2x = 14$.

6. *R. moschata* MILL. var. *nastarana* CHRIST. (Kew: *R. m.* var. *Pissarti*. Persia. 159—10 Smid. Newry). Var. *Pissarti* Carr. = var. *nastarana*. ALMQUIST det. *R. moschata*. Form mit kahlen aber dicht drüsigen Blütenstielen, kahlen Kelchbechern und schwach behaarten Kelchblättern. Fig. 1 b zeigt einen Diakinesekern mit 7 Gemini. Wie aus der Figur erhellt, ist die Form der Doppelchromosomen sehr verschieden. Die Figur zeigt auch, dass die Partner einiger Paare ein wenig von einander getrennt sein können. Man findet sogar Diakinesekerne, wo die Affinität der Teilchromosomen eines oder einiger Paare völlig aufgehoben zu sein scheint.

7. *R. Helenae* REHDER & WILSON. China: Westl. Hupeh (Kew: *R. H.* China. 431 b W. 130—08 Arn. Arb.). Über die Rasse 431 b Wilson, siehe *Plantae Wilsonianae* II. 1915 S. 310. ALMQUIST det. *R. moschata* **lechenautiana* THORY. In den Diakinesen 7 Gemini.

8. *R. Rubus* LÉVL. & VANT. (Kew: *R. R.* China. 431 c W. 6—08 Arn. Arb.). Über 431 c Wilson, siehe *Pl. Wils.* 1915 S. 308. ALMQUIST det. *R. moschata*. Die Blätter haben das für die Art charakteristische *Rubus*-ähnliche Aussehen. Das Specimen weicht aber von der Originalbeschreibung dadurch ab, dass einige kleine Fiedern an den äusseren Kelchblättern vorkommen und vor allem dadurch, dass die Griffel nicht frei, sondern fast in ihrer ganzen Länge zu einer Säule verwachsen sind. Die vorhandene Form scheint demnach eine echte systyle Rose zu sein. In *Pl. Wils.* wird jedoch 431 c Wilson zu der *R. Rubus* gestellt. $2x = 14$ (Fig. 2 b).

9. *R. Rubus* LÉVL. & VANT. (Kew: *R. floribunda*. China. 431 W. 61—08 Arn. Arb.). ALMQUIST det. *R. moschata*. In *Pl. Wils.* II S. 311 findet sich die Bemerkung: »The plant cultivated at Kew under No. 431 belongs to *R. Rubus* according to specimens received from there». Der gepresste Blütentrieb stimmt mit 431 c betreffs der Haarigkeit des Zweiges und der Blätter überein; der doldenrispige Blütenstand ist aber sehr reichblütig (mehr als 40 Blüten). $x = 7$; $2x = 14$.

10. *R. lucens* ROLFE. (Kew: *R. l.* China. 1334 W. 204—11 Vilmorin). ALMQUIST det. *R. roseo-Moyesii* AT.¹ inedit. (siehe Nr. 118). In *Pl. Wils.* II S. 313 wird die Rasse 1334 Wilson zu der *R. longicuspis* BERT. gestellt, wird aber von ROLFE (in *Kew Bull. Misc. Inform.* 1916 S. 34) als eine neue Spezies,

¹ AT. = ALMQUIST.

R. lucens, beschrieben. Somatische Platten mit 14 Chromosomen wurden in dem Stammvegetationspunkt getroffen.

11. *R. lucens* ROLFE (Kew: *R. l.* China. 1336 W. 204—11 Vilmorin). ALMQUIST det. *chinensis* $\times$ *moschata*. Der gepresste Blütentrieb unterscheidet sich vom vorigen Spezimen und von der Diagnose durch längere Blattspitzen. Diakinesen mit 7 Chromosomenpaaren.

12. *R. anemoniflora* FORT. (Kew: *R. a.* China). ALMQUIST det. *R. moschata* **anemoniflora*. $2x = 14$ (Fig. 2 c). Bei der Zählung der somatischen Chromosomenzahl in den Blütenknospen von Rosen empfiehlt es sich am besten, die Metaphasenplatten in den grösseren Zellen des Scheinfruchtgewebes aufzusuchen. Die Chromosomen liegen in diesen Zellen mehr isoliert als in den kleineren

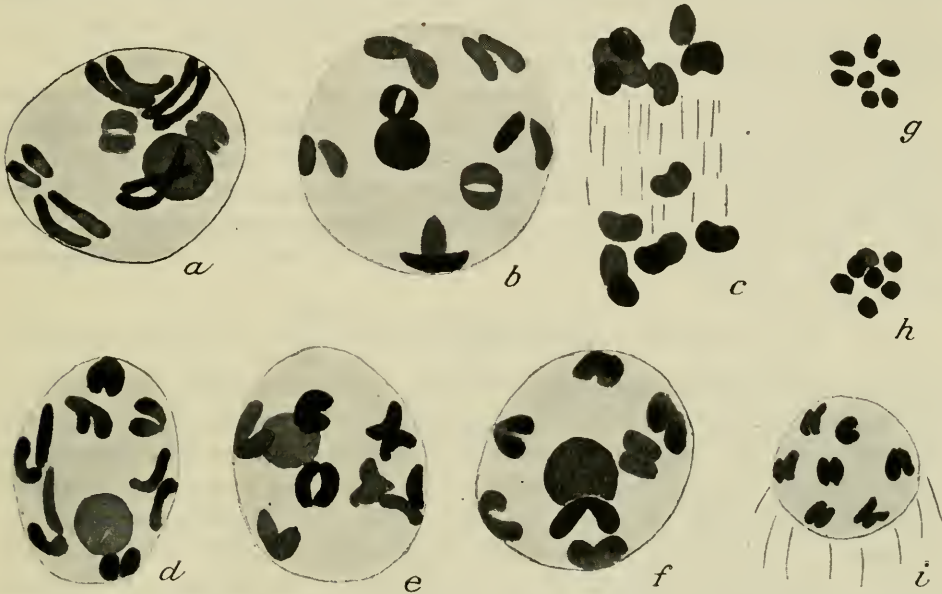


Fig. 1. Diploide Spezies. *a arvensis*, Diakinese. *b moschata* var. *nastarana*, Diak. *c setigera*, heterot. Anaphase, *d chinensis* f. *viridiflora*, Diak. *e nitida*, Diak. *f cinnamomea*, Diak. *g rugosa* homot. Telophaseplatte. *h sertata*, dasselbe Stad. *i elegantula*, heterot. Teloph.

Zellen der Samenanlagen. Sogar bei hexaploiden Spezies ist es möglich, in solchen Kelchbecherzellen alle oder die meisten Chromosomen der Platte voneinander getrennt zu finden; dagegen sind die in den Samenanlagen oder in der Fruchtknotenwand getroffenen Platten bei solchen hochchromosomigen Arten meistens für die Zählung nutzlos, weil die Chromosomen hier zusammengedrängt und mit ihren Enden häufig verklebt sind. Nahezu alle in dieser Arbeit abgebildeten somatischen Platten stammen aus Zellen des Kelchbechergewebes.

13. *R. multiflora* THUNB. Ostasien (Uppsala: *R. m.*). Confirm. ALMQUIST. $2x = 14$.

14. *R. multiflora* THUNB. var. *cathayensis* REHDER & WILSON. (Kew: *R. m.* var. *cath.* 32—16 Arn. Arb.). ALMQUIST det. *R. glauci-multiflora* AT. $2x = 14$.

15. *R. multiflora* THUNB. (Kew: *R. multiflora* var. *Thunbergii*. 60. 1889. Paul). ALMQUIST det. *glauco-multiflora* AT. Form mit verlängerten Blättchen und rosafarbenen Blüten. $2x = 14$.

16. *R. multiflora* THUNB. (H. B.: *R. multiflora* var. *coreana* E. LUNDSTRÖM ad inter. Tohoku, Sapporo, Korea. 1911). ALMQUIST det. *R. glauco-multiflora* AT. Form mit unbewaffneten Blütenzweigen, kurzen und breiten Blättchen und weissen, einfachen Blüten. $2x = 14$.

17. *R. Kelleri* BAKER. Korea (Kew: *R. Kell.* 20—13 Arn. Arb.). ALMQUIST det. *R. multiflora*. Ich wage es nicht dem gepressten Zweig nach zu entscheiden, ob das Spezimen der *R. Kelleri* BAKER (= *R. coreana* R. KELLER) oder der typischen *multiflora* angehört. In den Diakinesen 7 Gemini.

18. *R. Jackii* REHDER. Korea (Kew: *R. Jackii*. Korea 415—10 Arn. Arb.). ALMQUIST det. *R. glauco-multiflora* AT. Nach REDHER ist die Art mit *R. moschata* am nächsten verwandt. $2x = 14$.

19. *R. wichuraiana* CRÉP. Japan. Confirm. ALMQUIST (H. B.). $2x = 14$.

20. *R. setigera* MICHX. Nordamerika (H. B. *R. set.*). Confirm. ALMQUIST. Da die Blätter unten weichhaarig sind, gehört das Spezimen der *R. rubifolia* R. BR. an, die aber am häufigsten nicht als eine besondere Spezies angesehen wird. *R. setigera* ist der einzige amerikanische Vertreter dieser Sektion. Einige Platten mit 14 Chromosomen wurden in einem Stammvegetationspunkt getroffen.

21. *R. setigera* MICHX. (Kopenhagen: *R. set.* $\frac{6357}{76}$). Confirm. ALMQUIST.

Auch dieses Spezimen hat die Merkmale der *R. rubifolia*. Die haploide Chromosomenzahl 7 wurde in verschiedenen Stadien der meiotischen Stadien gefunden. Fig. 1 c zeigt eine späte Anaphase der heterotypen Teilung. In einigen Diakinesekernen fanden sich statt 7 Gemini nur deren 6 aber daneben 2 Einzelchromosomen. In diesen Fällen ist also die Affinität zwischen den Paarlingen eines Paares abgeschwächt (vergl. das unter Nr. 6 Gesagte). Es scheint, als ob die Verteilung dieser Chromosomen auf die beiden Polen während der Anaphase regelmässig vor sich ginge, denn ich habe in der Regel keine Störungen in dem weiteren Verlauf der Teilungen gefunden. In dem zweiten Teilungsschritt sind in nahezu allen PMZ sämtliche Chromosomen in den beiden Spindeln eingeordnet; nur in ein paar Fällen sah ich in PMZ dieses Stadiums ein frei im Plasma liegendes Chromosom.

Sektion *Indicae* THORY.

In dieser Sektion werden gewöhnlich nur zwei Spezies gestellt, *R. chinensis* JACQ. (= *R. indica* L.) und *R. gigantea* COLLETT. Die letztere habe ich noch nicht untersucht. Zu dem Formenkreis der ersteren, die nicht selten in zwei Arten geteilt wird, gehören auch einige untersuchte triploide und tetraploide Formen.

22. *R. chinensis* JACQ. f. *viridiflora* DIPP. (In dem Gewächshaus des hiesigen botanischen Instituts). Confirm. ALMQUIST. In den Diakinesekernen konnten 7 Gemini (Fig. 1 d) und in den somatischen Platten 14 Chromosomen

beobachtet werden. In einigen Pollenfächern liess sich eine starke Degeneration der PMZ wahrnehmen, in anderen sahen die PMZ noch nach der Beendigung der homotypenⁿ Teilung gesund aus. Wie bei anderen Gartenrosen mit gefüllten Blüten konnte auch bei dieser monstruösen »Grünen Rose« die Erscheinung beobachtet werden, dass die verschiedenen PMZ eines Faches in der Entwicklung nicht immer gleichen Schritt mit einander hielten. Spireme und Diakinesen liessen sich z. B. in benachbarten PMZ beobachten. Bei den Wildrosen mit normalen Staubblättern weisen alle PMZ eines Faches die gleiche oder nahezu die gleiche Entwicklungsstufe auf.

Sektion *Banksiae* CRÉP.

In dieser Sektion wird ausser folgender Art auch *R. microcarpa* LINDL. placent.

23. *R. Banksiae* R. BR. China (Kopenhagen: *R. Banksiana*). Wahrscheinlich ist dieses, als eine Kletterrose kultivierte Individuum eine Form der *R. Banksiae*. Blüten gefüllt und gelb; Nebenblätter am Rande in Fransen zerschlitzt und dem Blattstiel nur kurz angewachsen. Die somatische Chromosomenzahl 14.

Sektion *Carolinae* CRÉP.

Innerhalb dieser Sektion von ausschliesslich amerikanischen Rosen kommen auch tetraploide Spezies vor (Nr. 114–116). Von den älteren (von CRÉPIN anerkannten) Arten dieser Sektion fehlt in meinem Material nur *R. foliolosa* NATT.

24. *R. carolina* L. Nordamerika. Syn. *R. palustris* MARSH. (Kew: *R. carolina*). Confirm. ALMQUIST. $2x = 14$.

25. *R. carolina* L. (Christiania: *R. carolina*). Confirm. ALMQUIST. $2x = 14$.

26. *R. nitida* WILLD. Nordamerika (Kew: *R. nitida*). Confirm. ALMQUIST. In den Diakinesekernen 7 Gemini (Fig. 1 e).

Sektion *Cinnamomeae* CRÉP.

Zu dieser Sektion gehört wohl wenigstens die Hälfte aller normalgeschlechtlichen Rosenspezies. Mit Ausnahme der *Systylae* ist sie die einzige Sektion, deren Verbreitungsbezirk sich durch Asien, Europa und Amerika streckt. Während aber die *Systylae* vorwiegend in den subtropischen Gebieten dieser Weltteile verbreitet sind, trifft man unter den *Cinnamomeae* eine grosse Anzahl kalttemperierter und montaner Spezies. Hierher gehört z. B. die Mehrzahl der in den letzten Jahrzehnten neubeschriebenen chinesischen Gebirgsrosen und ebenso der grösste Teil der nordamerikanischen und nordasiatischen Rosenvegetation. In zytologischer Hinsicht unterscheidet sich die vorhandene Sektion von den *Systylae* dadurch, dass die letzteren, soweit meine Untersuchungen sich

strecken, ausschliesslich diploid zu sein scheinen, während es unter den *Cinnamomeae*, ausser diploiden, auch tetraploide, hexaploide und oktoploide Spezies gibt. Die oktoploide Chromosomenzahl habe ich bisjetzt nur bei einer Art getroffen und zwar bei der einzigen existierenden zirkumpolaren *Rosa*-Spezies, *acicularis*. In Europa kommen ausser der letztgenannten nur zwei dieser Sektion angehörende Arten vor, nämlich *cinnamomea* und *pendulina*, jene diploid und diese tetraploid.

27. *R. cinnamomea* L. Skandinavien, Mitteleuropa, Russl., Westsibir., Kauk., Armen. (Spontan in Prov. Hälsingland, Schweden). Confirm. MATSSON. STRASBURGER (1904) hat für diese Art die haploide Chromosomenzahl 8 angegeben. Die Diakinesekerne zeigen aber sehr deutlich nur 7 Gemini. (Fig. 1 f).°

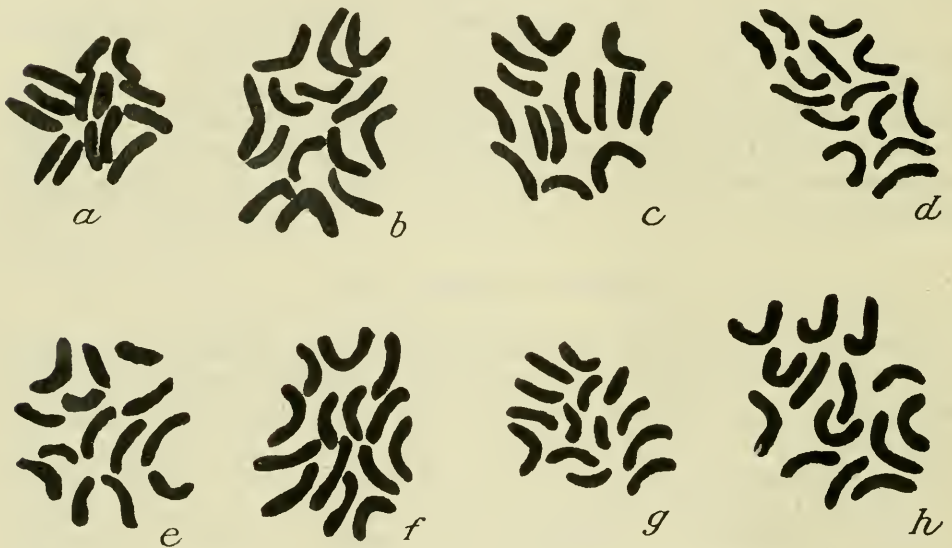


Fig. 2. Somatische Platten diploider Spezies, a *persica*, b *Rubus*, c *anemoniflora*, d *cinnamomea*, e *coruscans*, f *elymaitica*, g *Hugonis*, h *Ecae*.

28. *R. cinnamomea* L. (H. B. Das Exemplar stammt aus Prov. Västergötland, Schweden). Confirm. ALMQUIST und MATSSON. Somatische Platten mit 14 Chromosomen (Fig. 2 d). In der ersten Teilung des Pollenkornkernes wurden 7 Chromosomen getroffen.

29. *R. cinnamomea* L. (Uppsala: *R. c.* Sverige). Confirm. ALMQUIST. $2x = 14$.

30. *R. cinnamomea* L. f. *foecundissima* (MÜNCHH.). (Uppsala: *R. c.* f. *foecund.*) Confirm. ALMQUIST. $2x = 14$.

31. *R. cinnamomea* L. var. *glabrifolia* C. A. MEYER (Kew: *R. c.* 62—95 Bonn). ALMQUIST det. *R. c.* Diakinesen mit 7 Gemini.

32. *R. cinnamomea* L. var. *glabrifolia* C. A. MEYER det. ALMQUIST. (Kew: *R. dalmatica* 1913). $2x = 14$.

Asiatische Spezies:

33. *R. davurica* PALL. var. *lancifolia* C. A. MEYER. Sibirien (H. B.: U. 26). ALMQUIST det. *R. blanda*. Das Individuum stimmt sehr gut mit der Beschreibung dieser *davurica*-Varietät überein. Ich habe auch sibirisches Herbarienmaterial dieser Spezies gesehen, das mit meinem Spezimen sehr nahe übereinstimmt. Die Bestimmung ALMQUISTS widerspricht der meinen nicht, da er *davurica* als eine Subspezies der *blanda* betrachtet. In verschiedenen Stadien der Meiosis wurde die reduzierte Chromosomenzahl auf 7 festgestellt.

34. *R. beggeriana* SCHRENK var. *typica* CHRIST. Nordostpersien bis zum Altai. (Die *beggeriana*-Formen habe ich nach KELLER 1904 bestimmt.) (H. B.: *R. spec. Fergana spont.* 1916). Da die Blätter nicht deutlich zugespitzt sind, nach der Auffassung ALMQUISTS ein wesentlicher Charakter der *beggeriana*, betrachtet dieser Forscher das Individuum als eine Hybride der Verbindung *beggeriana* $\times$ *cinnamomea*, jedoch nicht des *laxa*-Typs (vgl. unter *laxa*). Der Strauch hat typische kleine, weisse *beggeriana*-Blüten; ist eine Form mit gelben, kräftigen, am Grunde stark verbreiterten und herablaufenden, z. T. hakigen und gepaarten Stacheln. $2x = 14$.

35. *R. beggeriana* SCHRENK var. *Silverhjelmmii* R. KELLER (Kopenhagen: *R. regeliana* REUT. ⁶³⁵⁷_{II} Mansu). Unter dem Namen *R. regeliana*

REUTER versteht man hier ohne zweifel *R. regeli* REUTER = *beggeriana*. ALMQUIST fasst auch dieses Individuum als *beggeriana* $\times$ *cinnamomea* auf. Es unterscheidet sich von vorgehender Form durch die drüsigen Blütenstiele und Kelchblätter sowie durch die schwach zusammengesetzt gezähnten Blättchen. $2x = 14$.

36. *R. beggeriana* SCHRENK (Uppsala: *R. b.*). ALMQUIST confirm. Unterscheidet sich von den vorigen zwei Individuen durch die schwächeren, pfriemartigen, am Grunde kaum verbreiterten oder herablaufenden Stacheln und durch die deutlich zugespitzten Blättchen. $2x = 14$.

37. *R. beggeriana* SCHRENK var. *glabrata* CHRIST. (Kew: *R. b.* var. *Schrenkii*. 46—1882 Regel). ALMQUIST det. *R. begg.* Da die Blätter kahl sind, stimmt das Spezimen nicht mit der var. *Schrenkii* R. KELLER. Diakinesen mit 7 Gemini.

38. *R. laxa* RETZ. det. ALMQUIST. Turkestan, Dsungarei, Altai. (Kew: *R. l. Siberia*). Nach ALMQUIST ist dieses Spezimen und überhaupt die ganze Art *laxa* als die Hybride *beggeriana* $\times$ *cinnamomea* anzusehen. Die Tetraden- teilung der PMZ erfolgt regelmässig. In den Diakinesekernen können 7 Gemini gezählt werden. Ein tetraploider, auch als *laxa* bestimmter Strauch wird als Nr. 117 erwähnt.

39. *R. rugosa* THUNB. α *ferox* (LAWR.) C. A. MEYER. Syn. *R. regeliana* ANDRÉ & LINDEN. Nordostasien. (H. B.). ALMQUIST det. *R. r.* In verschiedenen Stadien der Meiosis wurde die generative Chromosomenzahl 7 getroffen. Fig. 1 g zeigt eine Telophasenplatte der homotypen Teilung. BLACKBURN und HARRISON (1921) haben bei dieser Spezies dieselbe Chromosomenzahl gefunden.

40. *R. rugosa* α *ferox* (Baumschulen der Stadt Stockholm). Diakinesen mit 7 Gemini.

41. *R. rugosa* α *ferox* (H. B.: *R. r.* var. *kamtschatica* VENT. f. »Kaiserin des Nordens«. Berl. Späth 1890). ALMQUIST det. *R. rugosa* **ferox*. Somatische Platten mit 14 Chromosomen.

42. *R. rugosa* THUNB. β *kamtschatica* (VENT.) CRÉP. (Kopenhagen. *R. kamtschatica* VENT.). ALMQUIST det. *R. r.* **kamt.* $2x = 14$.

43. *R. rugosa* β *kamtschatica* (Handelsgärtnerei des H. B.). ALMQUIST det. *R. r.* **kamt.* $2x = 14$.

44. *R. rugosa* THUNB. γ *chamissoniana* C. A. MEYER. Pfröplling einer Gartenrose. Form der *rugosa* ohne Stachelbörstchen an den Zweigen und mit nahezu ausschliesslich unter den Blättern gepaarten Stacheln. $2x = 14$.

45. *R. coruscans* WAITZ (Kew: *R. c.* Vilmorin 169—10). Von CRÉPIN wird diese Form als eine var. *glabriuscula* der *rugosa* gedeutet. ALMQUIST det. *R. carolina* $\times$ *rugosa*. $2x = 14$ (Fig. 2 e).

46. *R. persetosa* ROLFE (Kew: *R. p.* China. 199—12 Vilmorin). Stimmt gut mit der Beschreibung. Wird von ALMQUIST als die Verbindung *pendulina* $\times$ *pimpinellifolia* gedeutet. Hierbei ist zu bemerken, dass alle von mir untersuchten Formen der beiden letzteren Spezies (ausgenommen *pend.* **himalaica* AT. = *R. macrophylla*) tetraploid sind. Die somatische Chromosomenzahl der vorhandenen Art beträgt aber nur 14.

47. *R. macrophylla* LINDL. (Kew: *R. m.* Asia: Himalaya, China). Vorliegendes Spezimen entspricht nicht der Beschreibung der typischen *macrophylla*, bei welcher nach CRÉPIN (Primitiae S. 293) die Blättchen »brusquement ou longuement aiguës au sommet« sein sollen. Die Blättchen dieses Exemplars haben keine deutlichen Spitzen. Der gepresste Blütenzweig ist unbewaffnet. ALMQUIST nennt diese Form *himalaica* und betrachtet sie als eine Subspezies der europäischen *R. pendulina* (ALMQUIST 1920 S. 37: »*R. pendulina* L. **himalaica* AT.: Himalaya; grandidens, cum *R. macrophylla* antea confusa«). In den Diakinesen 7 Doppelchromosomen.

48. *R. elegantula* ROLFE (Kew: *R. e.* 1280 W. 528—13 Veitch. China). ROLFE, der die Spezies zum Teil auf diese Rasse, 1280 Wilson, gegründet hat (Kew. Bull. Misc. Inf. 1916 S. 188) stellt die neue Art in die Nähe von *R. serrata*. Nach ALMQUIST ist sie eine Form der *cinnamomea*. Fig. 1 i zeigt einen Telophasenkern nach der heterotypen Teilung mit 7 Chromosomen.

49. *R. elegantula* ROLFE (Kew: *macrophylla* var. *minor*. 204 Wilson. 9—08 Arn. Arb.). Da meine gepressten Zweige dieses Spezimens vollkommen mit denjenigen des vorhergehenden übereinstimmen, zögere ich nicht, diese Rose als *elegantula* zu bezeichnen. In Pl. Wils. II 1916 S. 322 wird der Strauch 204 Wilson (aus Ö. Sze-tschwan, China) zur *R. banksiopsis* BAKER gestellt. Diese Art ist aber durch grosse doldenförmige Blütenstände ausgezeichnet, und das vorhandene Spezimen hat einzelne Blüten. Nach ALMQUIST gehört die Rose zu seiner neuen Spezies *R. roseo-Moyesii* AT. (sieh Nr. 118). $2x = 14$.

50. *R. pseudo-Luciae* AT. n. sp. det. ALMQUIST (Kew: *R. Luciae*. Japan. 190—14 Vilmorin). *R. Luciae* gehört dem Formenkreis der *R. wichuraiana* an und ist also eine systyle Rose. Indessen scheint dieses Spezimen, nach meinen eingebetteten Knospen und dem gepressten Material zu urteilen, nicht systyl

zu sein. Die behaarten Griffel sind stark verlängert aber deutlich frei. Die Form wird von ALMQUIST als eine neue Spezies, *R. pseudo-Luciae* angesehen, die er aus der Sektion *Systylae* entfernt und in seine Gruppe *Glareicolae* placiert. Vorliegendes Spezimen wird bei ALMQUIST 1920 S. 20 unter dem Namen *R. quasi-lucida* AT. n. sp. erwähnt. Dieser Name aber ist durch den Namen *R. pseudo-Luciae* AT. in herb. zu ersetzen. Das Individuum stammt nicht aus H. B., wie von ALMQUIST angegeben wird, sondern aus Kew. Ich habe mir kein eigenes Urteil über die systematische Stellung dieser Form bilden können. Es wäre jedoch nicht ausgeschlossen, dass wir es hier mit einem Bastard zu tun haben. Die Diakinesen haben 7 Doppelchromosomen.

51. *R. webbiana* WALL. var. *microphylla* CRÉP. (Kew: *R. webbiana*. Himalaya. 400—79 Henry). ALMQUIST det. *webbiana*. Eine somatische Platte wird in Fig. 54 a dargestellt.

Unter dem Namen *R. sertata* kommen in Kew drei ziemlich verschiedene Individuen vor, die von ALMQUIST zur *webbiana* gerechnet werden:

52. *R. sertata* ROLFE China: Westl. Hupeh (Kew. *R. s.* China. 437—05? Herb.^m). Blüten einzeln ohne Tragblätter wie bei den Spezies der *Pimpinellifolia*-Sektion. Blättchen verkehrt eiförmig. Diakinesen mit 7 Gemini.

53. *R. sertata* ROLFE (Kew; *R. s.* China). Blüten einzeln mit grossen breiten Tragblättern. Die gewöhnlich ovalen Blättchen sitzen an einer verlängerten Rachis. $2x = 14$.

54. *R. sertata* ROLFE (Kew: *R. s.* China. 174—08 Arn. Arb.). Bestachelung der Zweige schwächer; Blüten 1—2, mit grossen Tragblättern. Blättchen etwas grösser, oval bis verkehrt eiförmig, unten feinhaarig. Fig. 1 h zeigt eine Telophasenplatte der homotypen Teilung, 7 Chromosomen zeigend.

55. *R. Willmottiae* HEMSLEY. China: Westl. Sze-tschwan (Kew: *R. Willmottiae*. China. 70—99 Murray). ALMQUIST betrachtet diese Spezies als eine Form der amerikanischen *R. gymnocarpa*. $2x = 14$.

56. *R. elymaitica* BOISS. & HAUSKNECHT. Kurdistan (Kopenhagen: *R. elymaitica* BOISS. & HAUSKN.). ALMQUIST det. *R. webbiana* **elymaitica* BOISS. & HAUSKN. Das Spezimen stimmt im grossen und ganzen sehr gut mit den Beschreibungen dieser Art überein, z. B. betreffs des reichlichen Vorhandenseins von gelben Stacheln, der Form und der Farbe der Blättchen, der Grösse und Stieldrüsigkeit der dunkelgefärbten Scheinfrüchte, der ausgebreiteten Kelchzipfel und der hervorragenden, wolligen Griffel. Dagegen weicht es von den Beschreibungen in folgenden Merkmalen ab: Stacheln gerade, die unterseits schwach behaarten Blättchen deutlich gestielt, gewöhnlich zu 7, an den Langtrieben häufig zu 9 (bei der typischen *elymaitica* normal zu 5, selten zu 7), Kelchzipfel nicht fiederspaltig. Ich teile diese Beschreibung von dem untersuchten Spezimen mit, da über die systematische Stellung der *R. elymaitica* verschiedene Ansichten herrschen. Nach BOISSIER wäre sie mit den *Pimpinellifoliae*, an welche sie habituell erinnert, am nächsten verwandt, von anderen Autoren wird sie der Sektion *Cinnamomeae* eingereiht, und nach CRÉPIN gehört sie eher der Sektion *Caninae* an. Was das vorliegende Individuum betrifft, weicht es zytologisch von allen untersuchten Rosen der *Canina*-Sektion ab. Die somatische Chromosomenzahl, in dem Vegetationspunkt eines Langtriebes gezählt, ist nämlich nur 14 (Fig. 2 f). Unzweifelhaft treten daher wäh-

rend der Reduktionsteilung 7 Gemini auf, aber alle untersuchten *Caninae*-Rosen haben in der Diakinese gepaarte und univalente Chromosomen, zusammen mindestens 28. Vorliegendes Spezimen stimmt demnach betreffs des Chromosomenbestands nicht mit den Arten der Sektion *Caninae*, sondern mit denjenigen der Sektion *Cinnamomeae* oder der Sektion *Pimpinellifoliae* überein. Es wäre interessant, auch eine *elymaitica*-Form mit fiederspaltigen, also mehr *Caninae*-ähnlichen Kelchzipfeln zu untersuchen.

Amerikanische Spezies:

57. *R. gymnocarpa* NUTT. det. ALMQUIST. Westl. Nordamerika (Kew: *R. gymn.* W. N. Am. Kew. 1897). $2x = 14$.

58. *R. californica* CHAM. & SCHLECHT. Westl. Nordamerika (Lund: *R. calif.*). ALMQUIST det. *R. nutkana** *californica* CHAM. & SCHLECHT. $2x = 14$.

59. *R. californica* CHAM & SCHLECHT. var. *fl. pl.* (Kew: *R. calif.* var. *fl. pl.*). ALMQUIST det. *R. scabri-nutkana* AT. Fig. 3 c zeigt eine Telophasenplatte der heterotypen Teilung.

60. *R. pisocarpa* A. GRAY. Westl. Nordamerika (H. B.: U. 56). ALMQUIST det. *R. nutkana*. ALMQUIST betrachtet *pisocarpa* als eine Subspezies der *nutkana*. Vorliegendes und folgendes Individuum haben typische kleine erbsenförmige Scheinfrüchte; Zweige gedrunken; Blättchen verkehrt eiförmig, unten drüsenfrei oder an den Nerven spärlich drüsig, nur am Mittelnerv mit vereinzelt Haaren oder vollkommen kahl. Im H. B. gibt es von dieser Rose mehrere Gebüsche, die sich nur betreffs der Drüsigkeit und Behaarung der Blättchen ein wenig von einander unterscheiden. $2x = 14$.

61. *R. pisocarpa* A. GRAY (H. B.: U. 54). ALMQUIST det. *R. nutkana* f. *eurybasis* AT. Unterscheidet sich von dem vorigen Spezimen nur durch das deutlichere Vorkommen von Drüsen und vereinzelt Haaren am Mittelnerv der Blattunterseite. $2x = 14$.

62. *R. pisocarpa* A. GRAY (H. B.: U. 52). ALMQUIST det. *R. nutkana* **pisocarpa*. Unterscheidet sich von den zwei vorigen Spezimen durch schlankere, rötlich gefärbte Zweige, ein wenig grössere Scheinfrüchte und grössere, ovale, mehr dunkelgrüne Blättchen, die unten sehr dicht feindrüsig sind. In den Diakinesekernen 7 Chromosomenpaare (Fig. 3 d).

63. *R. Woodsii* LINDL. Westl. Nordamerika (Kew: *R. blanda* var. *arkansana*. W. U. States. 34—90 Havana). ALMQUIST det. *R. blanda** *arkansana*. Die wahre *arkansana* ist nach RYDBERG eine Rose mit dichtstacheligen, niedrigen Stämmen, die endgestellte, mehrblütige Infloreszenzen tragen. Bei dem vorhandenen Spezimen sitzen dagegen die Blüten einzeln an Zweigen höherer Ordnung und die sehr spärliche Bewaffnung besteht aus zerstreuten oder, an den jüngsten Blütenzweigen, sehr kleinen, unter den Blättern gepaarten Stachelborsten. Blättchern verkehrt eiförmig, drüsenlos, vollkommen kahl, glauzeszent; auch Nebenblätter und Blattstiele drüsenlos und kahl. — 7 Gemini wurden in den Diakinesen gefunden.

64. *R. Macounii* GREENE. Westl. Nordamerika (Kew: *R. Woodsii* W. N. Am. 426—06 Bradford). ALMQUIST det. *Woodsii*. Diese Spezies wird

nach RYDBERG in der Litteratur häufig *Woodsii* genannt, unterscheidet sich aber von der letzteren durch die Behaarung der Blattunterseite. Wie das vorige Spezimen hat auch dieses sehr kleine, hinfällige, unter den Blättern gepaarte Borsten an den jüngsten Blütenzweigen. — In den Diakinesen 7 Chromosomenpaare (Fig. 3 e).

65. *R. Macounii* GREENE (Kew: *R. Woodsii*. W. N. Am. 410—05 Katzenstein). ALMQUIST det. *R. webbiana* forma. Ich habe den Namen *Woodsii* auch für dieses Spezimen vermieden, da die Blätter unten feinhaarig sind. ALMQUIST hat das Individuum als eine Form der himalayischen *webbiana* aufgefasst, da die Form und Serratur der Blättchen mit denjenigen dieser Spezies übereinstimmen. Unterscheidet sich von dem vorigen Spezimen durch das häufige Vorkommen von Stachelborsten an den Internodien der Blütenzweige. —

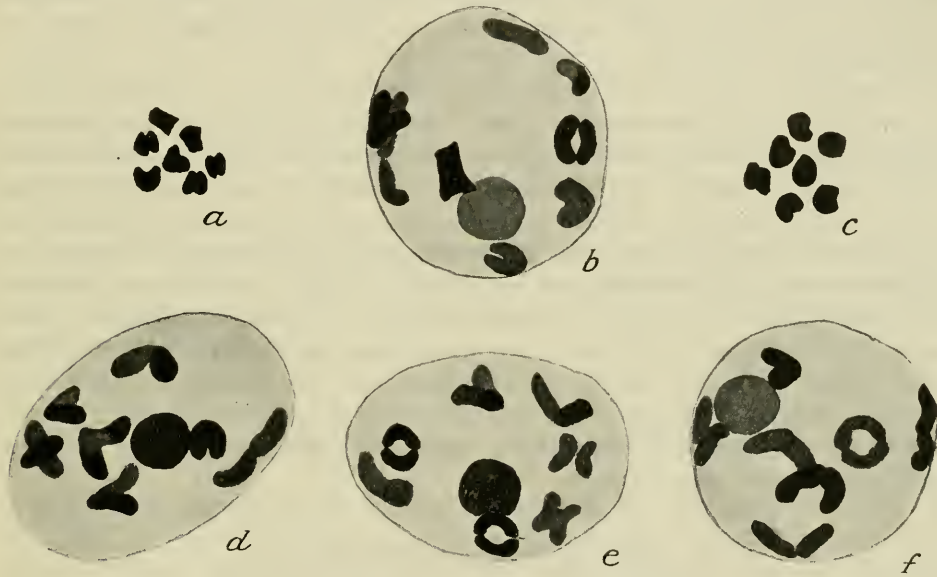


Fig. 3. Diploide Spezies. *a* *microphylla*, heterot. Teloph. *b* *sericea* var. *pteracantha*, Diak. *c* *californica*, heterot. Teloph. *d* *pisocarpa*, Diak. *e* *Macounii*, Diak. *f* *Fendleri*, Diak.

Verschiedene Stadien der meiotischen Teilung weisen die haploide Chromosomenzahl 7 auf.

66. *R. Fendleri* CRÉP. Westl. Nordamerika (Kew: *R. Fendleri*. New Mexico). ALMQUIST det. *R. cinnamomea* **Fendleri*. Stimmt gut mit *Fendleri* nach den Beschreibungen von CRÉPIN und RYDBERG. Im Diakinesestadium 7 bivalente Chromosomen (Fig. 3 f).

67. *R. Fendleri* CRÉP. (Kew: *R. virginiana* var. *alba*). ALMQUIST det. *R. blanda* AIT. Dieses Spezimen ist dem vorigen sehr gleich. Stimmt sehr gut mit der CRÉPIN'schen Beschreibung der *Fendleri*. Telophasen nach der ersten Teilung mit 7 Chromosomen.

68. *R. Fendleri* CRÉP. (Kew: *R. humilis* var. *triloba*). ALMQUIST det. *R. acicularis*. Den vorigen zwei Individuen sehr ähnlich. Bei allen drei Spezimen sind die Blütenzweige wehrlos oder mit sehr feinen, unter den Blättern

gepaarten Stacheln bewaffnet; Nebenblätter, Blattstiel und Rachis drüsig; Blättchen verkehrt eiförmig, drüsig doppelgesägt, unten feinhaarig oder nahezu kahl, spärlich drüsig. Vorliegendes Exemplar kann nicht eine *humilis* sein, da die Fruchtknoten nicht ausschliesslich grundständig in der Blütenachse sind. Von *acicularis* unterscheidet es sich, ausser durch äussere Merkmale, durch die Chromosomenzahl, die bei jener Art haploid 28 ist. Bei vorliegendem Individuum wurden dagegen in den Diakinesekernen 7 Gemini angetroffen.

69. *R. Fendleri* CRÉP. det. ALMQUIST (Uppsala). Unterscheidet sich von den vorigen Spezimen durch elliptisch-längliche Blättchen, die unten dicht drüsig sind. Stimmt recht gut mit der Beschreibung von *Fendleri* nach RYDBERG (North American Flora Vol. 22 Part 6. 1918), ähnelt aber habituell sehr dem Spezimen Nr. 62. das als eine *pisocarpa* beschrieben wurde. Von dem letzteren unterscheidet sich das Individuum durch drüsenreiche Nebenblätter und Rachis sowie durch zusammengesetzte Blattzähne. In den Diakinesekernen 7 Doppelchromosomen. $2x = 14$.

70. *R. hypoleuca* WOOTON & STANLEY. Nordamerika: New Mexico und Arizona (Kew: *R. pisocarpa*. N. Am.). ALMQUIST det. *R. nutkana** *pisocarpa*. Stimmt nicht mit der Beschreibung RYDBERGS von *pisocarpa*, denn die Blättchen sind unten vollkommen unbehaart und die Nebenblätter und Blattstiele drüsenreich. Ähneln durch die kahlen Blättchen und die ungleichartige Bestachelung (es kommen hier teils unter den Blättchen gepaarte Stacheln, teils kleine hinfällige Borsten an den Internodien vor) etwas *Woodsii*, unterscheidet sich aber auch von dieser Art durch die drüsenreichen Nebenblätter und Blattstiele. Nach der Darstellung RYDBERGS der amerikanischen Rosen stimmen die Merkmale dieses Spezimens am besten mit denjenigen der neulich (1913) beschriebenen *R. hypoleuca*, die nach den Autoren dieser Spezies als eine kahle *Fendleri* aufzufassen ist. Die Übereinstimmung mit der Originalbeschreibung ist jedoch nicht vollständig. $2x = 14$.

Sektion *Pimpinellifoliae* DC.

Die zwei folgenden asiatischen Spezies werden gewöhnlich dieser kleinen Sektion zugezählt. Alle untersuchten Abänderungen der gemeinen *R. pimpinellifolia* sind dagegen tetraploid.

71. *R. Hugonis* HEMSLEY. (Kew: *R. Hugonis*. China. 70—99 Murray). Wird von HEMSLEY zu den *Pimpinellifoliae* gerechnet. Nach ALMQUIST ist diese Rose in der Nähe von *R. Ecae* zu placieren und dem Formenkreise der *R. webbiana* einzureihen. $2x = 14$ (Fig. 2 g).

72. *R. Ecae* AITCH. det. ALMQUIST. Afganistan (Kopenhagen: *R. Ecae*. p ¹⁹¹⁰/₅₄₇). Ich habe keine Blüten oder Früchte des Spezimens gesehen. Die Blattstiele und die Unterseite der zusammengesetzt gezähnten Blättchen sind sehr dicht drüsig; Stacheln rötlichgelb, gerade oder ein wenig aufwärts gerichtet; keine borstenförmigen Stacheln. Die Spezies wird am häufigsten zu den *Pimpinellifoliae* gerechnet. Einige Autoren betrachten sie als eine Form der dieser Sektion angehörigen *R. xanthina* LINDL. — In einem Stammvegetationspunkt wurde die somatische Chromosomenzahl 14 angetroffen (Fig. 2 h).

Sektion *Sericeae* CRÉP.

Nur die folgenden zwei Spezies sind beschrieben:

73. *R. sericea* LINDL. Himalaya (Kew: *R. sericea*, India). ALMQUIST det. *R. webbiana* **hirti-webbiana* AT. Die einzige Blüte des gepressten Zweiges ist fünfzählig, nicht tetramer wie bei der Art die Regel ist. Sonst ist die Übereinstimmung mit *sericea* sehr gross. Wahrscheinlich eine pentamere *sericea*. Nach ALMQUIST sind die Blätter von *webbiana*. — Typ. $2x = 14$.

74. *R. sericea* LINDL. var. *pteracantha* FRANCH. China: Westl. Sze-tschwan (H. B.: *R. s.* var. *pterac.* 1914). ALMQUIST det. *R. webbiana* **platyacantha* SCHRENK. Fig. 3 b stellt einen Diakinesekern mit 7 Chromosomenpaaren dar. $2x = 14$.

75. *R. omeiensis* ROLFE. China: Westl. Hupeh (Lund: *R. sericea*). ALMQUIST det. *R. sericea*. Die Blätter sind wie bei folgendem Individuum häufig 17-zählig mit sehr schmalen Blättchen; bei *sericea* kommen nach den Beschreibungen höchst 11 Blättchen vor. Zweige mit sowohl dreieckigen gepaarten Stacheln als auch zahlreichen Stachelborsten bewaffnet. Die somatische Chromosomenzahl 14 wurde in der Blattanlage einer vegetativen Sprossspitze angetroffen.

76. *R. omeiensis* ROLFE f. *inermis eglandulosa* n. comb. Syn. *R. sericea* f. *inermis eglandulosa* FOCKE (Kew: *R. omeiensis* var. *polyphylla*, Arn. Arb. 9—08). ALMQUIST det. *R. sericea* **omeiensis*. Form mit unbewehrten und kahlen Zweigen. $2x = 14$.

Sektion *Microphyllae* CRÉP.

Zu dieser Sektion wird nur eine Art gerechnet:

77. *R. microphylla* ROXB. var. *hirtula* REGEL. Japan (Kew: *R. microphylla*, China). Die Blättchen dieses Spezimens sind nur unten am Mittelnerv behaart. Fig. 3 a zeigt eine Telophasenplatte der heterotypen Teilung mit 7 Chromosomen. $2x = 14$.

78. *R. microphylla* ROXB. var. *hirtula* REGEL (H. B.: *R. m.* var. *hirsuta*, China. Tokio 1915). ALMQUIST det. *R. m.** *tricho-microphylla* AT. n. subsp. Die Blättchen dieses Individuums sind beiderseits behaart; Blüten einfach, weisslich hellrosa. $x = 7$ (Telophasen der zweiten Teilung).

Diploide Bastarde.

Nachfolgende diploide Bastardindividuen sind wie nahezu alle von mir untersuchten *Rosa*-Bastarde leider nicht durch direkte, kontrollierbare Experimente hergestellt, sondern sind entweder oft schon seit lange kultivierte, hybride Gartenrosen, über deren Ursprung nur spärliche und mehr oder minder unsichere Angaben in der Gartenliteratur vorliegen oder auch spontan entstandene, auf Grund ihrer äusseren Merkmale bestimmte Bastarde. Ob es unter den Kewer

Spezimen wirklich artifizielle Kreuzungsprodukte gibt, weiss ich nicht. Der Umstand, dass der grossartige Formenreichtum der Gattung oftmals schon der Bestimmung nicht-hybrider Formen grosse Schwierigkeiten entgegengesetzt, macht es aber verständlich, dass eine grössere oder mindere Unsicherheit der Identifizierung solcher Bastarde anhaften muss. Dass einige der betreffenden diploiden Hybriden wirklich nicht recht bestimmt sind, halte ich deshalb für wahrscheinlich, da ihre Chromosomenzahl keineswegs mit denjenigen der vermuteten Stammarten stimmt. Andererseits unterliegt es aber keinem Zweifel, dass der Ursprung mancher der hier vorhandenen Formen richtig angegeben ist.

Von zytologischem Gesichtspunkte aus ist es bemerkenswert, wie geringe Störungen die Tetradenteilungen dieser Bastarde erkennen lassen auch bei denjenigen Formen, die sicher als Kreuzungsprodukte von Arten verschiedener Gartensektionen anzusehen sind. Die Affinität der Chromosomen ist ebenso stark wie bei den reinen Spezies, der Verlauf der Meiosis erfolgt normal, die die Tetraden und ebenso die jungen Pollenkörner zeigen in den meisten Fällen ein durchaus regelmässiges Aussehen. Ich habe leider nicht das fertige Pollen untersucht. Würde es sich aber bei einer künftigen Untersuchung des Pollens solcher Bastarde herausstellen, dass sie von einer mehr oder minder ausgeprägten Pollensterilität charakterisiert wären, so könnte diese Erscheinung deshalb nicht auf ein unregelmässiges Verhalten der Chromosomen während der Tetradenteilungen zurückgeführt werden, sondern die Ursache der Pollendegeneration müsste von anderer Art sein. Diese Bastarde gleichchromosomiger Eltern sind also von demselben zytologischen Typ wie die von TISCHLER (1908) beschriebenen. Im Vergleich mit den letzteren scheinen sie aber noch regelmässiger zu sein, indem auch das junge Pollen aus wohl ausgebildeten Körnern besteht. Dieselbe zytologische Regelmässigkeit charakterisiert häufig auch meine tetraploiden Bastarde gleichchromosomiger Eltern. Dass auch Bastarde zwischen Arten, die zwei oder mehreren verschiedenen Sektionen angehören, einen normalen Teilungsverlauf aufweisen, braucht nicht als besonders merkwürdig zu erscheinen, denn die Sektionen dieser Gattung sind oft durch recht unbedeutende Merkmale von einander unterschieden, und die Anzahl und die Umfassung der Sektionen werden von verschiedenen Verfassern verschieden aufgefasst.

79. *R. chinensis* $\times$ *multiflora*. Confirm. ALMQUIST (Gärtnerei Steninge: *R. polyantha* hort. »Eugène Elger«). Blüten rot. Die remontierenden Zweigrosen, welche die Gärtner mit dem Namen *R. polyantha* bezeichnen, stellen nach allgemeiner Auffassung (vgl. CRÉPIN 1894 S. 118—119 und KELLER 1900 S. 46) den Bastard *chinensis* $\times$ *multiflora* dar. Die reduzierte Chromosomenzahl beträgt 7 und ist die erwartete, wenn die bei der Bastardierung gebrauchte *chinensis*-Form diploid war. Es gibt nämlich diploide, triploide und tetraploide Rassen dieser Spezies. Obschon die vorhandene Rose ein Sektionsbastard ist, lassen die meiotischen Teilungen und die jungen Mikrosporen keine deutlichen Anzeichen der Hybridität erkennen.

80. *R. chinensis* $\times$ *multiflora*. Confirm. ALMQUIST. Gärtnerei Haga: *R. polyantha* hort. »Louise Walter«). Blüten rosa. Nur Diakinesekerne studiert. Diese mit 7 Chromosomenpaaren.

81. *R. chinensis* × *multiflora*. Confirm. ALMQUIST (Gärtnerei Haga: *R. polyantha* hort. »George Elger«). Blüten weiss, Knospen gelb. $2x = 14$.

82. *R. chinensis* × *multiflora* det. ALMQUIST (Kew: »Dawson Rose«. *R. multiflora* × »Général Jacqueminot«). Die in den Diakenesekernen gefundene Chromosomenzahl, die haploid 7 beträgt (Fig. 4 a), stimmt nicht gut mit der Angabe, dass die Remontante »Général Jacqueminot« der eine Erzeuger sei. Letztere Rose ist nämlich tetraploid (S. 141). Die Bastardnatur des vorhandenen Spezimens fällt in zytologischer Hinsicht nicht deutlich auf. Die Affinität der Chromosomen während der Diakinese ist völlig so stark wie bei den reinen Arten, die meiotischen Teilungen verlaufen sehr regelmässig, die Tetraden sind normaler Form ohne Zwergkerne und die jungen Mikrosporen erscheinen, nachdem sie sich abgerundet haben, gleichgross und gesund.

83. *R. chinensis* × *moschata*. Confirm. ALMQUIST (Kew: *R. Noisettiana*). Die Noisette-Rose wurde nach der Gartenlitteratur im Beginn des 19. Jahrhunderts durch Kreuzung der genannten Spezies miteinander erhalten. Auch diese Rose ist also ein Sektionsbastard. Die reduzierte Chromosomenzahl 7 ist die erwartete, wenn die *chinensis*-Stammform einer diploiden Rasse angehörte. Die Teilungen verlaufen regelmässig (Fig. 4 c). Nur in vereinzelten Fällen findet man Unregelmässigkeiten von der Art, welche die Figuren 4 b und 4 d zeigen. Die erstere stellt eine Interkinese vor, wo ein Chromosom zwischen den Tochterkernen (und in der unmittelbaren Nähe von einem Nukleolus) liegt. Die letztere zeigt das Auftreten einer Zwergspindel mit einem Chromosom während der homotypen Teilung.

84. *R. multiflora* × *wichuraiana* det. ALMQUIST. Kletterrose; Gartenname unbekannt. $2x = 14$. Die Chromosomenzahl ist die erwartete.

85. *R. Boursaultii* hort. (Uppsala: *R. B.*). Diese schon im 18. Jahrhundert in Frankreich kultivierte Rose soll nach Angaben in der Litteratur (vgl. WILLMOTT S. 301) aus einer Kreuzung zwischen *R. pendulina* und *R. chinensis* hervorgegangen sein. ALMQUIST det. *R. carolina* L. **evrotina* BOSC. Die Diakinesen zeigen 7 Doppelchromosomen (Fig. 4 f). Die Teilungen verlaufen regelmässig, die Tetraden sind normalgestaltig ohne überzählige Zellen und die jungen Pollenkörner sind gleichgross. Die untersuchten europäischen *pendulina*-Formen sind tetraploid und können somit nicht zu der Entstehung dieses Bastardes, falls er ein primärer Bastard ist, beigetragen haben.

86. *R. rugosa* × ? (H. B.) ALMQUIST det. *R. carolina* × *rugosa*. Das Individuum ist der *rugosa* sehr gleich; hat aber grosse, rote, gefüllte Blüten. Eine *rugosa* fl. pl.? In verschiedenen Stadien der Meiosis wurden 7 Chromosomen gefunden. Die Teilungen verlaufen regelmässig. Sowohl *rugosa* als auch die von ALMQUIST als die andere Stammform angegebene *carolina* haben dieselbe Chromosomenzahl.

87. *R. rugosa* × ? (Kew: *R. rugosa* × *macrophylla*). ALMQUIST det. *R. carolina* × *rugosa*. Der *rugosa*-Typ ist unverkennbar. Metaphasen, Anaphasen und Telophasen der heterotypen Teilung sehr regelmässig. $x = 7$. Auch *macrophylla* hat dieselbe Zahl.

88. *R. rugosa* × ? (H. B.). ALMQUIST det. *R. blanda* × *rugosa*. Die meiotischen Teilungen völlig regelmässig. $x = 7$. Die von ALMQUIST als die eine Stammart dieses Individuums betrachtete *R. blanda* ist tetraploid.

89. *R. calocarpa* (ANDRÉ) (Kew: *R. c.* Hybrid origin. 546—98 Lemoine). *R. rugosa calocarpa*, beschrieben von ANDRÉ 1891, ist nach der Litteratur durch Kreuzung der *rugosa* mit *chinensis* entstanden. Die Chromosomenzahl widerspricht nicht dieser Angabe. ALMQUIST det. *R. carolina* $\times$ *rugosa*. Im grossen und ganzen verläuft die Meiosis bei diesem Bastard regelmässig. Fig. 5 a zeigt einen Diakinesekern mit 7 Gemini. Man trifft ausnahmsweise auch Diakinesekernen mit sehr schwacher oder gar keiner Affinität zwischen den Partnern eines Paares; diese Erscheinung kann ja aber auch bei reinen Arten

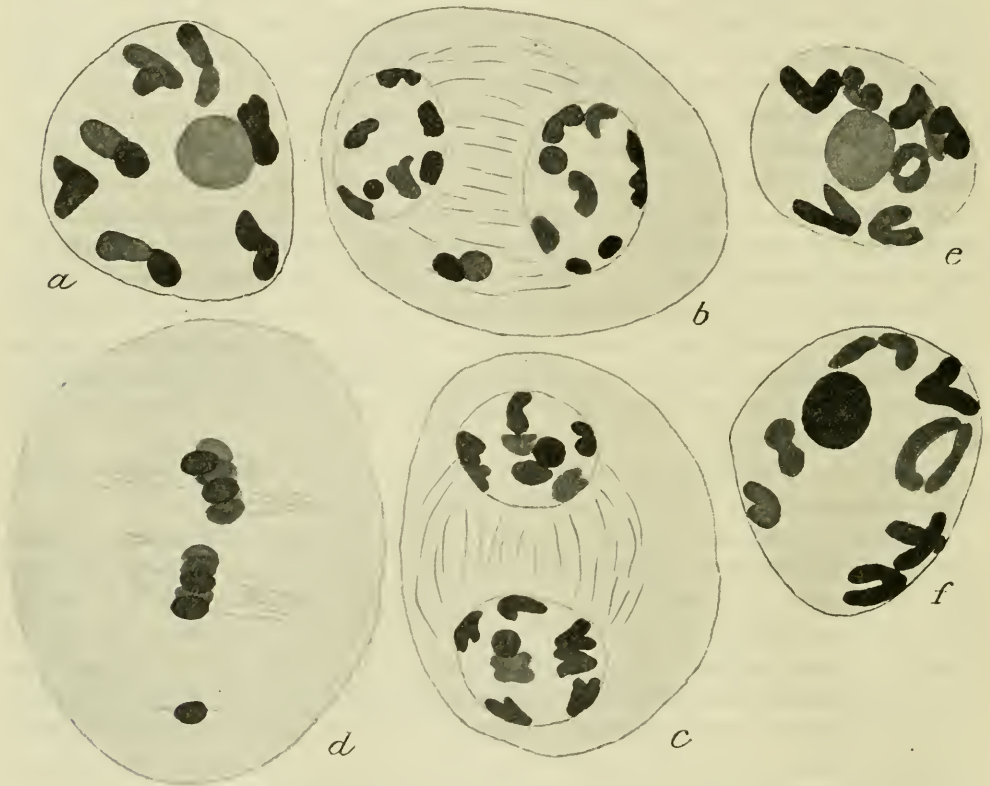


Fig. 4. Diploide Bastarde. *a* *chinensis* $\times$ *multiflora*, Diak. *b—d* *chinensis* $\times$ *moschata* (*R. noisetiana*), *b* Interkinese; frei im Plasma liegen ein Chromosom und ein Nukleolus. *c* Regelmässige Interkinese. *d* Homotype Teilung mit einer Zwergspindel. *e* *cinnamomea* $\times$ *rugosa*, Diak. *f* *Boursaultii*, Diak.

getroffen werden (vgl. oben Nr. 21). Dass bei der vorhandenen Rose solche Fälle abgeschwächter Bindung zu weiteren Komplikationen führen kann, geht aus der Figur 5 b hervor, die eine PMZ in der homotypen Teilung darstellt. Ein Chromosom liegt hier ausserhalb der zwei Spindeln. Beim Durchmustern zweier Pollenfächer mit PMZ in diesem Entwicklungsstadium fand ich unter 100 Zellen 13, welche diese Unregelmässigkeit zeigten. Es ist klar, dass eine solche Ausschaltung eines oder einiger Chromosomen während der Teilungen das Resultat herbeiführen kann, dass gewisse Pollenkörner eine niedrigere Chromo-

somenzahl als 7 bekommen, vorausgesetzt dass diese Mikrosporen sich überhaupt zur Reife entwickeln.

90. *R. cinnamomea* ♂ × *nutkana* ♀ nach MATSSON (Der Garten dieses Rosenforschers, Hudiksvall, Schweden). Das Individuum ist nach MATSSON äusserlich reine *cinnamomea* aber wurde aus einer Saat von *nutkana*-Samen erhalten. Die Diakinesen zeigen 7 Gemini. Teilungen regelmässig; die jungen Mikrosporen gleichgros und gesund. *R. cinnamomea* hat dieselbe Chromosomenzahl, aber die untersuchten *nutkana*-Individuen sind hexaploid. Ich habe nicht den Mutterstrauch des vorhandenen Bastardes gesehen, da er aber unzweideutig diploid gewesen sein muss, könnte er vielleicht der verwandten diploiden *R. pisocarpa* angehört haben, welche Spezies im H. B., wo die Kreuzung entstand, sehr zahlreich, *nutkana* dagegen spärlich, repräsentiert ist.

91. *R. cinnamomea* × ? det. ALMQUIST (Kew: *R. spinulifolia*. Romé 61—94). *R. spinulifolia* entspricht nach allgemeiner Auffassung der Hybride *tomentosa* × *pendulina*. Die äusseren Merkmale sprechen aber nicht dafür, dass das vorhandene Spezimen ein solcher Bastard sei. Auch nach der Chromosomenzahl zu urteilen kann das Exemplar nicht diese Verbindung sein. Die untersuchten *tomentosa*-Formen sind nämlich pentaploid, alle untersuchten *pendulina*-Formen tetraploid, und dieser Strauch ist nur diploid. In verschiedenen Stadien der Meiosis beträgt die haploide Zahl 7. Teilungen regelmässig. Auch somatische Platten mit 14 Chromosomen wurden gefunden.

92. *R. cinnamomea* × *rugosa* det. ALMQUIST (Kew: *Rugosa*-hybrid). Diakinesen mit 7 Chromosomenpaaren (Fig. 4 e), dieselbe Zahl wie bei den Eltern. Die Teilungen verlaufen regelmässig. Nur als Ausnahmefälle kommen solche Unregelmässigkeiten vor, die oben bei *calocarpa* (Nr. 89) beschrieben wurden. Während der homotypen Teilung fanden sich nämlich in einigen PMZ ausserhalb der Spindeln liegende Sonderchromosomen.

93. *R. beggeriana* × *pendulina* det. ALMQUIST (Kopenhagen: *R. laxa*). Auch nach MATSSON sind diese und die folgende Form Verbindungen mit *pendulina*. Wäre das Individuum die F₁-Generation eines *pendulina*-Bastardes, müssen auch diploide Formen dieser Spezies existieren; die untersuchten *pendulina*-Rassen sind aber alle tetraploid, wenn von der als *R. macrophylla* gewöhnlich bezeichneten *pendulina** *himalaica* AT. abgesehen wird. Vorhandene Form hat stark bläulich bereifte, beiderseits feinhaarige, unten drüsige Blätter, rosafarbene Blüten und gerade, gelbe, unter den Blättern gepaarte Stacheln. — Nur die homotype Teilung wurde studiert. Diese verläuft, wie es scheint, völlig normal. Fig. 5 c zeigt eine Anaphase mit vier Gruppen von 7 Chromosomen.

94. *R. beggeriana* × *pendulina* det. ALMQUIST (Kopenhagen: *R. laxa* var. *microcarpa*). Der vorigen Form ziemlich gleich. Blüten rosa, die Blätter aber nicht so stark glauzeszent, beiderseits kahl und ohne Drüsen. In den Interkinesekernen 7 Chromosomen. Auch bei diesem Spezimen scheint die homotype Teilung regelmässig vor sich zu gehen. Somatische Platten mit 14 Chromosomen wurden auch gezählt.

95. *R. macrophylla* × *rugosa* (Kew: *R. macroph.* × *rug.*). ALMQUIST det. *R. pendulina* **himalaica* × *rugosa*. Als *pend.* **himalaica* AT. bezeichnet ALMQUIST gewisse, früher zur *macrophylla* gezählte Formen (vgl. Nr. 47). Teilungen regelmässig. Die Telophase der heterotypen Teilung zeigt 7 Chro-

mosomen. Keine Zwergspindeln konnten während der homotypen Teilung beobachtet werden. Beide Eltern sind diploid.

96. *R. pendulina* $\times$ *lucida* nach der Etikette in Uppsala. ALMQUIST det. *acicularis* $\times$ *lucida*. Zweige wehrlos. Blätter dünn, beiderseits hellgrün. Kelchblätter dicht drüsig. In den Diakinesekernen 7 Chromosomenpaare. Die meiotischen Teilungen sehr regelmässig. Nur in vereinzelter PMZ fand sich während der homotypen Teilung ein Chromosom, das ausserhalb der beiden Spindeln lag. Die Chromosomenzahl steht in Widerspruch mit denjenigen, die bei den untersuchten Individuen von *pendulina*, *lucida* und *acicularis* gefunden sind.

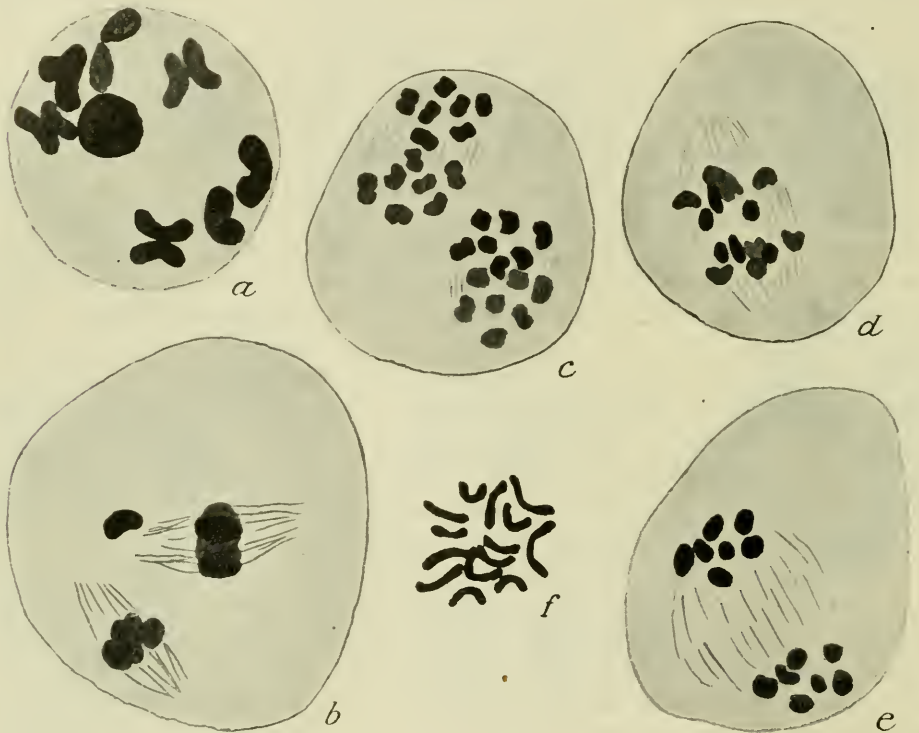


Fig. 5. Diploide Bastarde. *a—b calocarpa*, *a* Diak. *b* Homotype Teilung mit einem freien Chromosom. *c beggeriana* $\times$ *pendulina*?, homotype Anaphase. *d—e microphylla* $\times$ *rugosa*. *d* Anaphase und *e* Telophase der ersten Teilung *f heterophylla*, som. Platte.

Die zwei ersten Spezies sind tetraploid und *acicularis* ist oktoploid. Da die Fruchtknoten eine ausschliesslich grundständige Lage im Kelchbecher haben, dürfte die eine Stammart dieses Bastardes (falls das Individuum überhaupt ein Bastard ist) der Sektion *Carolinae* angehören und könnte statt der tetraploiden *lucida* eine der diploiden Arten dieser Sektion sein.

97. *R. heterophylla* COCHET (Kew: *R. heterophylla*. Hybrid origin. 521—99. Cochet). Nach der »Handlist« der in den Kewer Garten kultivierten Bäume und Sträucher soll diese Form die Kreuzung *R. rugosa alba* $\times$ *R. lutea* sein. ALMQUIST det. *rugosa* $\times$ *hemisphaerica*. $2 \times = 14$ (Fig. 5 f). Die Zahl

stimmt nicht gut mit derjenigen von *lutea* (oder der verwandten *hemisphaerica*), die haploid 14 beträgt.

98. *R. microphylla* $\times$ *rugosa* nach der Etikette in Kew. ALMQUIST confirm. Da das Spezimen charakteristische Eigenschaften der beiden angegebenen Eltern vereinigt, unterliegt es keinem Zweifel, dass die Bestimmung richtig ist. Wir haben es also hier mit einem Sektionsbastard zu tun. Wie die beiden Stammformen ist die vorhandene Pflanze diploid. Der Verlauf der Tetradenteilung erfolgt sehr regelmässig und die Teilungsmechanik der Chromosomen lässt keine Störungen erkennen, wenigstens nicht in grösserem Umfange als bei reinen Spezies beobachtet werden kann. In den Diakinesekernen findet man in der Regel 7 Doppelchromosomen; nur zufälligerweise ist die Affinität zwischen den Chromosomen eines Paares abgeschwächt. Die Metaphasen, Anaphasen und Telophasen der heterotypen Teilung vollziehen sich ohne sichtbare Störung. Fig. 5 d zeigt eine Anaphase und Fig. 5 e eine Telophase der ersten Teilung. Aus der letzteren Figur wird ersichtlich, dass die Chromosomen nicht gleichgros sind. Wenigstens ein Chromosom jeder haploiden Gruppe ist ziemlich klein. Auch die homotype Teilung verläuft regelmässig. Nur in einigen wenigen Kernen (unter Hunderten von regelmässigen) konnten während dieses Stadiums einzelne frei im Plasma liegende Chromosomen beobachtet werden. Die Beschaffenheit des fertigen Pollens kenne ich nicht.

99. *R. microphylla* $\times$ *rugosa* ALMQ. confirm. (Kew: *R. microphylla* $\times$ *rugosa*) $2x = 14$.

2. Typ: 14 Gemini. Som. Zahl 28.

Tetraploide Rosen.

Sektion *Indicae* THORY.

Von der seit uralten Zeiten in China, Japan und Indien kultivierten und erst in den letzten Jahrzehnten in dem südlichen und westlichen China als wildwachsend gefundenen *R. chinensis* gibt es in den Gärten eine Anzahl Rassen, die nicht nur betreffs der äusseren Merkmale beträchtlich variieren, sondern sich auch zum Teil durch ihre Chromosomenzahlen von einander unterscheiden. Oben wurden die dieser Art angehörenden »Grüne Rose« (Nr. 22) und mehrere *chinensis*-Bastarde (Nr. 79–83) als diploid angegeben, unten werden einige triploide *chinensis*-Formen beschrieben werden (Nr. 191–192), und hier haben wir zwei tetraploide Formen, die ohne Zweifel zu dem Formenkreise derselben Art gehören. Auch die als Remontanten und Teehybriden gekannten Gartenrosen, die in der Litteratur als *chinensis*-Bastarde gelten, sind nach den untersuchten Sorten zu urteilen, tetraploid. Ich habe auf Grundlage der untersuchten Spezimen der *chinensis* nicht darüber ins klare kommen können, inwieweit die gewöhnliche Einteilung dieser Art in Subspezies mit den verschiedenen Chromosomenrassen zusammenfällt.

100. *R. chinensis* JACQ. (H. B.: *R. indica*. Genua [3 1921]. *R. indica* = *chinensis*. Die somatische Chromosomenzahl beträgt 28 (Fig. 7 a). Das In-

dividuum, das sonderbarerweise schon drei Monate nach der Aussaat der Samen in voller Blüte stand, hat ziemlich kleine, zusammengesetzt gezähnte Blättchen und schwache, gerade, rote Stacheln; die Blütenstiele und die pyriformen Blütenbecher sind stieldrüsig, die gleichfalls stieldrüsigen Kelchblätter sind annähernd ungefedert, die einzeln sitzenden, rosafarbenen Blüten sind schwach gefüllt.

101. *R. chinensis* JACQ. α *indica* KOEHNE. Syn. *R. fragrans* THORY, *R. odorata* SWEET. Confirm. ALMQUIST. «Gloire de Dijon». Da diese sehr bekannte Gartenrose in der Litteratur als eine Teerose bezeichnet wird, habe ich sie in diese Spezies placiert. $2x = 28$. In manchen Fruchtknoten kommen zwei Samenanlagen vor.

Sektion *Gallicae* CRÉP.

Ausgenommen vier hybride Rassen, drei triploide (Nr. 193—195) und eine pentaploide (Nr. 277) sind alle untersuchten, dieser Sektion angehörnden Formen tetraploid. Sie werden gewöhnlich auf vier Spezies verteilt, die alle in meinem Material vertreten sind (*gallica*, *centifolia*, *damascena* und *francofurtana*). ALMQUIST hat in seiner jüngsten Arbeit (1920) innerhalb des Formenkreises der alten *R. gallica* L. im weiteren Sinne (= die ganze Sektion) nicht weniger als 29 Spezies aufgestellt, die sich in Übereinstimmung mit den Prinzipien seines Systemes hauptsächlich durch die Form, Serratur und Farbe der Blätter von einander unterscheiden. Unter diesen Spezies finden sich auch die erwähnten, als selbständige Arten oft betrachteten *R. centrifolia* L., *R. damascena* MILL. und *R. francofurtana* MÜNCH. Die Namen der anderen ALMQUIST'schen *Gallicae*-Spezies sind zum Teil alte Varietäts-Namen, zum Teil neu. Die untersuchten Spezimen sind, ausgenommen Nr. 102, als Gartenrassen zu betrachten, die wohl als Kreuzungsprodukte verschiedener der Sektion angehörnder Rassen (und Spezies?) entstanden sind. Ob auch Arten anderer Sektionen zu ihrer Entstehung beigetragen haben, ist schwer zu sagen. Da aber für eine solche Annahme keine wirklich zwingenden Gründe vorliegen, habe ich sie an dieser Stelle und nicht in dem Abschnitt über tetraploide Speziesbastarde behandelt. Auch unter den letzteren finden sich jedoch einige *gallica*-Abkömmlinge, die zwar in der Litteratur als Verbindungen mit Arten anderer Sektionen angegeben werden, deren Ursprung aber wohl nicht als sicher festgestellt werden kann.

102. *R. gallica* L. var. *pumila* (JACQ.) BRAUN (Uppsala: *R. gallica*). ALMQUIST det. *R. pumila* JACQ. $2x = 28$.

103. *R. gallica* L. var. *provincialis* MILL. (Kew: *R. gall.* var. *provinc.*). ALMQUIST det. *R. provincialis* (MILL.) AT. Die haploide Chromosomenzahl 14 wurde in Metaphasenplatten der heterotypen Teilung gefunden.

104. *R. gallica* L. Gartenname unbekannt (H. B.). ALMQUIST det. *R.* (Gall.) *Suionum* AT. Das untersuchte Exemplar ist ein ungefähr 2 m hoher Strauch mit gefüllten hellrosa Blüten (nicht einfachen, wissen wie bei dem Typus). In der Diagnose schreibt ALMQUIST (1920, S. 23) »hybriditatem vetant chromosomata«. Diese Worte mögen nicht so gedeutet werden, als ob ich ihm gesagt hätte, dass jede Art von Hybridität aus zytologischen Gründen hier

ausgeschlossen wäre. Ich habe nur gesagt, dass ein primäres Kreuzungsprodukt der *R. gallica* mit einer systylen Rose, einer *Caninae*-Spezies oder einer anderen nicht-tetraploiden Rose hier wahrscheinlich nicht vorliege. Ob aber diese Gartenrose eine Hybride zwischen zwei *gallica*-Formen oder zwischen *gallica* und einer anderen tetraploiden Form sei, kann natürlich durch die zytologische Untersuchung nicht ermittelt werden. Die meiotischen Teilungen und die Tetraden sind regelmässig. In der Telophase der heterotypen Teilung wurden 14 Chromosomen gefunden. $2x = 28$. Das Vorkommen von zwei Samenanlagen in demselben Fruchtknoten ist, wie bei manchen anderen Gartenrosen eine häufige Erscheinung.

105. *R. gallica* L. Gartenname unbekannt (H. B.: U. 12). ALMQUIST det. *R. (Gall.) francofurtana* MÜNCH. $\times$ *R. (Gall.) crenata* DUM. Das etwa 2 m hohe Individuum dieser Gartenrose entbehrt völlig Stacheln und Stieldrüsen an den Zweigen; Blüten rosafarbig, gefüllt. $2x = 28$.

106. *R. gallica* L. Gartenname unbekannt (H. B.). ALMQUIST det. *R. (Gall.) bulgarica* AT. Das Spezimen hat einfach fiederspaltige Kelchblätter, rote Blüten und verkehrt-eiförmige Blätter — die grösste Breite unter der scharf abgesetzten Spitze. Da die einfach gezähnten Blätter 7-zählig und die Blütenstände mehrblütig sind und daneben die Zweige zahlreiche gekrümmte rote Stacheln tragen, ist es möglich, dass diese Form zu der alten, schwer abgrenzbaren Gartenspezies *damiascena* gestellt werden könnte.

Die Chromosomenzahl wurde in somatischen Platten auf 28 festgestellt. Bei dieser Form wurde das Verhalten der Chromosomen während der meiotischen Teilungen beobachtet. Obgleich die Teilungen in den meisten PMZ normal vor sich gehen, begegnet man auch Unregelmässigkeiten. In den Diakinesekernen findet man sehr oft einige Einzelchromosomen, deren Auftreten durch die abgeschwächte Affinität der Paarlinge eines oder einiger Paare erklärt werden kann. 12 bivalente und 4 univalente Chromosomen wurden z. B. in einigen Kernen getroffen. In einer PMZ wurden zwei Diakinesekerne gefunden, deren Gesamtzahl der Chromosomen normal war. In dem kleineren Kern, der kein Nukleolus hatte, fanden sich 5 gepaarte und 1 ungepaartes Chromosom, in dem grösseren Kern die übrigen, 8 gepaarte und 1 Einzelchromosom. Die heterotype Teilung verläuft ohne grössere Störungen. Auch die Einzelchromosomen werden in der Regel in die Tochterkerne aufgenommen, denn während der homotypen Teilung treten frei im Plasma liegende Chromosomen nicht besonders häufig auf. Fig. 6 a zeigt eine regelmässige homotype Metaphase. In der Figur 6 b, die das nachfolgende Telophasenstadium vorstellt, können an allen vier Polen 14 Chromosomen gezählt werden. In den meisten Platten dieser Teilungsstufen fand sich die normale Chromosomenzahl 14. In den Telophasenplatten konnte jedoch nicht selten eine etwas geringere Zahl beobachtet werden, was durch die Verspätung eines oder einiger Chromosomen ihre Erklärung erhält. Einmal wurde aber auch eine Telophasenplatte mit 15 Chromosomen gefunden. In vielen Fällen gelangen die verspäteten Chromosomen nicht in die Tochterkerne, denn noch in spätem Telophasenstadium findet man sie entweder ungeteilt oder längsgespaltet in der Spindel (Fig. 6 c). Sie können dann zur Entstehung von Zwergkernen Anlass geben. In den Pollenfächern einiger Staubblätter kam eine deutliche Degeneration der

PMZ auf verschiedenen Stadien der meiotischen Teilungen zum Vorschein und auch in Pollenfächern, wo die meisten PMZ gesund erschienen, waren Kerne zu sehen, deren Teilungsmechanismus ganz gestört war und die alle Anzeichen der Degeneration trugen. Fig. 6 d zeigt einen solchen auf das Stadium der homotypen Teilung degenerierten Kern. Er lag in demselben Pollenfach wie die in Fig 6 a und b abgebildeten Kerne. Die Staubblätter, in denen alle oben erwähnten Fälle von Unregelmässigkeiten sich fanden, schienen nicht petaloid umgebildet zu sein. Wahrscheinlich haben die Störungen ihre Ursache darin,

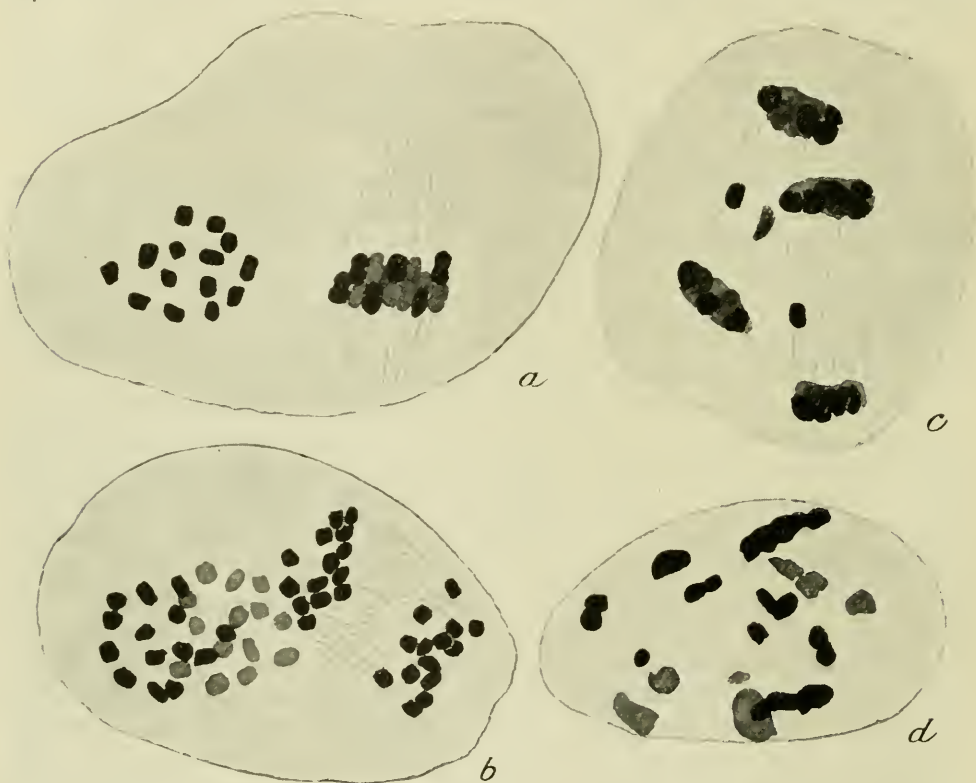


Fig. 6. *gallica*, Gartenform (Nr. 106). Homotype Teilung. *a* Metaphase, *b* Regelmässiges, frühes Telophasenstadium. *c* Telophase mit verspäteten Chromosomen. *d* PMZ, die während des zweiten Teilungsschritts einen degenerierten Inhalt aufweist.

dass die Form hybriden Ursprungs ist. Sie kann wenigstens sicher als eine Rassenhybride aufgefasst werden. Bei einigen anderen tetraploiden Gartenrosen, die wohl sicher Speziesbastarde sind, habe ich ähnliche Unregelmässigkeiten während der Tetradenteilung getroffen (z. B. bei Nr. 151).

107. *R. gallica* var. *conditorum* nach der Etikette in Kew (Smith Newry 189–97). Syn. *R. damascena* var. *conditorum* DIECK. ALMQUIST det. *R. francofurtana* × *moschata*. Da die somatische Chromosomenzahl 28 ist, kann die Rasse kaum als ein primärer Bastard mit der diploiden *moschata* aufgefasst werden.

108. *R. francofurtana* MÜNCH. det. ALMQUIST (H. B.). Somatische Platten mit 28 Chromosomen (Fig. 7 b). Diese früher häufig kultivierte Rose, die im rein wilden Zustand nirgendswo vorkommt, ist nach neuerer Auffassung — von CRÉPIN begründet (1879, Prim. S. 608), siehe auch KELLER (1900, S. 52) — als ein in der Kultur erhaltener Bastard zwischen *gallica* und *cinnamomea*, zu deuten. ALMQUIST will doch dieser Meinung nicht beistimmen, sondern betrachtet die Rose als eine wahre *Gallicae*-Spezies. Nach der Chromosomenzahl des vorliegenden Exemplars zu urteilen, kann über eine etwaige Hybridität nichts des Sicherens ausgesprochen werden. Die Chromosomenzahl ist jedenfalls nicht diejenige, die bei einem primären Bastard der Verbindung *gallica* × *cinnamomea* zu erwarten wäre, denn die untersuchten *cinnamomea*-Formen haben nur 7 Chromosomen als haploide Zahl. Indessen habe ich ein anderes, in Kew kultiviertes Exemplar von *francofurtana* oder *turbinata*, wie es da genannt wird, untersucht. Dieser Strauch ist triploid ($2x = 21$) und die Reduktionsteilung wird in Übereinstimmung mit dem *Drosera*-Schema durchgemacht; die Diakinesestadien zeigen demnach 7 bivalente und 7 univalente Chromosomen (siehe Nr. 193). Diese Form der *francofurtana* ist also als ein Bastard anzusehen, und ihre Chromosomengarnitur entspricht sehr genau der von CRÉPIN vorgeschlagenen, oben erwähnten Deutung. Eine Kreuzung der *gallica* mit *mollis* oder *pomifera*, wie sich CRÉPIN zuerst die Herkunft dieser Rose vorgestellt hatte (Prim. S. 362), kann dagegen aus zytologischem Grunde nicht in Betracht kommen, da sich ein Primärbastard dieser Verbindung mit grosser Wahrscheinlichkeit als pentaploid oder annähernd pentaploid mit mehr als 7 Gemini herausstellen würde (vgl. *R. pimpinellifolia* × *mollis*, Nr. 275).

Meine zwei Exemplare von *francofurtana*, die tetraploide und die triploide Form, sind äusserlich etwas verschieden. Die aus dem Bergianschen Garten stammende Form hat z. B. Blütentriebe ohne Stacheln und gefüllte Blüten, die in Kew kultivierte dagegen einfache Blüten und von Drüsenhaaren und kleinen Stacheln dicht bekleidete Blütentriebe. Die Form der Blätter ist dieselbe, aber die Zahnung des bergianschen Exemplars ist etwas tiefer als die der triploiden Rasse. ALMQUIST, dessen Aufmerksamkeit ich auf die zytologische Verscheidenheit der zwei Exemplare gerichtet habe, glaubt, dass die Form aus Kew wahrscheinlich als ein Bastard zwischen der wahren, nicht-hybriden *francofurtana* (im Sinne ALMQUIST's) und *cinnamomea* zu deuten ist. Es würde sehr interessant sein, durch die zytologische Untersuchung mehrerer aus verschiedenen Orten stammender Exemplare dieser Rose zu ermitteln, ob es im allgemeinen die triploide oder die tetraploide Form ist, die unter diesem Namen kultiviert wird.

109. *R. damascena* MILL. var. *trigintipetala* (DIECK). (Kew: *R. dam. var. trigint.* 175—12 Zöschchen.) *R. gall.* var. *dam.* f. *trigintipetala* DIECK. Die bulgarische Öl-Rose. ALMQUIST det. *R. bulgarica* AT. Fig. 9 b zeigt einen Interkinesekern mit 14 Chromosomen. In Fig. 7 c wird eine somatische Platte dargestellt. Der gepresste Blütenzweig hat bedeutend kleinere Blätter als die beiden vorigen Vertreter der ALMQUIST'schen Spezies *bulgarica*, und die Grundform der Blättchen ist rektangulär. Über die systematische Stellung der *damascena* siehe unter Nr. 111.

110. *R. damascena* MILL. (Kew: *R. dam.* 407—89 DIECK). ALMQUIST det. *R. (Gall.) oleifera* AT. Die Tetradenteilungen regelmässig. Die haploide Chromosomenzahl beträgt in den Telophasenkernen der zweiten Teilung 14. In Fig. 7 d wird eine sehr deutliche somatische Platte mit 28 Chromosomen abgebildet.

111. *R. damascena* MILL. var. *variegata* hort. (Kew: *R. dam.* var. *varieg.* «York & Lancaster»). $2x = 28$. Diese eigentümliche, jetzt fast verschwundene Varietät dieser Spezies entspricht der typischen *damascena* im Sinne ALMQUIST's.

Die systematische Stellung der Damaszenerrose ist ein Gegenstand lebhafter Erörterung gewesen. Bei KELLER (1900, S. 51) lesen wir: »Der Ursprung dieser seit alten Zeiten in Cultur befindlichen, in Mittel-Europa mit Sicherheit wohl erst im 16. Jahrhundert eingeführten Art ist im Dunkel gehüllt. Dass sie in Vorder-Asien aus *R. gallica* entstanden ist, ist höchst wahrscheinlich, ob aber durch Kreuzung mit *R. canina* (CRÉPIN) oder mit *R. moschata* (CHRIST, FOCKE) ist sehr fraglich«. Zu diesen verschiedenen Meinungen kommt noch diejenige, die vor CRÉPIN die herrschende war und jetzt von ALMQUIST umfasst wird, nämlich dass *damascena* eine legitime, nicht-hybride Spezies sei.

Welche Schlüsse auf diese Frage können nun aus der zytologischen Untersuchung gezogen werden? Wir wollen da zuerst versuchen, uns vorzustellen, wie Bastarde zwischen *gallica* einerseits und *canina* und *moschata* andererseits zytologisch charakterisiert sein würden. Ich habe in meinem Material drei von verschiedenen Gärten stammende Exemplare der Hybride *canina* $\times$ *gallica* (eigentlich *dumetorum* $\times$ *gallica*), nämlich die als *R. alba* L. bezeichnete Rose und ausserdem einige andere Bastarde zwischen Eltern mit denselben Chromosomengarnituren wie *canina* bzw. *gallica*. Alle diese hybriden Formen sind hexaploid ($2x = 42$) und zeigen in denjenigen Diakinesekernen, wo die Affinität der Chromosomen am stärksten ist, 14 gepaarte und 14 ungepaarte Chromosomen. Diese Chromosomengarnitur steht auch mit der eigentümlichen Art von Reduktionsteilung im Einklang, die in den Embryosackmutterzellen der pentaploiden Rosen der *Canina*-Sektion getroffen wird und die darin resultiert, dass die Eizellen gewöhnlich mit 28 Chromosomen versehen werden. Ohne Zweifel sind nämlich in allen Kreuzungen zwischen *Caninae*-Rosen und anderen Sektionen angehörnden Spezies jene immer die Mütter. Es ist also zu erwarten, dass auch die Damaszenerrose, wenn sie ein primärer *canina* $\times$ *gallica*-Bastard wäre, von einer hohen Chromosomenzahl (wahrscheinlich 42, sicher über 28) und von dem Vorkommen bivalenter und univalenter Chromosomen charakterisiert sein würde. Wenn dagegen die Deutung *gallica* $\times$ *moschata* die richtige wäre, dann würde sich *damascena* wahrscheinlich als triploid herausstellen ($2x = 21$), denn alle untersuchten *Gallicae* sind tetraploid und alle untersuchten, dem Verwandtschaftskreis der *moschata* angehörnden Formen diploid. Sie würde mit anderen Worten demselben zytologischen Typ wie *R. turbinata* (aus Kew) angehören (siehe Nr. 108). Wenn schliesslich die *damascena* eine Art innerhalb des Formenkreises der *Gallicae* sei, dann wäre 28 die in erster Linie erwartete somatische Chromosomenzahl.

Wie stimmt die zytologische Beschaffenheit meiner untersuchten *damascena*-Formen mit den verschiedenen Auffassungen über die Herkunft dieser

Spezies? Ich habe in meinem Material vier Formen, die in Kew als *damascena* bezeichnet waren, nämlich die hier mit den Nummern 109, 110, 111 und 277 versehenen Individuen. Wie schon erwähnt, sind die erstgenannten Exemplare (109—111) tetraploid. Zwei von denselben sind wohlbekannte *damascena*-Formen, nämlich var. *variegata* («York & Lancaster») und var. *trigintipetala* (die bulgarische Öl-Rose). Das dritte Spezimen ist nach der Aufschrift von DIECK erhalten. (DIECK war es, der die *damascena* var. *trigintipetala* beschrieb und sie in die westeuropäischen Gärten einführte.) Die erste Form, «York & Lancaster», hat ALMQUIST als die *damascena* in seinem Sinne erkannt. Es unterliegt wohl demnach keinem Zweifel, dass wir es hier mit Formen zu tun haben, die allgemein als *damascena* klassifiziert werden. Was also diese drei Vertreter der Spezies betrifft, können wir aus ihren Chromosomenverhältnissen zunächst den Schluss ziehen, dass sie keinen primären *Caninae*-Bastarden desjenigen Typs entsprechen, den ich ausnahmslos in meinem Material getroffen habe. Sie können auch nicht primäre *moschata*-Bastarde sein, sofern nicht tetraploide *moschata*-Rassen existierten oder diese Spezies im Stande wäre, diploide Gametenzellen zu erzeugen. Es muss ausserdem daran erinnert werden, dass nicht nur der *moschata* sondern auch der ganzen Sektion *Systylae*, welcher diese Art angehört, tetraploide Formen abgehen, soweit meine Untersuchungen reichen. Um die betreffenden *damascena*-Formen als *gallica* × *moschata*-Bastarde einer späteren Generation oder als Rückkreuzungen derselben Kombination mit *gallica* zu erklären, ist es notwendig anzunehmen, dass die Verteilung der Chromosomen während der Reduktionsteilung des Primärbastards sehr unregelmässig gewesen wäre. Der F₁-Bastard müsste nämlich in diesem Falle wenigstens zum Teil Gametenzellen produziert haben, die ausser den 7 Gemini-Abkömmlingen noch gerade 7 der Univalenten entstammende Chromosomen enthielten. Ich setze hier voraus, dass der primäre Bastard dieser Verbindung wie meine untersuchten triploiden Rosen dem *Drosera*-Schema folgt. Da aber eine derartige Chromosomenverteilung bei der Reduktionsteilung triploider Rosen wohl nur selten eintreffen dürfte (die Teilungen der EMZ habe ich leider noch nicht untersucht), scheint wenigstens vorläufig von zytologischem Gesichtspunkte aus diejenige Deutung dieser drei *damascena*-Individuen am besten begründet, die sie als Formen innerhalb der *Gallica*-Sektion erklärt. Natürlich steht dem nichts entgegen, sie als Kreuzungsprodukte verschiedener *Gallicae*-Formen mit einander oder gewisser *Gallicae* mit anderen tetraploiden Spezies aufzufassen.

Indessen habe ich, wie erwähnt, noch ein *damascena*-Spezimen untersucht, nämlich eine Form aus Kew mit der Aufschrift «from Omar Khayyam's grave». Diese verhält sich in zytologischer Hinsicht ganz abweichend. Die somatische Chromosomenzahl ist 35, und in den Diakinesekernen kommen sowohl bivalente als univalente Chromosomen vor. In den Kernen, wo die Affinität am grössten ist, treten 14 Gemini und 7 ungepaarte Chromosomen auf (siehe weiter Nr. 277). Dieses Individuum stellt sich deshalb als eine Hybride heraus. Die generativen Chromosomenzahlen der Eltern waren sehr wahrscheinlich 14 resp. 21. Als die tetraploide Stammart ist ohne Zweifel eine *gallica*-Form anzunehmen, nach ALMQUIST. *R. (Gall.) kewensis* AT. Der Erzeuger, welcher die 21 Chromosomen geliefert hat, ist schwerer anzugeben. Nach dem Aussehen des gepressten Blütenzweiges würde man auf eine *Caninae*-Spezies schliessen wollen.

Die Blätter besitzen einen ausgeprägten *Caninae*-Charakter, die mittleren haben z. B. 7 Blättchen, bei den drei vorigen *damascena*-Individuen haben sie nur 5, und der Kelchbecher ist schmaler als bei diesem. Das Specimen weicht auch von den drei übrigen darin ab, dass der kleine, gepresste Blütenzweig vollständig unbewaffnet ist; nur die Blütenstiele sind wie der Kelchbecher und die Kelchblätter mit zahlreichen Stieldrüsen bekleidet. Wenn es also zuträfe, dass diese Damaszenerrose eine *Caninae*-Hybride wäre, dann müsste die betreffende *Caninae*-Spezies 21 Chromosomen in der in diesem Fall befruchteten Eizelle gehabt haben. Ich kenne nur zwei Gruppen von *Caninae*-Rosen, die wahrscheinlich ziemlich regelmässig diese Zahl Chromosomen in den Eizellen besitzen, nämlich

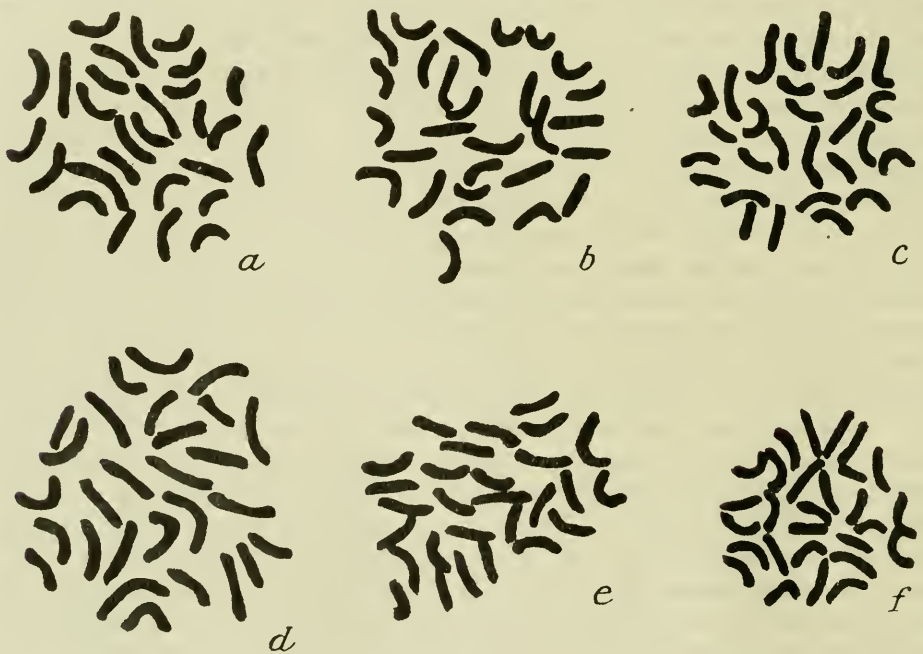


Fig. 7. Somatische Platten tetraploider Rosen. *a chinensis*, *b francofurtana*, *c damascena* var. *trigintipetala*, *d damascena* (Nr. 110), *e Moyesii* f. *rosea*, *f pimpinellifolia*.

Villosae und *Rubrifoliae*. Das Aussehen des gepressten Zweiges dürfte kaum für eine Verbindung mit Rosenspezies dieser Gruppen sprechen. Vier Möglichkeiten sind übrig. Erstens könnten im Orient andere der Sektion *Caninae* angehörnde Rosen existieren, die sich wie die genannten Formkomplexe zytopologisch verhielten (Typ: 7 Gemini + 14 ungepaarte = 28 Chromosomen, siehe S. 170). Zweitens könnte die gesuchte Stammart eine pentaploide *Caninae*-Form (z. B. eine *canina*, *dumetorum*, *glauca* etc.) sein, deren Eizelle zufälligerweise 21 Chromosomen besäße. Wie oben erwähnt und wie auf S. 212 ausführlich beschrieben werden wird, erhalten nämlich die sich weiter entwickelnden Makrosporen solcher Rosen bei der Reduktionsteilung gewöhnlich 28 Chromosomen, aber niedrigere Zahlen kommen auch vor. Drittens könnte angenommen werden, dass im Orient möglicherweise einige *Caninae*-Formen existierten, die sich in

zytologischer Hinsicht ganz abweichend von den untersuchten verhielten, und die in Übereinstimmung mit den hexaploiden normalgeschlechtlichen Rosen 21 gepaarte Chromosomen während der Reduktionsteilung zeigten und folglich dieselbe Zahl in den Sexualzellen besäßen. Ich habe in meinem Material auch eine andere mutmassliche *Caninae*-Hybride aus denselben Gegenden, *R. britzensis* aus Kurdistan (sieh Nr. 276), die in zytologischer Hinsicht mit dieser *damascena*-Form übereinstimmt und deren Abstammung in derselben Weise erklärt werden könnte. Die vierte Möglichkeit wäre, dass der andere Erzeuger des betreffenden *damascena*-Individuums eine normale hexaploide, der Sektion *Caninae* nicht angehörenden Spezies wäre. Eine in Vorderasien heimische Rose mit dieser Chromosomenzahl habe ich aber noch nicht getroffen.

Wegen des Vorkommens verschiedener Chromosomenzahlen innerhalb des Formenkreises der *damascena* scheint es also vorläufig, als ob die in den Gärten unter diesem Namen kultivierten Rassen verschiedenen Ursprungs wären. Natürlicherweise ist jedoch, vom zytologischen Gesichtspunkte aus, auch die Deutung denkbar, dass die tetraploiden Formen Rückkreuzungen oder spätere Generationen einer pentaploiden *damascena*-Form vorstellen, die Sexualzellen erzeugte, die wegen der Ausschaltung aller Einzelchromosomen bei der Meiosis nur die 14 Gemini-Abkömmlinge enthielten.

Es wäre sehr interessant, wenn ein grösseres *damascena*-Material zytologisch untersucht würde. Zweifelsohne könnten dadurch wertvolle Beiträge zur Aufklärung der Herkunft dieser alten wohlbekannten Rose geliefert werden.

112. *R. centifolia* L. var. *muscosa* SER. (*R. muscosa* MILL.). (Kew.: *R. gallica* var. *muscosa*, 91—00 Smith Newry.) ALMQUIST det. *cent.* v. *musc.* $2x = 28$.

113. *R. centifolia* L. var. *muscosa* SER. Confirm ALMQUIST (Handels-gärtnerei des H B.: *R. muscosa rubra*). $2x = 28$.

HURST hat in einer soeben erschienen Arbeit (1921) interessante Angaben über die Geschichte der Mossrose geliefert. Nach ihm soll diese Rose zu verschiedenen Malen als Sprossmutation aus der Zentifolie entstanden sein. Ist dies der Fall, und es liegt kein Grund vor, daran zu zweifeln, würde man bei der Mossrose dieselbe oder möglicherweise die doppelte (vgl. WINKLER 1916) Chromosomenzahl wie bei *R. centifolia* erwarten können. Leider habe ich die Chromosomenzahl nur bei einer einzigen Rasse der letzteren Art, nämlich *centifolia major* hort., bestimmt, und diese hat sich als triploid herausgestellt. Diese Chromosomenzahl stimmt sehr gut mit der von mehreren Autoren vertretenen Ansicht, dass die Zentifolie eine alte Verbindung der *gallica* ($x = 14$) mit *moschata* ($x = 7$) sei. Die vorhandenen zwei *muscosa*-Rassen können, weil sie tetraploid sind, nicht als vegetative Mutationen einer solchen triploiden *centifolia*-Rasse gedeutet werden. Vielleicht gibt es aber auch tetraploide Zentifolien. Da nach HURST die Mossrose durch sehr schlechtes Pollen (95 %) charakterisiert ist, bedauere ich, dass mein fixiertes Material beider Individuen für das Studium der Pollenentwicklung zu jung ist.

Sektion *Carolinae* CRÉP.

Über diploide, dieser Sektion angehörende Spezies, siehe S. 107.

114. *R. lucida* EHRH. Nordamerika. Syn. *R. virginica* MILL. Confirm. ALMQUIST (H. B.) Diakinesen mit 14 Gemini (Fig. 9 a).

115. *R. lucida* EHRH. (Kopenhagen: *R. lucida*). ALMQUIST det. *R. humilis* PURSH. Die Merkmale des Specimens entsprechen nicht den Beschreibungen der *humilis* in der Litteratur. $2x = 28$.

116. *R. humilis* MARSH. Nordamerika. Syn. *R. parviflora* EHRH., *R. carolina* L. 1753 (Kew: *R. humilis*. 159—10. Smith Newry). ALMQUIST det. *R. acicularis*. Die Fruchtknoten sind wie bei den Rosen der Sektion *Carolinae* in der Blütenachse nur grundständig inseriert; der gepresste Blütenzweig entbehrt auch völlig der charakteristischen Borstenbekleidung der *acicularis*. $2x = 28$.

Sektion *Cinnamomeae* CRÉP.

In dieser Sektion gibt es auch diploide, hexaploide und oktoploide Arten.

117. *R. laxa* RETZ. nach der Etikette in Uppsala. ALMQUIST det. *laxa*, welche Art nach ihm der Bastard *beggeriana* $\times$ *cinnamomea* ist. Eine diploide *laxa* aus Kew ist als Nr. 38 erwähnt. Ich wage es nicht zu versuchen, die Bestimmungen dieser zwei verschiedenchromosomigen Individuen zu kontrollieren, da das gepresste Material sehr unvollständig ist. Da die beiden Spezimen indessen äusserlich recht verschieden sind, wäre es sehr gut möglich, dass eines derselben keine *laxa* ist. Ehe die Chromosomenzahl der *laxa* sicher festgestellt werden kann, dürfte genau bestimmtes Material dieser wenig studierten Spezies untersucht werden. — In Diakinese- und Interkinesekernen wurde die haploide Zahl auf 14 bestimmt. Diakinesekerne mit abgeschwächter Affinität zwischen den Paarlingen einiger Gemini kommen ziemlich häufig vor. Im heterotypen Metaphasenstadium kann zuweilen beobachtet werden, dass einzelne Chromosomen von der Platte ziehmlich entfernt liegen. $2x = 28$.

118. *R. Moyesii* HEMSLEY & WILSON f. *rosea* REHDER & WILSON in Pl. Wils. II. 2. 1915. (Kew: *R. M.* var. *rosea*. 32—16 Arn. Arb.) ALMQUIST det. *R.* (Rubeae, Glareic. gl.) *rosco-Moyesii* AT. n. sp. Dieser neue Name soll in dem System Almquists den Platz der *R. Moyesii* (ALMQUIST 1920 S. 19) einnehmen. Letztere Spezies ist nach ALMQUIST der amerikanischen Art *R. gymnocarpa* als Subspezies einzureihen. Das vorhandene Specimen unterscheidet sich von der wahren *Moyesii* nicht nur durch äussere Eigenschaften sondern auch dadurch, dass jenes tetraploid ist ($2x = 28$, Fig. 7 c) während aber meine zwei Individuen der letzteren Spezies (siehe Nr. 179 und 180) hexaploid sind. Betrachtet man die betreffende Rose nur als eine Form von *Moyesii*, haben wir also in dem Formenkreis dieser Spezies mit in bezug auf die Chromosomenzahl verschiedenen Abänderungen zu rechnen. Indessen dürfen die von dem Typ abweichenden Merkmale dieser Rose dieselbe sehr gut zu einem höheren systematischen Wert berechtigen. REHDER und WILSON (1915) schreiben: «With its large pale pink flowers and large leaves this form looks very distinct

from the type». Die Rose gehört auch einer anderen der Artentypen ALMQUIST's an als die typische *Moyesii*, was diesem Forscher Anlass gegeben hat, die neue Art *roseo-Moyesii* aufzustellen. Nach ALMQUIST sind mehrere meiner in Kew fixierten chinesischen Rosen dieser neuen aber noch nicht beschriebenen Spezies als Abänderungen einzureihen. Ich habe oben einige solche diploide Formen erwähnt und in dem folgenden werden einige zu derselben Spezies gestellte tetraploide Rosen beschrieben werden.

119. *R. Davidi* CRÉP. (Kew: *R. Dav.* China 1063 a W. 291—09 Arn. Arb.) Nr. 1063 Wilson stammt nach Pl. Wils. II 1915 p. 322 aus Westl. Szechwan. ALMQUIST det. *R. roseo-Moyesii* ALMQ. **Davidi* (CRÉP.) AT. comb. nov. Metaphasenplatten der homotypen Teilung mit 14 Chromosomen.

Dieses Individuum stimmt recht gut mit der Beschreibung CRÉPINS (Prim. S. 260) von *R. Davidi* überein. Der Autor will diese Art der Sektion, der *Systylae* einreihen, da die Griffel sehr lang sind, «formant au dessus du disque une colonne épaisse égalant environ les étamines». Auch das vorliegende Spezimen zeigt eine dichtbehaarte Griffelsäule, die bis zur Decke der Knospe hinaufreicht, Fig. 8 a (ausgeschlagene Blüten habe ich nicht). Haben wir es also hier mit einer der *Systylae* angehörenden Spezies zu tun, so wäre es die einzige untersuchte tetraploide Pflanze dieser Sektion. FOCKE (in DIELS 1901 S. 406) zählt aber *Davidi* »nach der gesamten Tracht« zu der Reihe der *Cinnamomeae*. Auch von REHDER und WILSON und von ROLFE wird sie in diese Sektion gestellt. Ich behandle hier die Spezies unter der letzteren Überschrift nicht wegen der Chromosomenzahl sondern weil ich die Pflanze in der Darstellung von den folgenden Formen, die sich äusserlich der vorhandenen sehr nahe anschliessen, nicht trennen will.

120. *R. Davidi* CRÉP. (Kew: *R. Dav.* China. — Ein grosser Strauch mitten an der nördlichen Seite des Rosetums). ALMQUIST det. *R. roseo-Moyesii* **Davidi*. In verschiedenen Stadien der meiotischen Teilungen stellte sich 14 als die haploide Chromosomenzahl heraus. Fig. 9 c zeigt eine Metaphasenplatte der homotypen Teilung.

Dieses Spezimen stimmt im grossen und ganzen mit dem vorigen überein. Die Abweichungen bestehen darin, dass die Form der Nebenblätter eine andere ist, die letzteren ganz kahl (bei Nr. 119 am Rande gewimpert), die behaarten Blütenstiele drüsenlos (bei Nr. 119 mit Stieldrüsen), der Kelchbecher und die Kelchblätter am Rücken kahl und drüsenlos sind. (Bei Nr. 119 sind der Kelchbecher und die Kelchblätter dicht, aber kurz, stieldrüsiger, die letzteren ausserdem mit vereinzelter gelben Stachelborsten). Die Griffel bilden auch hier eine verlängerte, behaarte Säule, die jedoch (in drei geöffneten Knospen) nicht völlig so lang erscheint als bei der vorigen Form (Fig. 8 b). Ich glaube, dass wir es hier mit einer völlig drüsenlosen Abänderung der *R. Davidi* zu tun haben.

121. *R. setipoda* HEMS. & WILS. (Kew: *R. Davidi* var. *elongata*. China. 1126. W. Arn. Arb. 154—09). ALMQUIST det. *R. (Rufulae, Glareic. gl.) bi-Davidi* AT. n. spec. (nicht beschrieben). — Diakinesen mit 14 Doppelchromosomen.

R. Davidi var. *elongata* REHDER & WILSON ist nach Pl. Wils. II, 1915 S. 323 zum Teil auf der vorliegenden Rasse, Nr. 1126 Wilson (aus Westl. Szechwan) gegründet, und der Mutterstrauch ist als Typus der neuen Varietät

angegeben. Indessen dürfte diese Form keine *Davidi* sein. Wie oben erwähnt, ist die lange Griffelsäule eines der wesentlichen Merkmale der CRÉPIN'schen Art. Bei vorliegendem Individuum sind aber die Griffel sehr kurz (Fig. 8 c). Übrigens unterscheidet es sich von den vorhergehenden zwei Spezimen der *R. Davidi* durch folgende Merkmale: Der Blütenstand ist wenigblütig, während die letzteren reichblütige Blütenstände (15—20 Blüten) haben. Der Blattstiel ist fast unbehaart aber dicht mit langen Stieldrüsen bekleidet [bei den vorigen Spezimen mit kurzen Stieldrüsen (Nr. 119) oder (Nr. 120) drüsenlos und weichhaarig]. Die Nebenblätter und Hochblätter haben unterseits und am Rande zahlreiche Drüsen (bei den vorigen drüsenlos). Die Blütenstiele sind lang (15—20 mm), mit langgestielten (1 mm) Drüsen. Noch länger (bis auf 2 mm) gestielte Drüsen finden sich am Kelchbecher und an den Kelchblättern, wo auch eine geringe Anzahl gelber, drüsenloser Stacheln vorkommen. In allen diesen Merkmalen besonders in den kurzen Griffeln und den langen Stieldrüsen

der Blütenstiele zeigt aber die Pflanze grosse Übereinstimmung mit meinem *setipoda*-Spezimen aus demselben Garten.

122. *R. setipoda* HEMSLEY & WILSON. (Kew: *R. setipoda*, China. 437—05. Herb:m). ALMQUIST det. *R. roseo-Moyesii* **Davidi*. In Fig. 9 d wird eine Metaphasenplatte der heterotypen Teilung mit 14 Chromosomen abgebildet. Die für die vorige Form gegebene Beschreibung gilt auch für diese (vgl. Fig. 8 d); einige andere Merkmale sind unter Nr. 178 erwähnt. Ich habe ein anderes, demselben Verwandtschaftskreis angehörendes Individuum aus Kew untersucht, das sich aber als hexaploid herausgestellt hat (Nr. 178).

Fig. 8. Blütenknospen. a *Davidi* Nr. 119.
b *Davidi* Nr. 120. c *setipoda* Nr. 121.
d *setipoda* Nr. 122.

123. *R. bella* REHDER & WILSON var. *Wulffii* nov. China: Prov. Shansi (H. B.: *R. spec.* China. W. Shansi 1911. T. WULFF). Der jetzt etwa 1,5 m hohe Strauch ist aus Samen erzogen worden, die von dem vorstorbenen schwedischen Botaniker Dr. THORILD WULFF gesammelt wurden. ALMQUIST det. *R. webbiana* **Wulffii* n. subspec. (nicht beschrieben). Die gewöhnliche kleinblättrige Form von *webbiana* wurde oben (Nr. 51) als diploid angegeben. Die letztere Spezies hat ihre Heimat in den westlichen Teilen von Himalaya und Tibet und ist noch nicht in China getroffen worden. In Prov. Shansi in China ist aber eine Rose gefunden, die unter dem Namen *R. bella* beschrieben worden ist (Plantae Wilsonianae II, S. 341, 1915). Mit der Beschreibung derselben stimmt die vorliegende, aus derselben Provinz stammende Form sehr nahe überein. Sie unterscheidet sich von *bella* hauptsächlich durch ihre grösseren, oben dunkelgrünen, unten am Mittelnerv schwach behaarten Blättchen. $2 \times = 28$.

R. bella var. *Wulffii* nov. var. Differt a typo foliis majoribus petiolo incluso 8—16 cm longis, foliolis 2—3,5 cm longis et 2—3 cm latis, supra atro viridibus, subtus ad costam mediam sparse pilosis.

124. *R. multibracteata* HEMS. et WILS. (Kew: *R. multibr.* China. 1055 W. 204—13 Glasned?). Nr. 1055 Wilson stammt nach Pl. Wils. II, 1915 S. 328 aus Westl. Sze-tschwan. ALMQUIST det. *webbiana*. *R. multibracteata* ist auch von ihren Autoren als mit *webbiana* verwandt bezeichnet. In der Telophase der zweiten Teilung 14 Chromosomen.

125. *R. pendulina* L. Syn. *R. alpina* L. Hochgebirge Mitteleuropas, Balkan-Halbinsel, Spanien (H. B.: U 62). ALMQUIST confirm. In verschiedenen Stadien der Pollenentwicklung wurde die generative Chromosomenzahl auf 14 festgestellt. Fig. 9 i zeigt eine Metaphasenplatte der homotypen Teilung. $2x = 28$.

126. *R. pendulina* L. det. ALMQUIST (H. B.: U 49). Weicht vom vorigen Individuum durch kugelige Scheinfrüchte und rot überlaufene Nebenblätter ab. $2x = 28$.

127. *R. pendulina* L. (Uppsala: *R. p.*). Confirm. ALMQUIST. $x = 14$ (Diakinesen); $2x = 28$.

128. *R. pendulina* L. (Kopenhagen: *R. alpina*). ALMQUIST confirm. $2x = 28$.

129. *R. pendulina* L. var. *pyrenaica* SER. (Christiania: *R. alpina*). ALMQUIST det. *R. pend.* $2x = 28$.

130. *R. pendulina* L. det. ALMQUIST (Kew: *R. acicularis* var. *nipponensis*. Japan). Der Strauch wächst im Garten neben *R. turbinata*. Das Material wurde an dem grössten zweier benachbarter Individuen gesammelt. Ist nach ALMQUIST reine *pendulina*, nicht die von ihm als Abänderung dieser Spezies (nicht der *acicularis*) betrachtete *nipponensis*. Das Spezimen hat nicht die sehr dichte Bewaffnung der *R. nipponensis*; an dem gepressten Blütenzweig ist nur ein einziger Stachel zu sehen. $x = 14$ (Diakinesen).

131. *R. blanda* AIT. Nordamerika. Syn. *R. Solandri* TRATT., *R. blanda* var. *pubescens* CRÉP. (H. B.: U. 14). ALMQUIST det. *R. acicularis*. Im H. B. finden sich mehrere ungefähr zwanzigjährige Gebüsche von einer dem Formenkreise der *R. blanda* angehörenden Rose. Es sind 1—1,5 m hohe Individuen mit zahlreichen, stark verzweigten Stämmen, die von einer weit kriechenden unterirdischen Grundachse ausgehen. Stachelborsten kommen in grösserer Menge nur am unteren Teile der blütentragenden Jahrestriebe vor; oft sind die Zweiglein nahezu vollständig unbewaffnet. Die Blättchen, gewöhnlich zu 7—9, sind verkehrt-eiförmig, unten feinbehaart und blassgrün; Blütenstand mehrblütig, endgestellt aber bald von sekundären blättertragenden Achsen überflügelt; Blüten hellrosa; Scheinfrucht kahl, rundlich, mit ausgebreiteten bis aufgerichteten Kelchzipfeln. Bei dem vorliegenden Spezimen wurde in verschiedenen Stadien der Reduktionsteilung der Embryosackmutterzelle die haploide Chromosomenzahl 14 getroffen.

132. *R. blanda* AIT. (H. B.: O 30). ALMQUIST det. *acicularis*. Dieses Spezimen ist ein anderes der erwähnten Individuen. In verschiedenen Stadien der meiotischen Teilungen wurde die haploide Chromosomenzahl 14 getroffen. Fig. 9 e zeigt eine Platte einer späten, regelmässigen Anaphase der heterotypen Teilung. In einigen PMZ dieses Stadiums wurden 1—2 verspätete Chromosomen beobachtet. In Fig. 9 f findet man deren zwei, die sich schon in dieser Teilung längsgespaltet haben. In der betreffenden Figur kommen nicht alle an die Pole

gelangten Chromosomen zum Vorschein; die übrigen liegen in einem anderen Schnitt. Wahrscheinlich ist einem solchen Falle eine Schwächung der Affinität zwischen den Chromosomen eines Paares vorangegangen. Diakinesekerne mit 13 Gemini und 2 univalenten Chromosomen kommen auch tatsächlich vor. Auch in späteren Stadien ist der Chromosomenmechanismus in einer nicht geringen Anzahl PMZ etwas gestört. Verspätung einiger der Chromosomen trifft auch

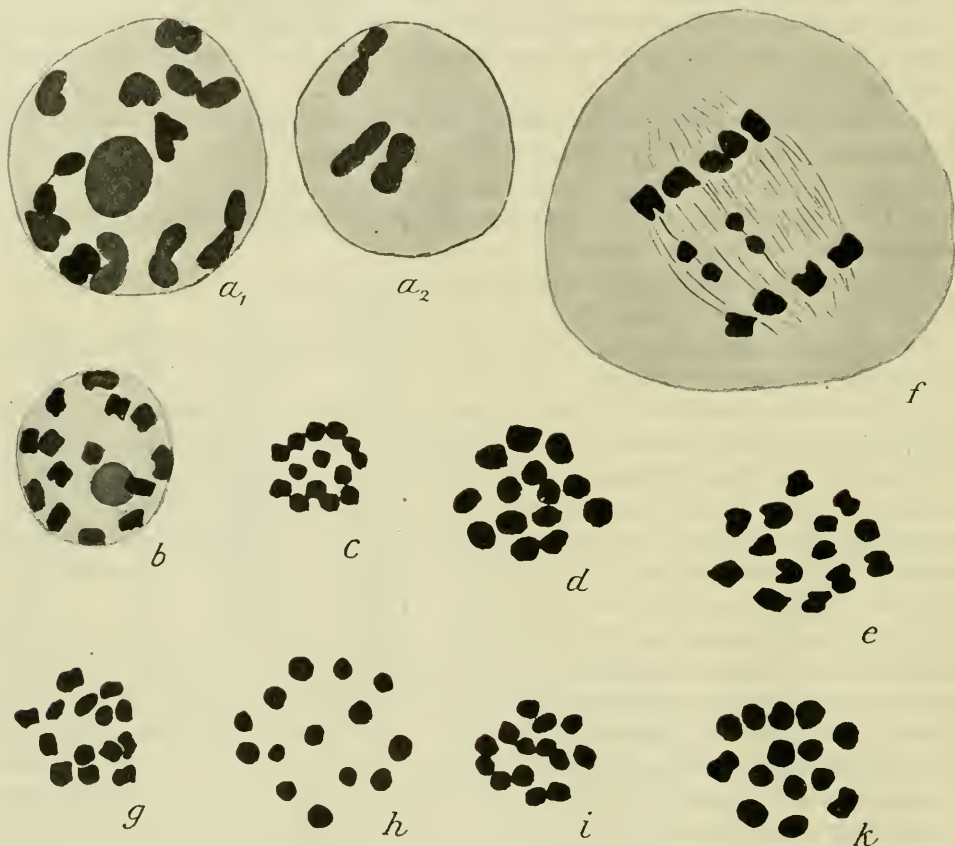


Fig. 9. Tetraploide Spezies. *a1— a_2 lucida*, Diak. *b damascena* var. *trigintipetala*, Interkinesekern. *c Davidi*, Metaphase der 2. Teilung. *d setipoda*, Metaphase der 1. Teilung. *e—f blanda*, *e* Anaphasenplatte der 1. Teilung. *f* Teil einer heterotypen Spindel mit halbierten Einzelchromosomen. *g fedtschenkoana*, Telophasenplatte nach der 1. Teilung. *h «Persian Yellow»*, Anaphasenplatte der 1. Teilung. *i pendulina*, homotype Metaphase. *k pimpinellifolia*, heterotype Metaphase.

nicht selten in der zweiten Anaphase und Telophase ein. Die isolierten Chromosomen und Chromosomengruppen geben zur Entstehung von kleinen Sonderkernen Anlass. Diese werden entweder mit eigener Exine ausgerüstet oder in einer grösseren Pollenzelle eingeschlossen. Ob diese Unregelmässigkeiten möglicherweise auf äussere Einflüsse zurückzuführen sind — die Knospen wurden nämlich bei einer zufälligen Wiederholung des Blühens am Ende der Vegetationsperiode fixiert (24. Sept. 1917) — oder einer eventuellen Hybridität des Individuums zugeschrieben werden kann, ist schwer zu sagen. Leider bin ich

noch nicht in der Lage gewesen, eine Vergleichung mit der Pollenentwicklung während der normalen Blütezeit anzustellen.

133. *R. suffulta* GREENE. Nordamerika. Syn. *R. blanda* var. *setigera* CRÉP., *R. pratincola* GREENE. In der Litteratur häufig als *R. arkansana* bezeichnet (H. B.: U. 11). ALMQUIST det. *R. acicularis*. Dieses Individuum ist den vorigen recht gleich aber weicht von denselben u. a. in folgenden Punkten ab: der Strauch, obgleich von demselben Alter, niedriger, ca. 8 dm hoch; die zahlreichen Stämme, die auch hier von einer kriechenden Grundachse ausgehen und häufig nahezu bis zum Grunde wegsterben, sind in ihrer gesamten Länge von Stachelborsten dicht bekleidet; Blätter stärker glauzescent, auch oben graulich; Scheinfrüchte weichstachelich—drüsig, rundlich—birnenförmig; der häufig endgestellte Blütenstand oft sehr reichblütig. — In den Telophasenkernen der heterotypen Teilung finden sich 14 Chromosomen.

134. *R. suffulta* GREENE (Kew: *R. pratincola*. 47—01 Bush). *R. pratincola* = *suffulta*. ALMQUIST det. *R. carolina* **hirti-Enandri* AT. n. subsp. Da das gepresste Material sehr unvollständig ist, wage ich keine eigene Ansicht über die Bestimmung zu äussern: Unterscheidet sich von dem vorigen Individuum u. a. durch spärlichere Bewaffnung und sehr breite Blättchen; gehört jedoch wahrscheinlich demselben Verwandtschaftskreise an. $2x = 28$.

135. *R. fedtschenkoana* REGEL. Turkestan (H. B.: *R. f.*). Nach ALMQUIST ist diese Species, nach meinem gepressten Material zu urteilen, als die Hybride *acicularis* $\times$ *cinnamomea* zu deuten. Dazu ist zu bemerken, dass *acicularis* oktoploid, *cinnamomea* diploid ist. Das vorliegende und das folgende Spezimen sind typische *fedtschenkoana*-Individuen. Die haploide Chromosomenzahl 14 wurde in verschiedenen Stadien der Reduktionsteilung getroffen.

136. *R. fedtschenkoana* REGEL (Kew: *R. f.* 91—00. Smith. Newry). ALMQUIST det. *acicularis* $\times$ *cinnamomea*. $x = 14$ (verschiedene Stadien der Meiosis). Fig. 9 g zeigt eine heterotype Telophasenplatte mit 14 Chromosomen.

Sect. *Pimpinellifoliae* DC.

Alle untersuchten, der Spezies *pimpinellifolia* angehörenden Formen haben sich als tetraploid herausgestellt. Derselben Sektion wird auch die (1905) von HEMSLEY beschriebene *R. Hugonis* aus China eingereiht, die, wie oben erwähnt (S. 114), nur diploid ist. Noch einige asiatische Arten werden gewöhnlich zu dieser Sektion gestellt, z. B. *R. Ecae* AIT., die sich ebenfalls als diploid erwiesen hat (Nr. 72).

137. *R. pimpinellifolia* L. Europa, Westasien. Syn. *R. spinosissima* L. (Kew: *R. spinosissima*. Europe & Siberia. 24?—02. Paris). Confirm. ALMQUIST. Das Individuum gehört nach der KELLER'schen Gruppierung der Abänderungen dieser vielgestalteten Spezies (1900 S. 310) der Formengruppe *typica* an: Blütenstiele ohne Stieldrüsen, Zahnung einfach. Das Spezimen hat die Kronblätter im Knospenstadium rötlich überlaufen. $x = 14$ (Diakinesen). Auch BLACKBURN und HARRISON (1921) haben bei dieser Spezies die Chromosomenzahl gezählt.

138. *R. pimpinellifolia* L. Confirm. ALMQUIST (Kew: *R. pendulina*). Nach dem Katalog über das Kewer Arboretum bezieht sich der Name *R. pendulina* L. hier auf den Bastard *pendulina* $\times$ *pimpinellifolia*. Das Spezimen ist dem vorigen sehr gleich, gehört den *Typicae* an und hat auch rötliche Blütenknospen. Diakinesen mit 14 Doppelchromosomen.

139. *R. pimpinellifolia* L. Confirm. ALMQUIST (Kopenhagen: *R. p.*). Ist var. *typica* CHRIST. Blüten weiss? $2x = 28$. An der abgebildeten Platte (Fig. 7 f) kommt die in den somatischen Metaphasen bei Rosen häufig zutage-tretende paarige Anordnung vieler Chromosomen recht deutlich zum Vorschein.

140. *R. pimpinellifolia* L. Confirm. ALMQUIST (Kew: *R. spinosissima* var. *fulgens*). Gehört den *Typicae* an. Blütenknospen mit rosafarbenen Kronblättern. $x = 14$ (Diakinesen).

141. *R. pimpinellifolia* L. confirm. ALMQUIST (Kew: *R. spinosissima* var. *lutea*). Ist eine Form der Gruppe *Typicae* mit einfachen gelben Blüten. In den Diakinesekernen 14 Chromosomenpaare.

142. *R. pimpinellifolia* L. det. ALMQUIST (Kopenhagen: *R. spinosissima* *luteo-alba*). Gehört den *Typicae* an und hat gelbe, gefüllte Blüten. $2x = 28$.

143. *R. pimpinellifolia* L. var. *Ripartii* (DÉGL.) R. KELLER (H. B.: U. 60). ALMQUIST det. *R. p.* In den Diakinesekernen treten gewöhnlich 14 Gemini auf. In einigen Kernen konnten nur 13 Gemini aber ausserdem 2 Einzelchromosomen gefunden werden. Hier war also die Affinität bei einem Paare abgeschwächt. Fig. 9 k zeigt eine heterotype Metaphase mit 14 Doppelchromosomen.

144. *R. pimpinellifolia* L. var. *Ripartii* (DÉGL.) R. KELLER (Kopenhagen: *R. myriacantha* DC.) Almquist det. *R. myriacantha*. Das Spezimen weicht von var. *myriacantha* (DC.) LOISL. darin ab, dass die Blättchen, wie bei var. *Ripartii*, nur auf dem Mittelnerv Subfoliadrüsen haben; indessen ist die Unterseite etwas haarig. 14 Chromosomen wurden in der Spindel der ersten Teilung des jungen Pollenkornkernes getroffen.

145. *R. pimpinellifolia* L. var. *Ripartii* (DÉGL.) R. KELLER (Kopenhagen: *R. lutea*). Almquist det. *R. Eglanteria* L. Stacheln und Blätter der *pimpinellifolia*; einfache, gelbe Blüten. $2x = 28$. Unter den jungen Mikrosporen sind Zwergzellen nicht selten zu beobachten. Die Pollenentwicklung wurde nicht studiert.

146. *R. pimpinellifolia* L. var. *hispida* (SIMS) KOEHNE. Syn. *R. lutescens* PURSH. (Kopenhagen: *R. lutescens* PURSH.). ALMQUIST det. *R. p.** *lutescens*. $2x = 28$.

Sektion *Luteae* CRÉP.

Zu dieser Sektion werden gewöhnlich nur folgende zwei Spezies gestellt:

147. *R. lutea* MILL. Vorderasien. Syn. *R. Eglanteria* L. Das Material stammt von der häufig kultivierten var. *punica* (MILL.) KELLER (Syn. *R. bicolor* JACQ.) (H. B.). ALMQUIST det. *Eglanteria* var. *bicolor*. $2x = 28$. Das Verhalten der Chromosomen während der Tetradenteilung wurde nicht untersucht. Die Mehrzahl der ein wenig herangewachsenen Makrosporen zeigte aber deutliche Anzeichen der Degeneration. Neben einer geringeren Anzahl

gesunder Pollenzellen kamen deformierte Riesenzellen und Zwergzellen vor; die Mikrosporen hatten zum grossen Teil einen degenerierten Inhalt oder sie waren nahezu völlig leer. Auch andere Formen der *lutea* scheinen von mangelhafter Ausbildung des Pollens charakterisiert zu sein. Bei einer in Deutschland verwilderten Rasse fand SCHWERTSCHLAGER (1910 S. 25) bei Untersuchung des frischen Pollens nur ca. 5 % der Pollenkörner normal ausgebildet. Auch CRÉPIN fand bei einer Form aus Turkestan sehr schlechten Pollen und er hält es nicht für ausgeschlossen, dass die nahezu immer völlig unfruchtbare *lutea* einen Bastard der *R. hemisphaerica* mit einer Rose der *Pimpinellifolia*-Sektion darstellt. Dazu ist hier nur zu bemerken, dass *pimpinellifolia* und die nachfolgende Form der *hemisphaerica* auch tetraploid sind.

148. *R. lutea* MILL. var. *punicea*. (Uppsala: *R. l.* var. *punicea*) ALMQUIST det. *R. Egl.* var. *bicolor*. $2x = 28$.

149. *R. hemisphaerica* HERRM. Vorderasien. Syn. *R. sulphurea* AIT. (H. B.: U 9). Confirm. ALMQUIST. Dieses Spezimen ist die gewöhnliche, gefüllte Gartenrose, die als «Persian Yellow» bezeichnet wird. Diese Form wird von einigen Autoren zur *lutea* gestellt, von anderen (KOEHNE, KELLER) zur *hemisphaerica*. Sie scheint jedoch nicht typische *hemisphaerica* zu sein, da die Stacheln nicht gekrümmt, sondern von demselben Aussehen wie bei *lutea* var. *punicea* sind. In den Diakinesen wurden 14 Gemini getroffen. $2x = 28$.

In Übereinstimmung mit dem Verhalten bei manchen anderen Gartenrosen mit gefüllten Blüten treten bei dieser Rose während der Pollenentwicklung Unregelmässigkeiten auf. Eine solche Abnormität ist die erheblich verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeit benachbarter Pollenmutterzellen in gewissen Pollenfächern. In einem Pollenfache, wo die meisten PMZ bereits die homotype Teilung durchgemacht und die entstandenen Tetradenkerne das Ruhestadium nach derselben erreicht hatten, sah ich z. B. auch PMZ, welche sowohl Metaphasen der homotypen Teilung als auch Diakinesen zeigten. Ich habe, wie oben erwähnt (S. 106), bei *R. chinensis* f. *viridiflora* dieselbe Abnormität getroffen. Wahrscheinlich ist diese nicht immer direkt auf die Störungen zurückzuführen, welche durch die partielle petaloide Umbildung zahlreicher Staubblätter die Pollenentwicklung treffen. Man könnte auch denken, dass eine nachweisbare oder mutmassliche Hybridität solcher gefüllten Gartenformen Schuld daran wäre. In anderen Fällen könnten vielleicht ungünstige äussere Verhältnisse dieselbe Erscheinung hervorrufen. Man begegnet bei diesem Spezimen auch anderen Unregelmässigkeiten in der Pollenentwicklung. Wie bei *lutea* var. *punicea* konnten auch bei dieser Rose in vielen Pollenfächern deutliche Anzeichen einer starken Degeneration des Inhalts beobachtet werden. Die jungen Mikrosporen hatten oft eine unregelmässige Gestalt, und zuweilen lagen die vier Tetradenkerne auf einem Haufen mitten in der PMZ. In vielen Fällen konnte sicher festgestellt werden, dass solche Abnormitäten eben in petaloiden Staubblättern auftraten. Es gab aber auch Pollenfächer, wo die Tetraden und jungen Mikrosporen normal ausgebildet zu sein schienen. Eine andere Unregelmässigkeit, die in dieser Gattung gleichfalls bei Gartenbastarden am häufigsten auftritt, nämlich das Vorkommen von zwei gleichgrossen Samenanlagen in demselben Fruchtknoten, schien bei diesem Spezimen sehr allgemein vorzukommen. VUILLEMIN (1893 S. 252) hat über das Auftreten solcher

«carpelles biovulés» bei einigen Gartenrosen berichtet. Bei zahlreichen anderen *Rosa*-Formen, sowohl Gartenrosen als auch Wildrosen, habe ich dieselbe Erscheinung beobachtet.

150. *R. hemisphaerica* HERRM. «Persian Yellow» (H. B.: *R. lutea*. Persian Yellow. 1916). ALMQUIST det. *R. Eglanteria*. In der heterotypen Teilung wurde die haploide Zahl auf 14 festgestellt. Figur 9 h stellt eine Anaphaseplatte dar. Unregelmässigkeiten von derselben Art, die für das vorige Spezimen angegeben wurden, konnten auch bei dem vorhandenen beobachtet werden, z. B. die ungleiche Entwicklungsgeschwindigkeit der PMZ in demselben Fach (Spireme, Diakinesen, Metaphasen und Interkinesen) und das Vorkommen von zwei Samenanlagen in demselben Fruchtknoten.

Tetraploide Bastarde mit 14 Gemini.

Bastarde der *R. gallica*.

Verbindungen der *gallica* mit *chinensis*.

Die als Remontanten bezeichneten Gartenrosen sollen nach Angaben in der Litteratur aus Kreuzungen zwischen *gallica*-Formen und *chinensis*-Formen hervorgegangen sein und sind somit Sektionsbastarde. Die vier von mir untersuchten Arten dieser Rosengruppe sind tetraploid. Da, wie oben erwähnt ist, alle auf die Chromosomenzahl geprüften *gallica*-Formen sich als tetraploid herausgestellt haben, und da von *chinensis* ausser diploiden und triploiden auch tetraploide Rassen existieren (vgl. S. 121), ist es keineswegs überraschend, bei Abkömmlingen von *chinensis* × *gallica*-Bastarden derselben Chromosomenzahl zu begegnen.

Eine zytologische Untersuchung von Gartenrosen, die als Resultat einer grossen Anzahl von Kreuzungen hervorgegangen sind, könnte von vornherein als recht interessant erscheinen, auch wenn, wie hier unzweifelhaft der Fall ist, die Erzeuger der fraglichen Bastarde dieselbe Chromosomenzahl gehabt haben. Hat die starke Hybridität auf die Teilungen der Pollenmutterzellen, auf die Affinität und Verteilung der Chromosomen irgendeinen störenden Einfluss ausgeübt? Im grossen und ganzen ist bei den untersuchten Formen der Teilungsverlauf nicht im höheren Grade von den vielfachen Bastardierungen beeinflusst, was auch mit der offenbaren Fertilität solcher Gartenrosen in Übereinstimmung steht. Indessen erhellt aus einem näheren Studium der verschiedenen Teilungsphasen, dass bei einigen Rassen Unregelmässigkeiten auftreten können, die möglicherweise auf die Hybridität zurückzuführen sind.

151. «Fisher and Holmes». Remontante, hergestellt 1865. Bei dieser Remontantenhybride findet man sehr häufig Abweichungen von dem normalen Reduktionsschema, nämlich eine Schwächung der Affinität zwischen den Partnern einzelner Chromosomenpaare. Man trifft nämlich nicht nur Diakinesekerne, die 14 Doppelchromosomen zeigen, sondern auch solche, wo die Anzahl der Gemini eine niedrigere ist. In dem letzteren Falle enthalten die Kerne statt dessen eine Anzahl ungepaarter Chromosomen. Die Schwächung der Chromosomenbindung ist in verschiedenen Kernen verschieden weit gebracht. Folgende

Fälle sind beobachtet worden: 13 Gemini + 2 univalente, 12 Gemini + 4 univalente und 11 Gemini + 6 univalente Chromosomen. In Fig. 10 a wird eine Diakinese* abgebildet, wo die Bindung nahezu durchgängig ist. Nur die Partner eines Paares liegen ein wenig auseinander. Diese Erscheinung, dass die Elemente einzelner Paare nur unbedeutend von einander entfernt sind, ist sehr häufig. Es scheint in diesem Falle, als ob die Bindung sehr schwach wäre oder zurückginge. In dem Kern, den Fig. 10 b veranschaulicht, sind die Paarlinge von drei Paaren ziemlich weit von einander abgelegen, so dass man den

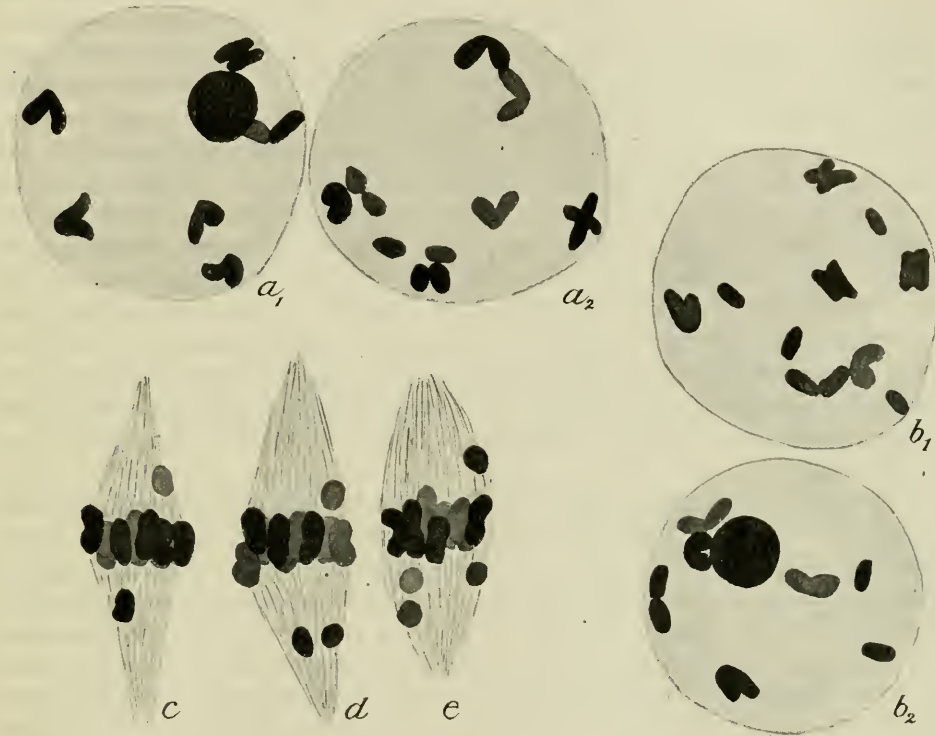


Fig. 10. «Fisher and Holmes», Remontante. *a1*—*a2* Diakinese mit 2 Einzelchromosomen. *b1*—*b2* Diakinese mit 6 Einzelchromosomen. *c*—*e* heterotype Metaphasenspindeln mit ausserhalb der Platte liegenden Einzelchromosomen.

Chromosomensatz hier als 11 Gemini und 6 Einzelchromosomen auffassen kann. Noch deutlicher als im Diakinesestadium tritt die abgeschwächte Bindung in der Metaphase hervor. Fig. 10 c—e zeigen einige Spindeln in Seitenansicht, wo sich 2—4 univalente Chromosomen, in verschiedener Weise gruppiert, ausserhalb der Platte befinden. Ich habe 100 Spindeln der heterotypen Metaphase durchmustert, um darüber Auskunft zu bekommen, in wie vielen von denselben ungepaarte Chromosomen ausserhalb der Äquatorialebene auftreten. Das Resultat wird in folgender kleiner Tabelle veranschaulicht:

Anzahl univalente Chromosomen							
ausserhalb der Äquatorialebene:							
	0	1	2	3	4	5	6
Anzahl der Spindeln	31	22	35	3	8	0	1

In den Fällen, wo 1 und 3 Chromosomen in der Peripherie der Spindel beobachtet wurden, gab es wahrscheinlich noch ein ungepaartes Chromosom, das zufälligerweise unter den Gemini im Äquator versteckt lag und daher schwer zu entdecken war. Wie aus der Tabelle ersichtlich, ist die Anzahl augenscheinlich regelmässiger Spindeln weniger als ein Drittel. In mehr als 50 % der Fälle geht die Affinität den Partnern nur eines der Paare vollständig ab.

Ist nun dieses Auftreten univalenter Chromosomen während des Metaphasenstadiums von weiteren Komplikationen in dem Teilungsverlauf begleitet? Dass dies nicht bei allen Pflanzen unbedingt der Fall wird, hat HOLMGREN an *Erigeron macranthus* und *E. cfr. annuus* gezeigt. Die erstgenannte Art gleicht vorliegender Gartenrose in der starken Beschränkung der Anzahl univalenter Chromosomen, bei der letzteren kommen deren eine ganze Menge vor. Die Metaphasen bei diesen Kompositen sind von demselben Aussehen wie bei meiner Remontante. Auch die Anaphasenstadien bieten denselben Anblick dar. Verspätete Chromosomen kommen demnach nicht selten vor. Bei den *Erigeron*-Arten werden jedoch diese in die Tochterkerne aufgenommen, und der weitere Teilungsverlauf ist ganz regelmässig. Ich habe übrigens in meinem *Rosa*-Material eine pentaploide Hybride, die sich oft ähnlich verhält, nämlich Nr. 274. Bei «Fisher and Holmes» findet man dagegen nicht selten noch im Interkinesestadium verspätete, univalente Chromosomen ausserhalb der Tochterkerne. Einige derselben haben in diesem Stadium eine Längsspaltung erfahren. Die homotype Teilung wurde nicht studiert. Das endgültige Resultat der erwähnten Unregelmässigkeiten in dem Teilungsmechanismus ist die Entstehung von Zwergkernen.

Da solche Unregelmässigkeiten, die also eine Ausschaltung einiger Chromosomen während der Reduktionsteilung herbeiführen, auch bei anderen untersuchten Gartenrosen vorkommen, scheint es nicht unwahrscheinlich, dass es unter den Hunderten von kultivierten, den Gruppen der Remontanten und Teehybriden angehörenden Gartenrosen viele gibt, die von Sexualzellen erzeugt sind, deren Chromosomenzahl nicht gerade 14 sondern eine niedrigere Anzahl war. Die somatische Chromosomenzahl dieser Formen würde dann eine andere als 28 sein, z. B. 27. 26 o. d. Solche Sorten, deren Existenz als sehr wahrscheinlich erscheint, könnten als aneuploide Formen bezeichnet werden (siehe S. 234). Unter den kultivierten Hyazinthen sind von DE MOL (1921) zahlreiche Rassen mit abweichenden Chromosomenzahlen nachgewiesen worden.

Was die Ursache der bei der vorhandenen Sorte beobachteten Störungen im Teilungsmechanismus betrifft, liegt es am nächsten, sie auf die hybride Natur dieser Gartenrose zurückzuführen. Diese Erklärung ist jedoch gar nicht als sicher zu betrachten, denn einerseits gibt es reine Arten, bei denen ähnliche Unregelmässigkeiten zum Vorschein kommen können vgl. BEER (1921), und andererseits findet man auch Gartenrosen, die als Produkte mehrmaliger Kreuzungsprozesse entstanden sind, aber deren Teilungen sich in den weitaus meisten Fällen normal vollziehen. Man könnte auch die Störungen als durch die Kultur oder andere äussere Einflüsse hervorgerufen ansehen (vgl. BEER 1921). Aber auch für diese Erklärung steht der Beweis noch aus. Manche verwandte Gartenrosen, bei denen die Meiosis keine oder nur unbedeutende Störung erleidet, sind ja Aussenbedingungen derselben Art ausgesetzt. Ich will die betreffende

Frage auf Grundlage des untersuchten spärlichen Materials nicht zu entscheiden versuchen. Dazu wären ausserdem Experimente erforderlich. Es ist sogar möglich, dass die hier bei verschiedenen Gartenrassen erwähnte Verschiedenheit in bezug auf das Vorkommen von Unregelmässigkeiten während der Meiosis erheblich geringer hervorträte, wenn ein grösseres Material untersucht würde. Ich glaube schon jetzt beobachtet zu haben, dass der Grad der Störungen in verschiedenen Pollenfächern und Staubblättern schwankt. Es verdient hier nur bemerkt zu werden, dass die betreffenden Unregelmässigkeiten in normalen, nicht in petaloiden Staubblättern gefunden wurden.

152. «Ulrich Brunner fils.» Remontante, hergestellt 1881. Bei dieser Form findet man Unregelmässigkeiten von derselben Art wie bei «Fisher and Holmes». In den Anaphasen sind verspätete Chromosomen häufig, und Zwergkerne kommen auch nicht selten vor. Die Chromosomenzahl ist ziemlich sicher 28. Mit absoluter Bestimmtheit konnte die Zahl nicht festgestellt werden, da die Chromosomen nicht gut fixiert waren, und deshalb der Unterschied zwischen den bivalenten und den univalenten Chromosomen nicht genügend klar hervortrat. Mehrere Fälle des Vorkommens von zwei Samenanlagen wurden beobachtet. Eine andere Anomalie zeigte ein Staubbeutel, der mit zwei Pollenfächern und einer wohl ausgebildeten Samenanlage versehen war. Bei *R. arvensis* hat MASTERS (1867) eine ähnliche Missbildung gefunden, aber hier waren es Fruchtknoten, die sowohl mit Samenanlagen als auch mit Antheren ausgerüstet waren. Dieselbe Erscheinung ist auch von mir bei einer Teehybride (Nr. 156) beobachtet worden. Bei der vorhandenen Rose wurden auch in einem Pollenfach mehrere PMZ getroffen, die schon im Diakinesestadium zwei oder mehrere Kerne enthielten. Auch heterotype Metaphasen mit zwei Spindeln fanden sich in demselben Fach. Die Entwicklungsgeschwindigkeit der in demselben Pollenfach befindlichen PMZ sind bei dieser wie bei voriger Form sehr verschieden. Benachbarte Kerne können Spireme, Diakinesen und heterotype Metaphasen aufweisen.

153. »Frau Karl Druschki.« Remontante, hergestellt 1901. Ist eine Verbindung «M. de Lyon» × «Mme. Caroline Testout». Die letztere ist eine Teehybride (sich unter Nr. 155). Der Verlauf der Teilungen erfolgt bei dieser Sorte gewöhnlich normal. Die gegenseitige Bindung der Gemini ist in den meisten Diakinese- und Metaphasenkernen durchgängig (Fig. 11 d) oder nur unbedeutend geschwächt. In der heterotypen Spindel sind in der Regel sämtliche Chromosomen in die Platte eingeordnet. Während der homotypen Teilung sind akzessorische Spindeln selten und auch in den Tetraden kommen überzählige Kerne und Zwergmikrosporen nur ausnahmsweise vor.

154. «General Jacqueminot.» Remontante, hergestellt 1852. Somatische Platten 28 Chromosomen.

155. »Gustav Grünewald.« Teehybride, hergestellt 1903. Nach der Gartenliteratur sollen die Teehybriden aus Kreuzungen zwischen Remontanten und Teerosen hervorgegangen sein. Die letzteren gelten gewöhnlich für *chinesis*-Formen. — In Diakinesekernen von der vorhandenen Rasse wurden 14 Gemini beobachtet. Die Metaphasenspindeln der ersten Teilung schienen regelmässig zu sein, und in den Telophasenstadien kommen versprengte Chromo-

somen nur selten vor. Auch die homotype Teilung erfolgt in der Regel normal.

156. Teehybride. Gartenname unbekannt. In Diakinesekernen wurden 14 Doppelchromosomen getroffen. Zwergmikrosporen selten. Ein Fruchtblatt wurde getroffen, das in einem seitlichen Auswuchs am Griffel ein Pollenfach mit PMZ im Diakinesestadium enthielt (vgl. Nr. 152).

Bastard der *gallica* mit *chinensis* und *hemisphaerica* (*lutea*?).

157. »Lyon Rose.« Pernetianarose, hergestellt 1908. Unter den Stammarten der modernen Pernetianarosen befindet sich nach der Litteratur ausser *gallica* und *chinensis* auch *hemisphaerica* (*lutea*?), die letztgenannte Stammart von der oben erwähnten Form »Persian Yellow« repräsentiert. Diese Elternspezies gehören drei verschiedenen Sektionen an. Da auch »Persian Yellow« sich als tetraploid herausgestellt hat (Nr. 149 und 150), ist die bei »Lyon Rose« gefundene somatische Chromosomenzahl 28 auch die erwartete. Mehrere Fälle des Vorkommens von zwei Samenanlagen in demselben Fruchtknoten wurden gefunden.

Bastard der *gallica* mit *chinensis* und *rugosa*.

158. »Konrad Ferdinand Meyer«, hergestellt 1899. Ist die Verbindung («Gloire de Dijon» × «Duc de Rohan») × *rugosa germanica* hort. Fig. 54 c stellt eine somatische Platte in einer Zelle der Scheinfruchtwand mit 28 Chromosomen dar. Unter der Aszendenz dieser wohlbekannten Gartenform finden sich drei Spezies, *chinensis*, *rugosa* und *gallica*, die drei verschiedenen Sektionen angehören. »Gloire de Dijon« ist wie oben erwähnt auch tetraploid; die reine *rugosa* ist dagegen diploid; welche Chromosomenzahl aber die Gartenform *rugosa germanica* hat, weiss ich nicht. In den Tetraden lassen sich sehr häufig Zwergzellen beobachten, was darauf deutet, dass Unregelmässigkeiten während der meiotischen Teilungen vorkommen. Unzweifelhaft haben wir hier, wie bei »Fisher and Holmes«, mit einer partiellen Schwächung der Chromosomenaffinität zu tun.

Andere *gallica*-Bastarde.

159. *R. macrantha* DESP. (Kew: *R. m.* 348—14 I. Smith). Diese in Frankreich gefundene Rose wird gewöhnlich als eine Kreuzung zwischen *gallica* und einer Form der *Caninae*-Gruppe betrachtet. ALMQUIST hat vorhandenes Spezimen als *R.* (Gall.) *francofurtana* × *R. moschata* gedeutet. In einigen somatischen Platten wurden 28 (oder möglicherweise 29) Chromosomen gefunden. In den meiotischen Teilungen können Unregelmässigkeiten von derselben Art wie bei »Fisher and Holmes« beobachtet werden. Das Diakinesestadium wurde nicht studiert. Während der Telophase der heterotypen Teilung kommen verspätete Chromosomen recht häufig zum Vorschein. Es scheint, als ob solche versprengte Chromosomen in der Regel im Äquator der Spindel eine Spaltung erfuhren. Die einander entsprechenden Chromosomen in Fig. 11 c können nämlich wegen ihrer unbeträchtlichen Grösse nicht als verspätete Gemini auf-

gefasst werden. Die grösste Anzahl solcher im Äquator zurückgebliebener längsgespalteter Chromosomen, die beobachtet wurde, war 4. In den Metaphasenplatten der homotypen Teilung findet man oft 14 Chromosomen, aber etwas niedrigere und höhere Zahlen kommen auch vor. In manchen PMZ sind Zwergspindeln zu beobachten. Auch in der homotypen Anaphase können mitunter verspätete Chromosomen gefunden werden. Zwergzellen kommen öfters unter den ordentlichen Tetradenzellen vor. Diese Unregelmässigkeiten sind wohl direkt auf geschwächte Affinität zwischen den Partnern einiger Paare zurückzuführen.

Ist diese Rose als ein F_1 -Bastard einer *Caninae*-Form mit einer *gallica* aufzufassen, muss der in diesem Fall befruchtete Eikern des erstgenannten Erzeugers



Fig. 11. Tetraploide Gartenbastarde. *a* und *b* *Dupontii*, homotype Metaphasen mit einigen frei im Plasma liegenden Chromosomen. *c* *macrantha*, heterotype Telophase mit zwei halbierten Einzelchromosomen. *d* »Frau Karl Druschki«, Diak.

14 Chromosomen gehabt haben, nicht 28 wie gewöhnlich der Fall ist (vgl. *R. damascena*, Nr. 111). Die zytologische Beschaffenheit dieser vorgeblichen *Caninae* $\times$ *gallica*-Hybride ist also von derjenigen von *R. alba*, welche dieselbe Verbindung darstellt, zytologisch sehr verschieden. Die letztere hat, nämlich 14 Gemini und 14 ungepaarte Chromosomen und ist aller Wahrscheinlichkeit nach aus einem von *gallica* befruchteten *Caninae*-Ei mit 28 Chromosomen entstanden. Wäre die vorhandene Rose ein F_2 -Individuum der vermuteten Kreuzung oder eine Rückkreuzung derselben mit *gallica*, müsste bei dem F_1 -Bastard eine Ausschaltung sämtlicher Einzelchromosomen bei der Entstehung der Sexual-

zellen vorkommen können. Die ALMQUIST'sche Deutung des vorliegenden Spezimens als die Hybride *gallica* $\times$ *moschata* stimmt, wenn es die F_1 -Generation darstellen würde, nicht gut mit der tetraploiden Chromosomenzahl, denn die untersuchten *moschata*-Formen haben ja haploid nur 7 Chromosomen.

160. *R. Dupontii* DÉSÉGL. (Kew: *R. D.* Garden origin. *gallica* $\times$ *moschata*) ALMQUIST det. *R.* (Gall.) *francofurtana* $\times$ *R. moschata*. Bei dieser Rose, die auch französischen Ursprungs ist, können in den somatischen Platten 28 Chromosomen gezählt werden. Eine partielle Schwächung der Affinität kann in verschiedenen Stadien der Reduktionsteilung beobachtet werden. In mehreren Diakinesekernen kommen 14 Doppelchromosomen zum Vorschein, aber in anderen finden sich nur 13 oder 12. In den letzteren Fällen tritt eine entsprechende Anzahl univalenter Chromosomen auf. Die heterotype Teilung wurde nicht eingehend studiert. Die Spindel der späten Metaphase zeigen jedoch in Seitenansicht gute Bindung. Eine Platte dieses Stadiums mit 14 Chromosomen wurde gezählt. Mitunter findet man aber auch Spindeln mit einigen ungepaarten Chromosomen. Im Metaphasenstadium der homotypen Teilung kommen in der Mehrzahl der Fälle zwei regelmässige Platten zum Vorschein, aber als ziemlich häufig sind auch solche Kerne zu bezeichnen, wo einige Chromosomen isoliert im Plasma ausserhalb der zwei Spindeln angetroffen werden. In Fig. 11 a finden wir in der Metaphasenplatte nur 13 Chromosomen, aber im Plasma ausserhalb der zwei Spindeln liegen daneben zwei einzelne Chromosomen. Allem Anscheine nach haben wir es hier mit einer späteren Entwicklungsstufe eines solchen Diakineseskerns zu tun, wo die Bindung bei einem Paar geschwächt war. Fig. 11 b zeigt eine PMZ mit 4 solchen ins Plasma ausgestossenen Chromosomen, und die naheliegenden Metaphasenplatten enthalten nur 12 Chromosomen. Da die isolierten Chromosomen ziemlich gross sind und wie diejenigen der beiden grossen Gruppen oft eine Längsspaltung erkennen lassen, sind sie als ganze Einzelchromosomen zu betrachten und haben also nicht, wie bei der vorstehenden *R. macrantha*, schon in der ersten Anaphase eine Halbierung erfahren. Ob auch bei der vorhandenen Rose eine solche Längsspaltung gewisser Einzelchromosomen und ein Auseinanderweichen ihrer Hälften sich in der heterotypen Teilung vollziehen kann, weiss ich nicht sicher, da ich keine Telophasen oder späte Anaphasen habe finden können. In der Telophase der homotypen Teilung sind in den zwei grösseren Spindeln im Äquator verweilende, längsgespaltene Chromosomen häufig zu beobachten. Ob dieselben von Chromosomen stammen, die schon in der ersten Teilung eine Längsspaltung erfahren haben, ist schwer zu sagen. Nach den Teilungen treten Zwergkerne ziemlich häufig auf. Zytologisch verhält sich also diese Form ganz wie die Remontante «Fisher and Holmes».

Wie für die vorhergehende Rose stimmt die tetraploide Chromosomenzahl dieses Individuums nicht gut mit der Deutung desselben als ein primäres Kreuzungsprodukt der *gallica* und *moschata*, da nämlich die letztere Spezies diploid ist. Man könnte sich eventuell das Spezimen als eine Rückkreuzung mit *gallica* vorstellen, vorausgesetzt dass die in diesem Fall befruchtete Eizelle des Primärbastards durch ungleichmässige Verteilung der Chromosomen während der Reduktionsteilung 14 Chromosomen bekommen hätte.

Übrige tetraploide Bastarde mit 14 Gemini.

Folgende wahrscheinlich hybride Spezimen sind zum grössten Teil unter den ALMQUIST'schen Namen erwähnt. Ich selbst wage es nicht, mich auf die Bestimmung solcher Formen einzulassen. Die gefundenen Chromosomenzahlen stimmen in mehreren Fällen nicht mit denjenigen, die bei den angeblichen Eltern-Spezies getroffen sind. Wahrscheinlich sind die Bestimmungen zum Teil unrichtig. Es ist jedoch hervorzuheben, dass die Chromosomenzahl eines Bastardes sich schwerer voraussagen lässt, wenn es sich nicht um Primärbastarde sondern um spätere Generationen von Bastarden verschiedenchromosomiger Spezies oder um Rückkreuzungen solcher Bastarde mit den Stammarten handelt. Von den unten erwähnten Hybriden sind wohl nur die drei Spezimen der *pendulina* × *pimpinellifolia* als völlig sicher bestimmt anzusehen.

161. *R. acicularis* × *cinnamomea* det. ALMQUIST (H. B.). Das Individuum ist durch herzförmige Endblättchen, sehr starke, haakige, gepaarte Stacheln, keine Stachelborste, lange, kräftige Blüentriebe, reichblütige Blütenstände und durch das während der ganzen Vegetationsperiode (bis ende Oktober) aushaltende Blüten ausgezeichnet. Scheinfrüchte, rundlich-oval mit kurzem Hals und ausgebreiteten oder aufgerichteten Kelchzipfeln; Blätter unten kurz aber dicht behaart. Erinnert an *R. californica*. In den Diakinesen 14 Gemini. Teilungen regelmässig. Die Chromosomenzahl stimmt nicht gut mit der Bestimmung (*acic.*: $x = 28$; *cinn.*: $x = 7$).

162. *R. acicularis* × *cinnamomea* det. ALMQUIST (Uppsala). 14 Chromosomenphaare in den Metaphasenspindeln. Die Chromosomenzahl stimmt nicht mit der vorgeschlagenen Deutung (siehe voriges Individuum).

163. *R. pendulina* × *pimpinellifolia* det. ALMQUIST (H. B.: U 1). Eine über 2 m hohe Hecke; schöne, grosse, gefüllte, rosafarbige Blüten; Scheinfrüchte schwarzrot; Blätter intermediär; an den Zweigen zahlreiche Stachelborsten. Die vorhandene Form des Bastardes stimmt gut mit der Beschreibung von f. *villarsiana* (SIEBER) KELLER in KELLER (1900). $2x = 28$. Die Eltern-Spezies sind beide auch tetraploid. Fälle wurden observiert, wo derselbe Fruchtknoten zwei Samenanlagen enthielt. Auch die ziemlich alten Mikrosporen scheinen in der Regel gleichgross und gesund zu sein. Schon CRÉPIN (1889 S. 121) hat die Aufmerksamkeit auf das Vorkommen guten Pollens bei diesem Bastard gerichtet.

164. *R. pendulina* × *pimpinellifolia* det. ALMQUIST (H. B.: U 44). Der Strauch wie *pimpinellifolia* niedrig; spärliche, schwache Stacheln; Blätter intermediär; Blüten einfach, rot. Gehört, nach der KELLER'schen Darstellung bestimmt, demselben Formenkreis an wie f. *protogenes* (OZANON), hat aber rote Blüten. $2x = 28$. Die Mikrosporen wie bei voriger Form.

165. *R. pendulina* × *pimpinellifolia* det. ALMQUIST (Uppsala: *R. alp.* × *pimp.*). Blätter intermediär, Bewaffnung wie bei voriger Form. In den meisten Diakinesekernen kommen 14 Gemini vor (Fig. 12 a). In einigen Kernen wurden aber nur deren 13 gefunden; in diesem Falle fanden sich auch 2 univalente Chromosomen. Tetraden regelmässig, nur selten mit überzähligen Zellen.

166. *R. pendulina* × *pimpinellifolia* (Kew: *R. involuta*, Europe). ALMQUIST det. *R. pimpinellifolia* × *R.* (Vill.) *Grenieri*. *R. involuta* ist der Bastard

der *pimpinellifolia* mit *tomentosa* oder *mollis*. Bei der Untersuchung dieses Individuums wurde eine andere Chromosomenzahl ($x = 14$; $2x = 28$) getroffen als man bei der Hybride *R. involuta* zunächst erwartet haben würde. Ich habe drei andere *involuta*-Spezimen untersucht, bei welchen die gefundenen Chromosomengarnituren sehr gut mit der Deutung dieses Formenkreises als primäre *pimpinellifolia* Bastarde mit *tomentosa* oder *mollis* übereinstimmen. Eines dieser Individuen, das einen sicheren Bastard der Verbindung *pimpinellifolia* $\times$ *mollis* darstellt (Nr. 275), hat 35 Chromosomen, von welchen 14 als *pimpinellifolia*-Chromosomen, 21 als *mollis*-Chromosomen betrachtet werden können; die beiden anderen sind unzweideutige Bastarde der *pimpinellifolia* mit *tomentosa* und haben 42 Chromosomen, 14 von jener, 28 von dieser Art geliefert. Bei den meiotischen Teilungen in der Samenanlage solcher der *Canina*-Sektion angehörenden Rosen wie *mollis* und *tomentosa* werden nämlich die Chromosomen in der Weise verteilt (siehe S. 220), dass die Eizellen tetraploider Spezies wie *mollis* ($7_{II} + 14_I = 28$) in der Regel 21 und die der pentaploiden Spezies wie *tomentosa* ($7_{II} + 21_I = 35$) am häufigsten 28 Chromosomen enthalten. Bei solchen Kreuzungen einer *Caninae*-Rose mit einer normal sexuellen Art ist nämlich die erstere wahrscheinlich immer die Mutter (siehe S. 211). Bei dem vorliegenden als *involuta* bestimmten Spezimen ist aber die Chromosomenzahl nur 28. Fig. 12 b zeigt eine somatische Metaphasenplatte in einer Zelle der Scheinfruchtwand. Wenn die Mutter dieser Pflanze *mollis* oder *tomentosa* gewesen wäre, müsste daher die befruchtete Eizelle gerade 14 Chromosomen, also dieselbe Anzahl wie bei dem Vater, gehabt haben. Die zu dieser Chromosomenzahl führende Verteilung der Chromosomen während der heterotypen Anaphase in den Samenanlagen der *mollis* ist keine Unmöglichkeit, es würde nämlich eine völlig gleichmässige Verteilung der 14 univalenten Chromosomen auf die beiden Polen bedeuten, aber dieser spezielle Fall trifft wahrscheinlich nur selten ein. Bei der pentaploiden *tomentosa* dürfte kaum eine nur 14-chromosomige Makrospore einen völlig entwickelten Embryosack liefern können.

Dagegen stösst es von zytologischer Seite nicht auf Hindernisse, die Form als einen F_2 -Bastard der Verbindung *mollis* $\times$ *pimpinellifolia* oder als eine Rückkreuzung dieser Verbindung mit *pimpinellifolia* zu betrachten. Denn bei der Reduktionsverteilung des F_1 -Bastardes könnte eine Elimination der Einzelchromosomen stattgefunden haben, die in einigen nur 14-chromosomigen Mikro- und Makrosporen resultiert haben würde. Wenn zwei in solcher Weise gebildete 14-chromosomige Gameten des F_1 -Bastardes bei der Entstehung des Spezimens beteiligt gewesen wären, würde eben ein F_2 -Bastard mit 28 Chromosomen zu erwarten sein. Derselbe Chromosomenbestand würde entstanden sein, wenn eine solche Gametenzelle des F_1 -Bastardes einen 14-chromosomigen Gametenkern der *pimpinellifolia* befruchtet hätte. Einen Rückkreuzungsbastard dieses zytologischen Typs haben BLACKBURN und HARRISON (1921) untersucht; sie fanden nämlich bei *pimpinellifolia* $\times$ (*pimpinellifolia* $\times$ *coriifolia*) nur 28—29 Chromosomen. Eine andere Frage ist, ob *R. involuta* (F_1 -Bastard) überhaupt fertil ist. Die in dem hiesigen botanischen Garten (H. B.) kultivierten Exemplare dieser Hybride (*mollis* $\times$ *pimpinellifolia* aus Norwegen, siehe Nr. 275) haben wenigstens die letzten vier Jahre gar keine Früchte getragen. Das Pollen habe ich nicht auf die Fertilität hin geprüft.

Die zytologischen Verhältnisse bei vorliegender Form gleichen sehr denjenigen, die bei der Remontante «Fisher and Holmes» oben beschrieben wurden (S. 138). Fälle abgeschwächter Affinität zwischen den Paarlingen eines oder

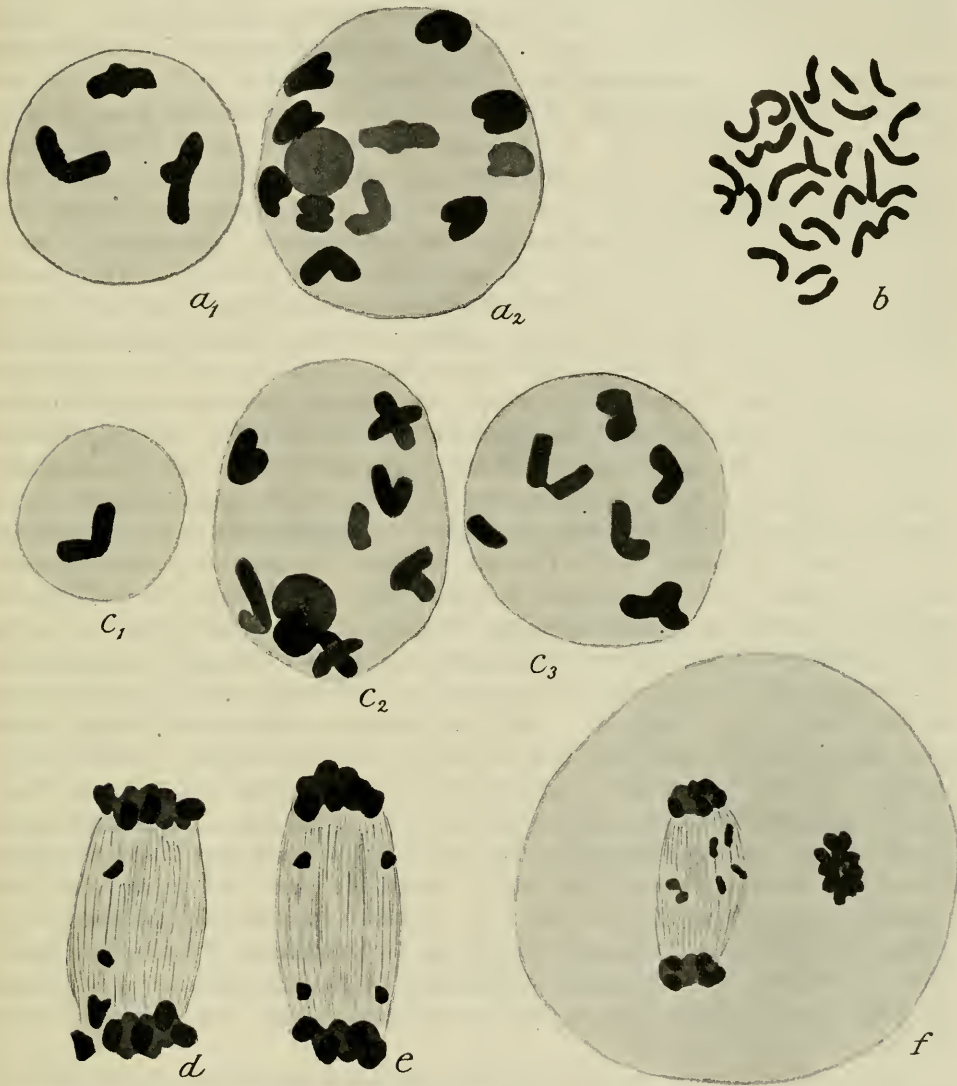


Fig. 12. Tetraploide Bastarde. *a1*—*a2* *pendulina* × *pimpinellifolia*, regelmässige Diakinese. *b*—*f* Bastard derselben Kombination? (Nr. 166). *b* Somatische Platte. *c1*—*c3* Diakinesekern mit 2 Einzelchromosomen. *d* und *e* zwei heterotype Telophasenspindeln mit halbierten Einzelchromosomen. *f* Homotype Telophase; die Hälften der Einzelchromosomen teilen sich noch einmal.

einiger Paare treten nämlich hier sehr häufig auf. Während der Diakinese scheinen eben diejenigen Kerne die häufigsten zu sein, die 13 Gemini und 2 Einzelchromosomen besitzen (Fig. 12 c). Spärlicher kommen PMZ mit 14 Gemini oder mit 12 Gemini und 4 ungepaarten Chromosomen vor. Im Metaphasen-

stadium kann dieselbe Erscheinung mitunter beobachtet werden. Einige univalente Chromosomen werden nämlich zuweilen ausserhalb der Äquatorialplatte getroffen. Die meisten Platten scheinen jedoch regelmässig zu sein und viele lassen in Polansicht 14 Doppelchromosomen erkennen. Während der späten Anaphase und Telophase treten verspätete Chromosomen häufig auf. Diese erfahren schon jetzt eine Längsteilung, und die entstandenen Hälften wandern gewöhnlich nach entgegengesetzten Polen (Fig. 12 d und e). Dass es sich hier wirklich um Längshälfte und nicht um verspätete Gemini oder ganze Einzelchromosomen handelt, zeigt die unbeträchtliche Grösse dieser Chromosomen-elemente. Auch bei der Gartenhybride *R. macrantha* (Nr. 159) wurde diese Erscheinung beobachtet. Bei den *Caninen* ist das Auseinanderweichen der Längshälften der Einzelchromosomen schon in der ersten Teilung streng durchgeführt (S. 196). In zwei Pollenfächern vorliegender Form mit PMZ im Telophasenstadium wurden in etwa der halben Anzahl der Spindeln keine verspäteten Chromosomen gefunden; die übrigen zeigten aber die Längsteilung einiger in der Teilungsfigur zurückbleibender univalenter Chromosomen. Der gewöhnlichste Fall ist das Vorkommen von zwei demselben Chromosom angehörenden Längshälften, die nach entgegengesetzten Polen rücken (Fig. 12 d). In diesem Falle hat wohl der entsprechende Paarling die übrigen ganzen Chromosomen begleitet. Fig. 12 e zeigt die auseinanderweichenden Längshälften zweier Einzelchromosomen. Nicht immer sind die Chromosomenhälften so symmetrisch in der Spindel orientiert wie in den abgebildeten Fällen. Die entsprechenden Hälften können häufig beide nach dem einen Pol verschoben sein und werden vielleicht zuweilen in demselben Kern einbezogen (vgl. ROSENBERG 1917). In der Regel scheinen alle Chromosomenelemente in die Tochterkerne aufgenommen zu werden, denn Zwergspindeln kommen in der homotypen Teilung nicht besonders häufig zum Vorschein. Die Telophasenspindeln dieser Teilung bieten einen ähnlichen Anblick dar wie diejenigen der heterotypen. Ausser regelmässigen Spindeln kommen nämlich recht häufig solche vor, die einige verspätete, halbierte Chromosomen aufweisen (Fig. 12 f). Die Längshälften dieser Chromosomen sind bedeutend kleiner als die schon nach den Polen gelangten Elemente. Wahrscheinlich haben wir es daher mit einer Halbierung von Chromosomen zu tun, welche durch die in der ersten Teilung stattgefundene Längsteilung entstanden sind. Gewisse univalente Chromosomen teilen sich demnach während der Meiosis zweimal (vgl. ROSENBERG 1917). Diese Erscheinung kommt als Regel auch bei den Rosen der *Canina*-Sektion vor. Die Tetraden haben oft überzählige Zwergzellen.

Wie verhalten sich nun die äusseren Merkmale vorliegenden Individuums? Nach meinem gepressten, leider etwas unvollständigen Material zu urteilen, könnte das Spezimen gut als eine Abart der *pimpinellifolia* betrachtet werden. Merkmale, die deutlich auf *mollis* hindeuten, sind schwer zu entdecken. Dagegen lässt sich das Spezimen gut als eine Kreuzung der *pimpinellifolia* mit *pendulina* bestimmen. Die Bestachelung ist sehr schwach (wie bei *pendulina*); die jüngeren Zweige sind nur von spärlichen Borsten und Stieldrüsen bekleidet. Die Blättchen zu 7, länglich oval (Endblättchen z. B. 18×10 oder 15×8 mm), meistens an beiden Enden gleichmässig abgerundet, kahl oder mit einzelnen Haaren auf dem Mittelnerv der Unterseite; Blattstiel kahl oder mit verein-

zelnten Haaren; Zahnung zusammengesetzt mit drüsentragenden Nebenzähnen; Blattstiel und Mittelnerv der Blattunterseite mit Stieldrüsen; Blattstiele mit Stieldrüsen; Kelchbecher (wie in der Regel bei *pendulina*) länglich-oval, oben in einen deutlichen Hals verschmälert, drüsenlos; Kelchblätter ganzrandig; Blumenblätter wahrscheinlich (ich habe nur Knospen) rötlich. Das Aussehen der Scheinfrucht unbekannt.

Mit der hier vorgeschlagenen Deutung dieses Individuums als *pimpinellifolia* × *pendulina* würde auch die Chromosomenzahl sehr gut stimmen, denn beide diese Spezies sind tetraploid.

167. *R. pendulina* × (*blanda*?) det. ALMQUIST (Uppsala: *R. alpina* (*pendulina*) var. *pyrenaica* × *cinnamomea*). Das Individuum hat unbewaffnete Zweige und mit Stachelborsten bekleidete Kelchbecher. $2x = 28$ (*blanda*: $x = 14$, *pend.*: $x = 14$, *cinn.*: $x = 7$).

168. *R. pendulina* × (*cinnamomea*?) det. ALMQUIST (H. B.). In den Diakinesekernen 14 Doppelchromosomen. Die Zahl stimmt nicht mit derjenigen der *cinnamomea*.

169. *R. pendulina* ×? (H. B.: U 28). ALMQUIST det. *acicularis* × *pendulina*. Stattlicher Strauch mit rötlichen Nebenblättern. $x = 14$ (in verschiedenen Stadien der Meiosis). Teilungen regelmässig. Die Zahl stimmt gut mit derjenigen der *pendulina* ($x = 14$) aber nicht mit derjenigen der *acicularis* ($x = 28$). Auch durch die Aussenmerkmale erinnert dieses sowie auch folgendes Individuum sehr an *pendulina*.

170. *R. pendulina* ×? (H. B.: U 30). ALMQUIST det. *acicularis* × *pendulina*. Hoher Strauch mit langen, häufig etwas gefiederten Kelchblättern. In verschiedenen Stadien der meiotischen Teilungen wurde die generative Zahl 14 getroffen. Über die Beziehung der Chromosomenzahl zu der Bestimmung, siehe voriges Spezimen.

171. *R. pendulina* ×? (H. B.: *R. davurica* PALL. Turin 1912). ALMQUIST det. *blanda* × *dahurica*. Das Individuum hat unbewaffnete Zweige; Blätter denjenigen der *pendulina* recht ähnlich. Diakinesen mit 14 Gemini. Junge Mikrosporen gleichkörnig. Oben (S. 109) wurde eine diploide *davurica*-Form erwähnt.

172. *R. pendulina* ×? (H. B.: *R. dahurica* FISCH. Köpenhamu 1907). ALMQUIST det. *pendulina* × *blanda*. In Telophasen der heterotypen Teilung beträgt die haploide Zahl 14. Tetraden regelmässig. Das Spezimen hat unbewaffnete Zweige; Blätter und Scheinfrüchte an diejenigen der *pendulina* erinnernd.

173. *R. cinnamomea* ×? (H. B.: U 20, *R. acicularis* LINDL. Nowospasskoje, Sysran. spont. 1906). ALMQUIST det. *cinnamomea*. Nach MATSSON ist dieses russische Spezimen am nächsten zu *cinnamomea* zu stellen; da aber die gekrümmten Stacheln nicht regelmässig unter den Blättern gepaart sind, sondern auch an anderen Stellen der Internodien auftreten, nimmt er für dasselbe einen hybriden Ursprung an. In der vorläufigen Mitteilung wurde angegeben, dass einige der untersuchten *cinnamomea*-Formen tetraploid waren. Bei einer erneuerten Bestimmung hat es sich aber herausgestellt, dass die betreffenden Spezimen, unter welchen sich auch das vorhandene befindet, nicht als typische *cinnamomeae* betrachtet werden können; sie stellen statt dessen

wahrscheinlich alle Bastarde dar. Die untersuchten Individuen der typischen *cinnamomea* sind diploid. — $2x = 28$. Tetraden regelmässig: zahlreiche Scheinfrüchte mit wohl ausgebildeten Nüsschen.

174. *R. cinnamomea* $\times$ (*pendulina*?) det. ALMQUIST (Kew: *R. cinnamomea* var. *hybrida*. 574—99. Froebeli). Teilungen regelmässig, $x = 14$ (in der Telophase der homotypen Teilung); $2x = 28$. Die Zahl stimmt nicht gut mit derjenigen der *cinnamomea* ($x = 7$). Ein *cinnamomea*-Bastard einer späteren Generation?

175. *R. cinnamomea* $\times$ *pendulina* det. ALMQUIST (Uppsala: *R. pend.* $\times$ *cinn.*). Diakinesen mit 14 Doppelchromosomen. Die Zahl nicht die in erster Linie erwartete.

176. *R. nutkana* $\times$ (*pendulina*?) det. ALMQUIST (H. B.: U 35). In verschiedenen Stadien der Meiosis erweist sich die generative Zahl als 14. Diese Zahl stimmt nicht gut mit derjenigen von *nutkana* ($x = 21$). Ein pentaploider, wahrscheinlich echter Primärbastard der Verbindung *nutkana* $\times$ *pendulina* wird unten (Nr. 274) beschrieben werden.

3. Typ: 21 Gemini. Som. Zahl 42.

Hexaploide Rosen.

Alle untersuchten Spezies dieses Typs gehören derselben Sektion an:

Sektion *Cinnamomeae* CRÉP.

177. *R. Sweginzowii* KOEHNE (Kew: *R. S. China*. 1447 W. 528—13 Veitch). Die Rasse Nr. 1447 Wilson stammt nach Pl. Wils. II 1915 S. 324 aus westl. Sze-tschwan, China; die Art ist auch im Prov. Kansu gefunden. ALMQUIST hat diese im Jahre 1910 neubeschriebene Spezies seiner Artengruppe der *Primicaninae* eingereiht. Sie stimmt nämlich wie die übrigen *Primicaninae* und *Protafzelianae* mit den Rosen der Sektion *Caninae* in der Heterosepalie überein. Nach KOEHNE (in FEDDE, Rep. Bd. 8 S. 22) schliesst sich die Art an den Formenkreis der *R. macrophylla* LINDL. an. Vorhandenes Individuum unterscheidet sich vom Typus nur durch die unten ganz kahlen Blättchen, die aber am Mittelnerv drüsig sind. In verschiedenen Stadien der meiotischen Teilungen wurde die haploide Chromosomenzahl 21 gefunden. Teilungen völlig regelmässig. Fig. 13 d zeigt eine Telophasenplatte der ersten Teilung.

178. *R. hemsleyana* n. sp. Zentral-China, Prov. Hupeh (Kew: *R. setipoda*. China). Das untersuchte Individuum war ein grosser Strauch, der in der südöstlichen Ecke der Sammlung wilder *Rosa*-Spezies des Gartens hinter den als *R. Kellersi* und *R. Luciae* bezeichneten Sträuchern angepflanzt war. ALMQUIST (1920 S. 2 und 19) nennt das Spezimen mit dem veränderten Namen *R. setipes* und reiht die Form in seiner neuen Artengruppe der *Primicaninae* ein. Die reduzierte Chromosomenzahl stellt sich in verschiedenen Stadien der

Reduktionsteilung als 21 aus. Fig. 13 e zeigt eine Platte einer späten Anaphase der heterotypen Teilung. Die Teilungen werden gewöhnlich völlig regelmässig ausgeführt, und die Bindung und die Verteilung der Chromosomen erfolgt normal; auch die Tetraden haben typische Gestalt. Die PMZ einiger Pollenfächer liessen jedoch deutliche Anzeichen der Degeneration erkennen. Während des Synapsis- und Diakinesestadiums kamen z. B. zwei oder mehrkernige Zellen vor. Metaphasenzellen der heterotypen Teilung mit zwei Spindeln wurden auch observiert. Über die Ursache dieser Störungen wage ich mich nicht zu äussern.

Ich habe oben als tetraploid zwei Kewer Individuen der *R. setipoda* angegeben (Nr. 121 und 122, S. 131). Der vorhandene Strauch, der im Garten unter demselben Namen ging, unterscheidet sich nicht nur bezüglich der Chromosomenzahl sondern auch in mehreren äusseren Merkmalen von diesen tetraploiden Spezimen. Ich glaube, dass wir es hier mit einer Abänderung des *setipoda*-Typus zu tun haben, welche den Wert einer selbständigen Spezies verdient. Die jetzige *setipoda* umfasst wahrscheinlich zwei verschiedene Arten, welche jedoch einige auffällige, von den Autoren in der Diagnose angegebene Merkmale gemeinsam sind. Die hexaploide Form unterscheidet sich von der tetraploiden durch die Kelchblätter, die tief fiederspaltig sind; die Fiedern sind bis auf 1 cm lang, drüsig gezähnt bis fiederig gespalten; die Blättchenpaare sind weiter von einander entfernt; die Blättchen sind kürzer (die Endblättchen des gepressten Blütenzweiges höchstens $3,5 \times 2$ cm, diejenigen von Nr. 122 höchstens 5×2 cm), nicht so derb; sie sind fast durchweg zusammengesetzt gezähnt (bei Nr. 122 ist die Zahnung einfach), unten mit zahlreichen Drüsen (bei Nr. 122 drüsenlos). In den verschiedenen Beschreibungen von *setipoda* in der Litteratur wird nirgends angegeben, dass die Kelchblätter gefiedert sein können. In der Abbildung dieser Art in Bot. Mag. (144. Tab. 8569, 1914) kommt aber dieses Merkmal sehr deutlich zum Vorschein, aber nach dem dortigen Texte, wie auch in der Originalbeschreibung von HEMSLEY und WILSON (Kew Bull. 1906) wird es nicht erwähnt. Meiner Meinung nach gebührt es sich, den Namen *setipoda* für die Form mit ungespaltenen Kelchblättern (die tetraploide) zu behalten. Die vorliegende hexaploide Form nenne ich *R. hemsleyana*.

Leider habe ich gegenwärtig nur sehr spärliches Material zu meiner Verfügung, so dass die Beschreibung jetzt sehr unvollständig werden muss.

R. hemsleyana n. sp. Proxima *R. setipoda*, cui praecipue sepalis exterioribus profunde pinnatifidis differt. Folia vulgo 7-foliata, 11–15 cm longa, rhachis glandulosa et aculeolata, foliola elliptica, acuta marginibus aequae rotundatis, biserrata, supra atro-viridia, glabra, eglandulosa, subtus glauca glandulis brevibus numerosis oblecta, in nervo medio puberula. Stipulae 10–15 mm longae, anguste oblongae, acutae marginibus crebre glanduloso-ciliatis. Bractaeae longe acuminatae, lanceolatae, utrinque glabrae margine ciliato-glandulosa exapta. Pedunculi longi, glanduloso-setulosi. Receptaculum anguste oblongo-ovoideum, glanduloso-setulosum. Sepala dorso glabra, aciculato-glandulosa, intus pubescentia, pinnatifida appendicibus paucis linearibus glanduloso-serratis, longe acuminata apice foliacea et acute serrata. Styli breves.

Ausser den Merkmalen, die oben für die beiden tetraploiden Individuen

der *setipoda* erwähnt wurden, kann hinzugefügt werden, dass die Blätter die Neigung haben, bucklig zu werden.

179. *R. Moyesii* HEMSL. et WILS. (H. B.: *R. Moyesii*. Späth 1916). Von ALMQUIST wird diese in Prov. Sze-tschwan (China) getroffene Art als eine Subspezies der amerikanischen *gymnocarpa* aufgefasst. Nach WILSON steht sie der *macrophylla* nahe. Vorhandenes Spezimen hat einen mit zahlreichen Drüsenborsten bekleideten Kelchbecher. Kelchzipfel ungeteilt. $2x=42$ (Fig. 13 f).

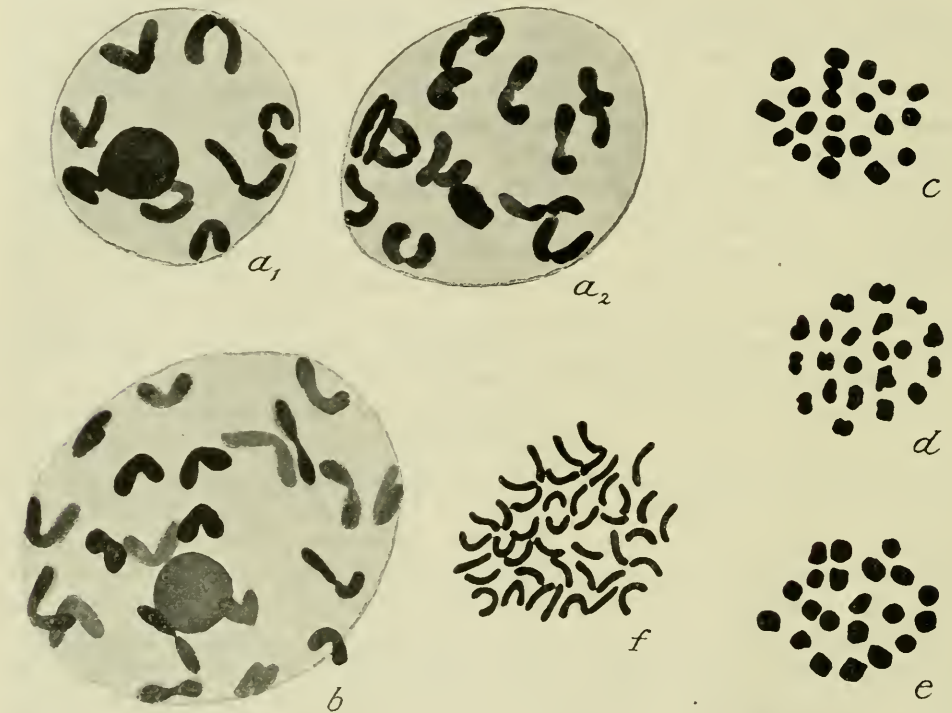


Fig. 13. Hexaploide Spezies. *a1-a2 manca*, Diak. *b nutkana*, Diak. *c nutkana*, heterotype Metaphase. *d Sweginzowii*, heterotype Telophase. *e hemleyana*, heterotype Anaphase. *f Moyesii*, somatische Platte.

180. *R. Moyesii* HEMSL. et WILS. (Kew: *R. Moyesii*. China. 528—13 Veitch). ALMQUIST det. *R. gymnocarpa* **Moyesii*. Das Individuum, dessen Kelchbecher mit nur wenigen Drüsenborsten bekleidet sind, ist *R Sweginzowii* recht ähnlich, unterscheidet sich aber von dieser Art u. a. durch die ganzrandigen Kelchzipfel. $2x=42$.

181. *R. nutkana* PRESL. Westl. Nordamerika (Kew: *R. n. N. Am.*). ALMQUIST confirm. $2x=42$.

182. *R. nutkana* PRESL. (Kew: *R. virginiana* N. Am.). ALMQUIST det. *cinnamomea* **Fendleri*. Fig. 13 b zeigt einen ungeschnittenen Diakinesekern mit 21 Gemini. Dieses und das folgende Spezimen, die einander sehr ähnlich sind, stimmen mit dem vorigen Individuum der *nutkana* äusserlich nahezu vollkommen überein, weichen aber von den diploiden *Fendleri*-Spezimen in

mehreren Merkmalen ab. Nr. 181, 182 und 183 sind Individuen mit braunen, wehrlosen oder mit gepaarten grösseren Stacheln bekleideten Zweigen, Blättchen oval — länglich elliptisch, oben dunkelgrün, unten glauzeszent, schwach behaart, schwach drüsig oder drüsenfrei. Blüten einzeln; Kelchblätter auf dem Rücken behaart und spärlich drüsig.

183. *R. nutkana* PRESL. (Kew: *R. virginiana*. Eastern United States). ALMQUIST det. *cinnamomea* **Fendleri*. $2x = 42$ (Fig. 54 e).

184. *R. nutkana* PRESL. (H. B.). ALMQUIST confirm. Blättchen eiförmig-elliptisch, ziemlich dick, oben dunkelgrün, unten glauzeszent, mit spärlichen Drüsen und behaarten Nerven. Nebenblätter sehr breit. Kelchblätter ohne Drüsen. Ältere Zweige mit gepaarten Stacheln, Blütenzweige unbewaffnet. Im Jahre 1920 trug der Strauch nur eine einzige Scheinfrucht. Bastard? Diakinesen mit 21 Doppelchromosomen.

185. *R. nutkana* PRESL. (H. B.: U 23). ALMQUIST det. *R. scabri-nutkana*. AT. Dem vorigen Spezimen sehr ähnlich; unterscheidet sich von demselben vornehmlich dadurch, dass die Blätter unten mit zahlreicheren Stieldrüsen und die Blütenstände oft 2—3-blütig sind. Im Jahre 1920 mehrere, reife Scheinfrüchte mit voll entwickelten Nüsschen. In Diakinesen, heterotypen Metaphasen und Interkinesen wurde die haploide Zahl 21 gefunden. In mehreren Diakinesekernen kamen 20 Gemini und 2 Einzelchromosomen zum Vorschein; hier war die Affinität zwischen den Paarlingen eines Paares abgeschwächt. Die heterotypen Metaphasen gewöhnlich regelmässig. Fig. 13 c zeigt eine Platte in Polansicht. In einigen PMZ konnte beobachtet werden, dass zwei Chromosomen ausserhalb der Platte lagen. Während der homotypen Teilung waren in einigen Pollenmutterzellen Unregelmässigkeiten zu sehen, z. B. Zwergspindeln und verspätete Chromosomen. In mehreren Pollenfächern war der Inhalt sämtlicher PMZ mehr oder minder degeneriert, auch in solchen PMZ, wo der Verlauf der Teilungen regelmässig gewesen zu sein scheint. Möglicherweise ist dieses Spezimen hybriden Ursprungs.

186. *R. manca* GREENE. Nordamerika: Colorado, Utah, Arizona (H. B.: *R. manca*). Stimmt völlig mit der Beschreibung von dieser Art überein. ALMQUIST det. *R. cinn.* **Fendleri* $\times$ *nutkana*. Fig. 13 a stellt einen Diakinesekern mit 21 Gemini dar.

187. ♀(Uppsala: *R. acicularis* f. *fennica* LALL.). ALMQUIST det. *R. acicularis*. Diakinesekerne mit 21 Chromosomenpaaren. Das Verhalten der Chromosomen während der Meiosis normal. Tetraden regelmässig. Blättchen wie bei der oktoploiden *acicularis* zu 5, unten blassgrün. Unterscheidet sich jedoch von den unten zu beschreibenden oktoploiden Individuen der typischen *acicularis* durch die Bewaffnung, die an den Zweigen höherer Ordnung auf schwache, unter den Blättern gepaarte Stacheln beschränkt ist, sowie durch die Abwesenheit der Drüsen an den Blattstielen, welche letztere stattdessen mit dichten Haaren bekleidet sind. Gepaarte Stacheln kommen nach den Beschreibungen bei *acicularis* niemals vor. Über die systematische Stellung dieses Spezimens wage ich jetzt keine eigene Meinung zu äussern, da ich blühende und fruchttragende Zweige nicht gesehen habe.

4. Typ: 28 Gemini. Som. Zahl 56.

Oktoploide Rosen.

Sekt. *Cinnamomeae* CRÉP.

188. *R. acicularis* LINDL. α *fennica* LALLEM. (= *R. Gmelini* BUNGE, *R. carelica* FRIES). Diese Rasse stellt den Typ der zirkumpolaren *R. acicularis* dar und kommt in den nördlichsten Teilen Europas und Asiens vor, von nördlichem Schweden bis Jesso und den Kurilen. Vorliegendes Individuum stammt aus dem einzigen schwedischen Fundorte bei Skellefteå, Prov. Västerbotten, und ist (1918) in dem H. B. eingepflanzt. In Fig. 14 a wird eine späte Diakinese mit 28 Gemini abgebildet. Die Partner der Doppechromosomen haften in diesem Kern sehr fest zusammen. Das Verhalten der Chromosomen während der Meiosis ist normal. Eine Unregelmässigkeit wurde jedoch bei dem fixierten Material observiert, nämlich die in gewissen Pollenfächern vorkommende ungleichzeitige Entwicklung benachbarter PMZ. In einem Fach z. B. fanden sich alle Stadien von der Diakinese bis zur Telophase der homotypen Teilung unter einander gemischt. Es ist möglich, dass die betreffende Erscheinung in diesem Falle auf äussere Störungen zurückgeführt werden könne; die Knospen — die ersten, die das sehr junge Individuum hervorgebracht hatte — wurden schon am 8. Mai fixiert.

189. *R. acicularis* LINDL. α *fennica* LALLEM. (H. B.: U 8. *R. acicularis* LINDL. Rossia arct. Petersb. Univ. $\frac{1}{4}$ 1908). ALMQUIST det. *R. acicularis* $\times$ *pendulina*. Dieses russische Individuum ist reine, typische *acicularis*. Die Teilungen der PMZ verlaufen sehr regelmässig. Fig. 14 b stellt eine Metaphase der heterotypen Teilung mit 28 Chromosomen dar.

Zu dem Formenkreise dieser Spezies gehören auch die japanische *R. nipponensis* CRÉP. und die nordamerikanischen *R. bourgeauiana* CRÉP. und *R. Engelmanni* WATS., die meistens als nur geographische Rassen der *R. acicularis* aufgefasst werden. Es würde interessant sein, zu wissen, ob auch diese Abänderungen dieselbe hohe Chromosomenzahl besitzen.

In der vorläufigen Mitteilung wurde *R. acicularis* als z. T. tetraploid, z. T. hexaploid bezeichnet. Die betreffenden tetraploiden Individuen, die von ALMQUIST als *R. acicularis* aufgefasst wurden, habe ich hier als *R. blanda*, *R. suffulta* und *R. humilis* beschrieben, und die hexaploide Form ist das hier als Nr. 187 erwähnte Spezimen. Die oben beschriebenen, oktoploiden Sträucher der wahren *R. acicularis* habe ich erst nach der Veröffentlichung der vorläufigen Mitteilung untersucht. Das Auffinden einer oktoploiden Rosenspezies hat mich sehr gefreut, denn, wie ich in der genannten Schrift ausgesprochen habe, muss für die Erklärung der Bindungsverhältnisse der Chromosomen bei den pentaploiden Rosen der *Canina* Sektion (7 Gemini + 21 Einzelchromosomen) angenommen werden, dass oktoploide Rosen an der Entstehung dieser hybriden, apomiktischen Arten beteiligt gewesen sind. Ich will natürlich damit nicht gesagt haben, dass *R. acicularis* etwas mit den Stammformen der *Caninae*-Rosen zu tun haben, aber wenn es heutzutage oktoploide Arten gibt, wäre die Annahme des vor-

zeitlichen Vorhandenseins *Caninae*-ähnlicher Rosen mit derselben Chromosomenzahl nicht als allzu kühn zu betrachten.

Oktoploider Bastard mit 28 Gemini.

190. Ausser *R. acicularis* habe ich in meinem jetzigen *Rosa*-Material noch eine oktoploide Form, die wohl sicher hybriden Ursprungs ist. In bezug auf die Aussenmerkmale stimmt sie jedenfalls mit keiner beschriebenen *Rosa*-

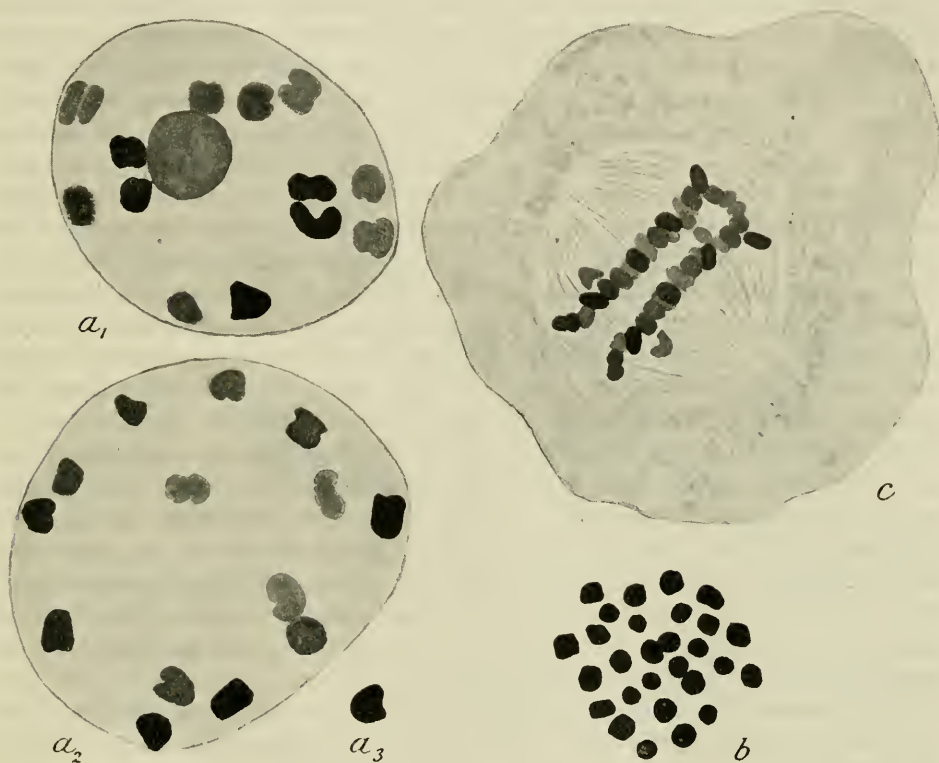


Fig. 14. Oktoploide Rosen. a₁—a₃ *acicularis* (schwedisch), Diak. b *acicularis* (russisch), Metaphase der 1. Teilung. c Oktoploider Bastard (Nr. 190), heterotype Anaphase.

Spezies überein. Gewisse unten erwähnte Unregelmässigkeiten in der Pollenentwicklung und in der Ausbildung der Fruchtknoten deuten auch darauf. Die vorhandene Form wächst seit ungefähr 20 Jahren in dem Hortus Bergianus und stammt wahrscheinlich aus der Zöschenschen Baumschule. An einer alten, unter dem Individuum gefundenen Holzetikette, die möglicherweise die ursprüngliche war, konnte der Name *R. hibernica* gelesen werden. Mit diesem Namen wurde früher der Bastard *canina* × *pimpinellifolia* bezeichnet. ALMQUIST hat die Rose als *R. acicularis* oder eher die Verbindung dieser Art mit *R. nutkana* gedeutet. Ich selbst habe bis jetzt nicht zu einer bestimmten Auffassung über die Herkunft dieses Bastardes kommen können. Unten werden vom zytologischen

Gesichtspunkte aus einige Deutungsmöglichkeiten erörtert. Die Fruchtbarkeit der wenigen zur Reife gelangenen Scheinfrüchte scheint sehr gross zu sein. Im Dezember 1920 trug der Strauch etwa ein Dutzend Scheinfrüchte, die je 14—34 harte, wahrscheinlich wohl ausgebildete Nüsschen enthielten. Von diesen habe ich mehr als 100 ausgesät. Die Befruchtung war nicht kontrolliert. Im Sommer 1921 erwuchs eine Pflanze. Da der vorhandene Bastard wegen der ungewöhnlich hohen Chromosomenzahl als sehr interessant bezeichnet werden muss, gebe ich hier eine Beschreibung derselben.

Die betreffende Form ist im H. B. von zwei benachbarten, nahezu 3 m hohen, wahrscheinlich auf *canina*-Stämme gepfropften Sträuchern vertreten. Stämme, Äste und grössere Zweige ausserordentlich dicht bestachelt. Die Stacheln von sehr verschiedenen Grössen; die der jüngeren Zweige z. T. gross, bis 12 mm lang, gerade, sehr zusammengedrückt, aus dem verbreiterten Grunde plötzlich zusammengezogen, z. T. klein, nadel- oder borstenförmig, die kleinsten nur $\frac{1}{2}$ mm lang, oft in einer Drüse endend. An den Blütenzweigen kommen die grösseren Stacheln besonders unter den Blättern vor; die borstenförmigen Stacheln sind hier sehr spärlich oder fehlen ganz. Die Bewaffnung ist betreffs sowohl der Heterakantie als der Form der grösseren Stacheln derjenigen gewisser *pimpinellifolia*-Formen sehr ähnlich. Blätter 5—7-zählich, am häufigsten 7-zählig. Nebenblätter lang angewachsen, schmal mit divergierenden Öhrchen, fein behaart, am Rande stieldrüsigen. Blattstiel wollig behaart, drüsenlos. Blättchen sitzend, oval, ungefähr doppelt so lang wie breit, an beiden Enden abgerundet oder gewöhnlich etwas zugespitzt; oben dunkelgrün, kahl, drüsenlos; unten gräulich, an der ganzen Fläche dicht aber kurz behaart, drüsenlos. Zähne am häufigsten einfach, oft ein wenig unregelmässig. Blüten einzeln oder wenige zusammen. Blütenstiele bis 2 cm lang, kahl, drüsenlos. Kelchbecher oval mit deutlichem Hals, kahl, drüsenlos. Kelchblätter nur am Rande feinhaarig, drüsenlos, ganzrandig oder selten mit winzigen Fiederanhängseln, nach dem Verblühen ausgebreitet. Krone rosa mit weissem Zentrum. Griffel kurz, wollig. Scheinfrucht $12-18 \times 10-15$ mm, drüsenlos, mit kurzem Hals, von den bleibenden, aufgerichteten Kelchblättern gekrönt.

Die somatische Chromosomenzahl liess sich in einigen, in den Zellen des Kelchbechergrundes getroffenen Platten auf 56 feststellen (Fig. 54 f). Die Tetradenteilungen verlaufen in der Regel normal. In einigen Kernen der Diakinese und der heterotypen Metaphase wurden 28 Doppelchromosomen gefunden. Die Metaphase und die Anaphase der ersten Teilung scheinen gewöhnlich regelmässig zu sein. Fig. 14 c zeigt eine beginnende Anaphase. In einem folgenden Schnitt fanden sich noch einige, in der Äquatorialebene eingeordnete, derselben Spindel angehörende Gemini. Auch die homotype Teilung erfolgt in der Regel normal, und die meisten Tetraden haben eine regelmässige Gestalt. Indessen liessen sich auch in verschiedenen Stadien der Meiosis Störungen von vielerlei Art beobachten. Da aber die Fixierung der Chromosomen der PMZ nicht besonders gut ausgefallen war, habe ich jetzt nicht eine eingehendere Analyse aller dieser Fälle vornehmen können. Es sei hier nur folgende Unregelmässigkeiten kurz erwähnt. Die als Zytoxis gekannte Abnormität, die bei anderen Objekten gewöhnlich im Synapsisstadium getroffen worden ist, kommt hier auch während der Diakinese und der heterotypen Metaphase vor.

In einer soeben erschienenen Abhandlung erwähnt GATES (1921), dass er bei *Lactuca* dieselbe Erscheinung auch in PMZ beobachtet habe, die das Spiremstadium und (einmal) die Telophase der heterotypen Teilung zeigten. Eine Verspätung einiger Chromosomen während der ersten Telophase ist oft zu sehen. Es scheint, als ob diese Chromosomen wenigstens in vielen Fällen Einzelchromosomen wären, die schon in der ersten Teilung halbiert werden. Ähnliche Bilder kommen auch während der homotypen Anaphase und Telophase zum Vorschein. Die Bindung scheint demnach nicht in allen PMZ durchgängig zu sein. Unregelmässigkeiten dieser Art können die Entstehung von überzähligen Tetradenzellen verursachen, und solche werden auch mitunter getroffen. Häufiger als solche kommen aber unter den normalen Tetraden Dyaden vor, welche die weitere Entwicklung eingebüsst haben und eine Wand zwischen den beiden Zellen zeigen. Die Entwicklung der in demselben Fach befindlichen PMZ kann sehr ungleichzeitig sein; benachbarte Zellen z. B. alle Stadien zwischen der heterotypen Anaphase und der fertigen Tetrade aufweisen.

Eine eigentümliche Anomalie bei der Ausbildung der Fruchtknoten wurde mehrmals getroffen. Die betreffenden Fruchtblätter trugen zwei Samenanlagen, eine in normaler Lage und die andere an der äusseren Seite der Fruchtknotenwand gelegen (Fig. 15).

Wie erwähnt haben meine Versuche, diesen Bastard auf Grundlage seiner Aussenmerkmale zu bestimmen, bis jetzt nicht in einer annehmbaren Deutung resultiert. Vom zytologischen Gesichtspunkte aus dürfen die Stamelterne in erster Linie unter den Spezies gesucht werden, die normalerweise 28 chromosomige Gameten hervorbringen.

Der Chromosomensatz des Bastardes besteht ja nämlich in der Regel aus 28 Gemini, und es ist wohl daher wahrscheinlich dass die beiden zusammentreffenden Sexualzellen dieselbe Anzahl Chromosomen gehabt haben. Nach meiner gegenwärtigen Kenntnis der zytologischen Verhältnisse der Rosenspezies gibt es nur zwei Verwandtschaftskreise, wo diese Chromosomenzahl den Gameten normal zukommt, nämlich den Formenkreis der oktaploiden *R. acicularis* und die artenreiche, pentaploide Gruppe der *Canina*-Sektion. Die Eizellen der letzteren Arten haben nämlich wegen der eigentümlichen Verteilung der 21 Einzelchromosomen während der heterotypen Anaphase in der Regel 28 Chromosomen. Die Deutung des Bastardes als die Verbindung der *R. acicularis* mit einer *Caninae*-Spezies kann auch nicht unter Berücksichtigung der Aussenmerkmale zurückgewiesen werden. Das Individuum wurde ja auch von ALMQUIST als ein *acicularis*-Bastard aufgefasst und nach der Etikette soll es eine *canina*-Hybride (mit *pimpinellifolia*) sein. Wäre der Strauch auf eine Kreuzung der *acicularis* mit einer *Caninae*-Spezies zurückzuführen, glaube ich aber, nach dem Aussehen der Blätter und den Merkmalen der Kelchblätter zu urteilen, dass nicht *canina* selbst sondern eher die verwandte *coriifolia* die eine Stammart sei. Würde eine solche Verbindung hier vorliegen, könnte das Auftreten von 28 Gemini während der

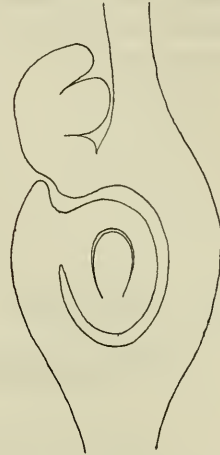


Fig. 15. Oktaploider Bastard (Nr. 190). Anomale Ausbildung des Fruchtknotens.

Reduktionsteilung dadurch ihre Erklärung finden, dass sämtliche *coriifolia*-Chromosomen (auch die sonst als univalent auftretende) mit je einem *acicularis*-Chromosom gepaart werden (vgl. z. B. *R. canina* $\times$ *gallica*). Auf Grund der *pimpinellifolia*-ähnlichen Bewaffnung des vorhandenen Spezimens (vgl. auch die Deutung der alten Etikette) finde ich es aber nicht ausgeschlossen, dasselbe aus einer Kreuzung mit dieser Spezies hervorgegangen sein könne. Da aber alle meine untersuchten *pimpinellifolia*-Formen haploid nur 14 Chromosomen haben, müssen in diesem Falle entweder »diploid« gewordene Gameten ($x = 28$) bei der Entstehung des Bastards zur Verwendung gekommen sein, oder es müssen oktoploide Abänderungen dieser Spezies existieren. Es muss hier bemerkt werden, dass der vorhandene Bastard gar nicht mit meinem gepressten, sicher bestimmten Material der *R. hibernica* (*canina* $\times$ *pimpinellifolia*) übereinstimmt.

II. Hybride Rosen mit bivalenten und univalenten Chromosomen in geraden Vielfachen von 7.

In der vorhergehenden Abteilung sind *Rosa*-Formen erörtert, die mit Ausnahme einzelner Fälle abgeschwächter Affinität, durch das Vorkommen von ausschliesslich gepaarten Chromosomen während der Vorstadien der heterotypen Teilung ausgezeichnet sind. Unter diesen Rosen befanden sich auch zahlreiche Bastarde, die ihren regelmässigen Chromosomenbestand zweifelsohne dem Umstand verdanken, dass die Gametenkerne ihrer Erzeuger dieselbe Chromosomenzahl gehabt hatten. In dem folgenden werden solche Rosen besprochen werden, in deren PMZ immer sowohl bivalente als auch univalente Chromosomen, am häufigsten in einem konstanten Zahlenverhältnis, getroffen werden. Ein Chromosomenbestand dieser Art ist in erster Linie in der Weise zu erklären, dass jene Formen als Bastarde aufzufassen sind, die von ihren Erzeugern eine verschiedene Anzahl der Chromosomen bekommen haben. Die Geminibildung erfolgt durch die Paarung der väterlichen Chromosomen mit den mütterlichen, und die nach dieser Konjugation restierenden stellen die univalenten Chromosomen dar. Die meisten dieser Rosen können betreffs der Bindung der Chromosomen mit dem von ROSENBERG beschriebenen *Drosera*-Bastard (*D. longifolia* $\times$ *rotundifolia* = *D. obovata*) verglichen werden. Im Metaphasenstadium des letzteren kommen, wie bekannt, 10 Gemini und 10 Einzelchromosomen zum Vorschein. Von diesen 30 Chromosomen stammen 10 von *longifolia* und 10 von *rotundifolia*. Nach der Deutung ROSENBERG's, die ohne Zweifel die richtige ist (siehe weiter Kap. I), besteht jedes Paar aus einem *rotundifolia*-Chromosom und einem *longifolia*-Chromosom und die 10 Einzelchromosomen stammen alle von der letzteren Spezies.

Von den diesem Typ angehörenden Rosen gibt es, bezüglich ihres systematischen Werts, verschiedene Kategorien. Einige sind, wie der *Drosera*-Bastard, gelegentlich entstandene Bastarde zwischen zwei normalgeschlechtlichen Arten und sind daher den oben beschriebenen *Rosa*-Bastarden mit ausschliesslich bivalenten Chromosomen gleichwertig. Als Beispiele solcher Bastarde können wahrscheinlich alle unten besprochene Rosen mit 7 Gemini und 7 Einzelchromosomen betrachtet werden. Wenigstens einer der durch die Chromosomengarnitur 14 Gemini und 7 Einzelchromosomen ausgezeichneten Bastarde (*R. pendulina* × *nutkana*) gehört auch diesem Typ an. Andere und zwar die meisten der betreffenden Rosen stellen seit lange anerkannte Spezies im Sinne LINNÉ's dar oder sind zu den Formenkreisen solcher Spezies gehörige Kleinarten. Zu dieser Kategorie gehören die unten beschriebenen Formen mit 7 Gemini und 14 oder 21 oder 28 univalenten Chromosomen. Ihre Bastardnatur ist bis jetzt verborgen geblieben infolge der strengen Konstanz, mit welcher sie sich dank apomiktischer Fortpflanzung haben vermehren können. Eine dritte Gruppe bilden solche Rosen, die Kreuzungen einer Form der letztgenannten Kategorie mit einer normal sexuellen Spezies darstellen. Sie könnten demnach als Tripelhybriden bezeichnet werden. Eine von diesen Formen, *R. alba*, ist von LINNÉ selbst als Art beschrieben, und auch andere wie *R. involuta* und *R. hibernica* wurden früher häufig als legitime Spezies aufgefasst. Die Bastardnatur dieser Rosen ist aber heutzutage allgemein anerkannt. Die dieser Kategorie angehörenden untersuchten Rosen haben 14 Gemini und 7 oder 14 Einzelchromosomen, ausgenommen solche Fälle, wo die Bindung einzelner Chromosomenpaare geschwächt und die Anzahl der Gemini daher geringer ist.

5. Typ: 7 Gemini + 7 Einzelchromosomen. Som. Zahl 21.

Die Rosen dieser Gruppe stehen zytologisch im besten Einklang mit dem genannten *Drosera*-Bastard. Teils haben wir es hier, wie bei *Drosera obovata*, mit hybriden Formen zu tun, wo die Anzahl der Gemini derjenigen der univalenten Chromosomen gleich ist, teils ist das Verhalten der Einzelchromosomen während der heterotypen Teilung häufig dasselbe. An 5 der 7 triploiden Rosen meines Materials sind Stadien der Meiosis studiert; die übrigen zwei sind nur auf die somatische Chromosomenzahl geprüft. Unten folgt zunächst nur eine Darstellung der Zytologie dieser hybriden Formen. Die Litteratur über hybride Rosen wird in Kap. I berücksichtigt.

191. *R. chinensis* JACQ. **semperflorens* (CURT.) KOEHNE det. ALMQUIST (Kew: *R. Indica*. China. «Monthly Rose»). *R. indica* = *R. chinensis*. Dass sich vorliegendes und folgendes Individuum der *chinensis* als triploide Bastarde herausstellen, mag vielleicht in der Art gedeutet werden, dass sie das Resultat von Kreuzungen zwischen diploiden und tetraploiden *chinensis*-Formen darstellen. Oben ist gezeigt worden, dass in dem Formenkreis dieser seit uralten Zeiten kultivierten Spezies Rassen mit verschiedenen Chromosomenzahlen vorkommen. *R. chinensis* f. *viridiflora* und mehrere *chinensis*-Hybriden erweisen sich als diploid; die zu derselben Spezies gestellte Teerose «Gloire de Dijon», sowie

die als Nr. 100 oben beschriebene *chinensis*-Form und alle zytologisch untersuchten Verbindungen der *chinensis* mit *gallica* sind dagegen tetraploid. Wahrscheinlich ist die durch die Triploidie manifestierte Kreuzung als eine sehr alte zu betrachten und die Chromosomengarnitur, welche die Form als einen F_1 -Bastard entschleierte, hat sich zweifelsohne bei dieser Gartenrose durch eine ununterbrochene Anwendung vegetativer Vermehrung erhalten. Es mag jedoch hervorgehoben werden, dass diese triploide Form natürlicherweise auch einer einzigen *chinensis*-Rasse entstammen könnte und zwar einer diploiden, die zum Teil diploide Gameten hervorgebracht habe.

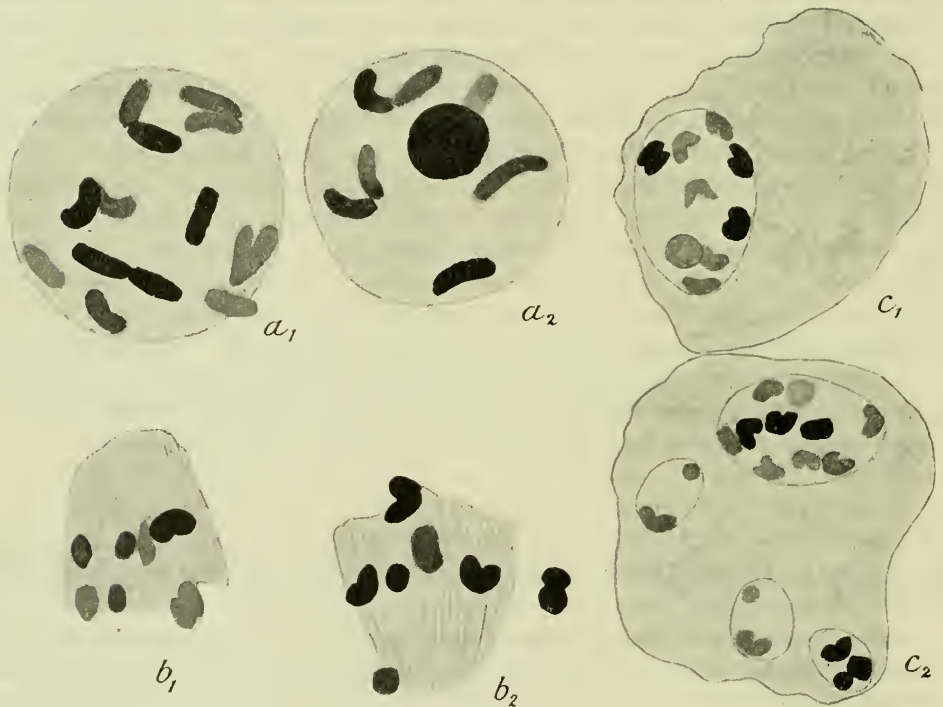


Fig. 16. *chinensis*. a_1 – a_2 Diakinesekern mit 7 bivalenten und 7 univalenten Chromosomen. b_1 – b_2 Heterotype Metaphase mit derselben Chromosomengarnitur. c_1 – c_2 Interkinese mit Zwergkernen.

Fig. 20 a stellt eine 21 Chromosomen zeigende Platte in einer Zelle der Fruchtknotenwand dar.

Bei vorliegendem Spezimen wurde die Pollenentwicklung studiert. In den Diakinesekernen finden sich 7 gepaarte und dieselbe Anzahl ungepaarter Chromosomen. Fig. 16 a stellt einen geschnittenen Kern dar. Der Unterschied zwischen den bivalenten und den univalenten Chromosomen geht mit grosser Deutlichkeit hervor. Die Gemini treten hier hinsichtlich der Lage der beiden Partner zu einander unter vielerlei verschiedenen Gestalten auf. Alle Übergänge zwischen parallelen, fest zusammenhaftenden und völlig ausgewichenen, in einer Reihe liegenden Paarlingen können beobachtet werden. Dieses variable Aussehen der Doppelchromosomen während der Diakinese charakterisiert auch

die meisten oben beschriebenen Rosen mit ausschliesslich gepaarten Chromosomen. Dagegen ist die Geminiform bei den Rosen der *Canina*-Sektion nicht so veränderlich. Die Paarlinge liegen hier nahezu immer mehr oder minder parallel (S. 192). In allen Diakinesekernen dieses *chinensis*-Individuums, die zur Zählung der Chromosomen geeignet waren, fand sich dieselbe Anzahl bivalenter und univalenter Chromosomen. In einigen Fällen hatten jedoch die Partner eines Paares sich ein wenig von einander separiert. Es ist daher nicht ausgeschlossen, dass man bei Durchmusterung einer grösseren Anzahl von Kernen auch solche Fälle auffinden könnte, wo man eher die Zahl der Gemini auf nur 6 feststellen wollte.

Sowohl während der Diakinese als auch in dem Synapsisstadium konnte mehrmals der als Zytomixis bezeichnete Kerndurchtritt zwischen benachbarten PMZ beobachtet werden.

In der Fig. 16 b wird eine Metaphase in ein wenig schiefer Profilstellung dargestellt. In der Spindel erscheinen 7 Doppelchromosomen und 7 ungepaarte Chromosomen. In der folgenden Anaphase wandern die Einzelchromosomen als ganze Chromosomen, also ungeteilt, nach den Polen. Hierin stimmt die vorliegende Form mit dem *Drosera*-Bastard überein. Bei den Rosen der *Canina*-Sektion verläuft dagegen die Anaphase in einer ganz anderen Weise (S. 196). Die univalenten Chromosomen werden bei den letzteren nicht verteilt, sondern geteilt, und ihre Hälften weichen auseinander und wandern nach den Polen.

Im Interkinesestadium kann die Verteilung der Chromosomen auf die Tochterkerne am besten studiert werden. Zunächst wird dabei observiert, dass in der Regel nicht alle Chromosomen den zwei ordentlichen Dyadenkernen einverleibt sind, sondern einige liegen ausserhalb derselben, entweder frei im Plasma oder von einer besonderen Kernmembran umschlossen. Die Zahl dieser Zwergkerne oder im Plasma liegender Chromosomengruppen beträgt gewöhnlich 1—3. Unter diesen Zwergkernen begegnet man auch solchen, die ausser einem kleinen Nukleolus nur ein einziges Chromosom enthalten. (Fig. 16 c.) Diese Figur stellt eine geschnittene PMZ auf das Interkinesestadium dar, wo die 21 Chromosomen auf 5 Kerne verteilt sind; die zwei grösseren Tochterkerne haben beziehungsweise 8 und 9 Chromosomen; von den drei übrigen enthalten zwei je nur ein Chromosom und die dritte ist zweichromosomig. In einem Pollenfach wurde die Anzahl der Chromosomen in 28 der grösseren Interkinesekerne (mit 7 Chromosomen und darüber) gezählt

Chromosomenanzahl	7	8	9	10	11	12
Zahl der Kerne	4	12	7	3	1	1

Aus der Tabelle erscheint, dass die Mehrzahl der Kerne weniger als die Hälfte der Chromosomensumme (10—11) enthält. In Anbetracht des häufigen Vorkommens von Zwergkernen während der Interkinese ist dies ja auch zu erwarten. Auch in diesem Punkt, d. h. in der Bildung von Sonderkernen nach der ersten Teilung, stimmt diese Rose mit *Drosera obovata* überein. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass auch eine Längsteilung einzelner Chromosomen bei dieser Rose stattfinden kann, aber ich glaube nicht, dass dies eine

häufige Erscheinung ist. Die Chromosomensumme des Interkinesestadiums könnte in mehreren PMZ auf 21 bestimmt werden (vgl. Fig. 16 c), was darauf deutet, dass die univalenten Chromosomen keine Längsteilung in der heterotypen Teilung erfahren haben. Bei einer anderen triploiden Rose, *centifolia major*, scheinen dagegen häufig einige Einzelchromosomen schon in diesem Teilungsschritt halbiert zu werden (S. 164).

Die PMZ, welche die homotype Teilung zeigten, waren schlechter fixiert. Es scheint aber, als wenn der zweite Teilungsschritt in der Regel ohne Störungen vor sich ginge. Dies ist ja auch zu erwarten, da alle Chromosomen, die sich in den Äquatorialplatten der homotypen Teilung einordnen, in der Regel denselben morphologischen Wert haben, d. h. sie sind alle ganze Chromosomen. In einigen Spindeln konnten jedoch in der Anaphase verspätete Chromosomen beobachtet werden. Während dieser Teilung treten, wie ja auch von dem erwähnten Auftreten von Sonderkernen in dem Interkinesestadium zu erwarten ist, Zwergspindeln ziemlich häufig auf. Die Tetraden enthalten oft überzählige Zwergkerne, und in den Pollenfächern mit separierten Mikrosporen sind kleinere Zellen zwischen den grösseren zu finden. Ob keimungsfähige Pollenkörner gebildet werden, weiss ich nicht, aber zahlreiche Mikrosporen in jedem Pollenfach gelangen jedenfalls zu demjenigen Entwicklungsstadium, auf welchem sich der Inhalt in generative und vegetative Zelle differenziert. Auch nachdem diese Teilung des Mikrosporenkerns durchgeführt ist, scheinen die jungen Pollenkörner noch zum grössten Teil gesund zu sein.

192. *R. chinensis* JACQ. **semperflorens* (CURT.) KOEHNE det. ALMQUIST (Kew: *R. Indica*. From General Gordons grave). Fig. 54 b zeigt eine in einer Zelle der Scheinfruchtwand gefundene Platte mit 21 Chromosomen.

193. *R. francofurtana* MÜNCH. (Kew: *R. turbinata*. 1913 Kew). *R. turbinata* AIT. = *francofurtana* MÜNCH. Ich habe schon oben bei der Beschreibung eines tetraploiden Individuums dieser Gartenrose (S. 125) Anlass gehabt, einige äussere Merkmale auch dieses Spezimens anzugeben und über die Ansichten von der systematischen Stellung der Frankfurterrose zu berichten. Ich hob dort hervor, dass die CRÉPIN'sche Deutung dieser Gartenform als die Hybride *cinnamomea* $\times$ *gallica* mit dem Chromosomenbestand dieses Kewer Individuums im besten Einklang steht. Die triploide Natur des Strauches verrät den hybriden Ursprung, und da nun *gallica* tetraploid und alle untersuchten *cinnamomea*-Individuen diploid sind, stellt sich die somatische Chromosomenzahl 21 gerade als die für den Kreuzungsprodukt dieser Arten erwartete Zahl heraus. Es dürfte daher keinem Zweifel unterliegen, dass das vorhandene Spezimen der *francofurtana* wirklich den Bastard *cinnamomea* $\times$ *gallica* darstellt. Ich will aber ausdrücklich betonen, dass natürlich auch die Aussenmerkmale des Individuums entschieden zu Gunsten dieser Deutung spricht. Auch ALMQUIST führt diese Form auf eine Kreuzung der *gallica* mit *cinnamomea* zurück, und er ist der Meinung, dass *gallica* in diesem Bastard von der tetraploiden *francofurtana* (z. B. Nr. 108), die er als eine nicht-hybride *Gallicae*-Spezies betrachtet, vertreten ist.

Betreffs der zytologischen Beschaffenheit stimmt diese Form sehr genau mit der triploiden *chinensis* überein. In einigen somatischen Platten wurden 21 Chromosomen getroffen. Da die Fixierung der PMZ nicht besonders gut

gelungen war, habe ich keine eingehenderen Studien über das Verhalten der bivalenten und univalenten Chromosomen während der verschiedenen Phasen der Meiosis vorgenommen. In den Diakinesekernen kamen etwa 14 Chromosomen zum Vorschein, von welchen einige bivalent und andere univalent erschienen. Besser fixiert war die Metaphase. In diesem Stadium konnte in manchen PMZ die Anzahl der Chromosomen beider Kategorien genau gezählt werden. In der Regel wurden 14 Chromosomen getroffen, von welchen 7 erheblich grösser als die übrigen waren und als Gemini betrachtet werden müssen. In Übereinstimmung mit ROSENBERG's Deutung von der Chromosomenaffinität bei *Drosera obovata* glaube ich, dass jedes Doppelchromosom hier aus einem *gallica*- und einem *cinnamomea*-Chromosom zusammengesetzt ist, und



Fig. 17. *francofurtana* (*cinnamomea* $\times$ *gallica*). Metaphasen der 1. Teilung. *a* Seitenansicht; 7 bivalente und 7 univalente Chromosomen. *b* Polansicht; dieselbe Bindung. *c* Polansicht; 6 bivalente und 9 univalente Chromosomen.

dass die 7 ungepaarten Chromosomen sämtlich von *gallica* stammen. Diese Deutung wird unten im Kap. I besprochen.

Fig. 17 *a* zeigt eine heterotype Metaphasenspindel in Seitenansicht. Die Chromosomen, besonders die univalenten, sind unregelmässig in der Teilungsfigur zerstreut. Zwei Doppelchromosomen, die sehr lang ausgezogen erscheinen, sind schon bereit, das Auseinanderweichen der Partner zu vollziehen. Die sieben Einzelschrosomen sind deutlich von den grossen Gemini zu unterscheiden. Fig. 17 *b* und *c* stellen zwei ungeschnittene PMZ mit den Spindeln in Polansicht dar. Die Chromosomen bilden keine eigentlichen Platten, denn sie liegen wie in *a* auf sehr verschiedenen Ebenen. In *b* treten 7 bivalente und 7 univalente Chromosomen hervor; in *c* können nur 6 deutliche Doppelchromosomen beobachtet werden; statt dessen kommen aber 9 Einzelchromosomen zum Vorschein. Entweder ist in diesem Falle die Bindung zwischen den Chromosomen eines Paares abgeschwächt oder haben die Elemente eines Paares schon auseinander gerückt. Aus allen drei Figuren wird ersichtlich, dass einige Einzelchromosomen schon in diesem Stadium das Anzeichen einer beginnenden Spaltung erkennen lassen.

In der Anaphase scheinen die Einzelchromosomen am häufigsten als ganze aber längsgeteilte Chromosomen nach den Polen zu wandern. Nach einigen

Anaphasenspindeln zu urteilen, wo sich die Anzahl der Chromosomen als ein wenig erhöht herausstellte, ist es nicht ausgeschlossen, dass die Längshälften einzelner univalenten Chromosomen schon in der ersten Teilung sich trennen und zu entgegengesetzten Polen geführt werden. Das Interkinesestadium habe ich nicht gesehen. Ein Pollenfach mit PMZ in dem zweiten Teilungsschritt bietet verschiedene Bilder dar. In einigen PMZ wird die homotype Teilung anscheinend regelmässig durchgeführt und verspätete Chromosomen sind während der Anaphase und der Telophase nicht zu entdecken. Aus derartigen PMZ entstehen die regelmässigen Tetraden, die ziemlich häufig unter den vielgestaltigen anomalen zu betrachten sind. In anderen PMZ kommt eine grössere oder mindere Anzahl von in den Spindeln zurückgelassenen Chromosomen zum Vorschein. Es gibt auch PMZ, wo mehr als zwei Spindelfiguren während dieser Teilung auftreten, was darauf deutet, dass die Einzelchromosomen in der heterotypen Teilung den beiden Telophasenkernen nicht immer einverleibt werden. Aus PMZ der zwei letztgenannten Kategorien stammen wahrscheinlich die zahlreichen »Tetraden« mit überzähligen Zellen. Schliesslich kommt es auch vor, dass viele PMZ den zweiten Teilungsschritt überhaupt nicht durchführen. Eine Querwand wird unmittelbar nach der ersten Telophase zwischen den beiden Tochterkernen ausgebildet. Es scheint, als wenn diese Wandbildung von der äusseren Membran ausginge und der Plasmakörper somit in zentripetaler Richtung in zwei Zellen zerlegt werde. PMZ werden beobachtet, wo die Querwand schon als eine breite ringförmige Leiste hervortritt, wenn die Spindelfasern zwischen den Telophasenkernen noch im Zentrum der Zelle zu sehen sind. Dyadenverbände treten in einem späteren Stadium nicht selten unter den mehr oder minder regelmässigen Tetraden auf. Diese Erscheinung, dass die meiotischen Teilungen mit Dyaden statt Tetraden beendet werden, ist als eine Abnormität bei einigen Hybriden und apogamen Pflanzen getroffen worden, z. B. in den Gattungen *Houttuynia* (SHIBATA und MIYAKE 1908 S. 142), *Taraxacum* (OSAWA 1913, Fig. 55), *Hieracium* (ROSENBERG 1917, Fig. 192), *Eupatorium* (HOLMGREN 1919, Fig. 16 f), *Chondrilla* (ROSENBERG 1912) und *Mirabilis* (TISCHLER 1908, Fig. 19). Oben wurde das Vorkommen solcher Dyaden auch bei meinem oktoploiden Bastard erwähnt. Andere anomale Erscheinungen, die mit der hybriden Natur dieser Rose in Beziehung stehen dürfen, sind die verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeit der PMZ in demselben Pollenfache und vereinzelte Fälle von dem Vorkommen von zwei Samenanlagen in demselben Fruchtknoten (vgl. Nr. 149).

194. *R. centifolia* L. var. *major* hort. (Das Individuum stammt aus der Handelsgärtnerei des H. B.). Die Zentifolie «has been in cultivation in Europe for more than 2000 years, and was probalby introduced there from Asia, where it may have been in cultivation from time immemorial, consequently its origin and native country can only be surmised» (HURST 1921). Nach einigen Angaben soll sie in Wäldern des östlichen Kaukasus im wilden Zustande getroffen sein (vgl. KELLER 1900, S. 51). Von den meisten Autoren (z. B. CRÉPIN, Primitiae S. 592) wird diese Rose als nur eine Abart der *R. gallica* betrachtet. Einige Verfasser wollen sie aber auf eine alte Kreuzung dieser Spezies mit *R. moschata* zurückführen (vgl. HURST 1921). Die untersuchte Rasse, *centifolia major* hort., ist eine der am häufigsten kultivierten Formen dieser wohlbekannten

Gartenrose. Sie hat sich als triploid herausgestellt und die Chromosomenbindung in den PMZ folgt dem *Drosera*-Schema. Die vorhandene Sippe kann daher kaum anders als durch die Kreuzung einer *gallica* ($x = 14$) mit einer diploiden Rose ($x = 7$) entstanden gedeutet werden. Vielleicht ist diese zweite Stammart gerade die soeben erwähnte *moschata*, die sich als diploid erwiesen hat. Es würde interessant sein, die Chromosomenzahl auch bei anderen *centifolia*-Rassen kennen zu lernen. Es ist nämlich möglich, dass es auch tetraploide Formen dieser Gartenspezies gibt, denn bei zwei Abänderungen der Moosrose, die als eine vegetative Mutante der Zentifolie betrachtet wird, habe ich diese höhere Chromosomenzahl gefunden (siehe oben S. 129).

Eine somatische Metaphasenplatte mit 21 Chromosomen wird in der Fig. 20 b veranschaulicht. Die abgebildete Platte wurde in der Fruchtknotenwand getroffen; dass die Chromosomen ein wenig dicker als gewöhnlich erscheinen ist auf die Fixierung zurückzuführen. In den studierten Diakinesekernen konn-

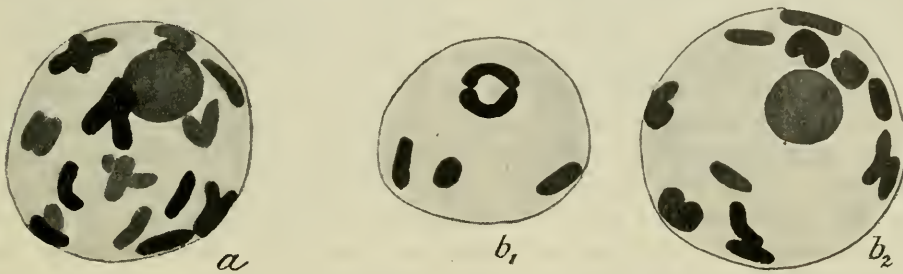


Fig. 18. *centifolia major*, Diakinesestadium. a Ungeschnittener und b_1 – b_2 geschnittener Kern, je mit 7 bivalenten und 7 univalenten Chromosomen.

ten 7 Gemini und 7 Einzelchromosomen gezählt werden. Fig. 18 a zeigt einen ungeschnittenen Kern und Fig. 18 b einen geschnittenen. In Fig. 19 a ist das frühe Anaphasenstadium dargestellt. Aus der Figur erhellt nicht mit derselben Deutlichkeit wie in dem Mikroskop, dass die Chromosomen in derselben Weise wie in der Diakinese gepaart sind. In dem abgebildetem Falle sind sämtliche Chromosomen im Äquator eingeordnet. Solche sehr regelmässige Platten sind aber seltener als die mehr oder minder unregelmässigen mit einigen ausserhalb der Äquatorialebene liegenden Chromosomen. Das späte Anaphasenstadium war in dem geschnittenen Material spärlich vertreten. In den beobachteten Fällen fanden sich aber in der Regel einige verspätete Chromosomen. Die Verteilung der Chromosomen in dem ersten Teilungsschritt kann in den folgenden Stadien, der Interkinese und der homotypen Anaphase, berechnet werden. Es stellt sich dabei heraus, dass in weitaus den meisten Fällen alle Chromosomenelemente in den beiden Tochterkernen einbezogen worden sind; isolierte Chromosomen oder Chromosomengruppen kommen nämlich während der Interkinese und der zweiten Metaphase in der Regel nicht vor. In dreissig Interkinesekernen und homotypen Metaphasenplatten wurden folgende Chromosomenzahlen gefunden (die betreffenden PMZ befanden sich in zwei Fächern desselben Staubblattes):

Anzahl der Chromosomen	9	10	11	12	13	14	15
Anzahl der Kerne oder Platten	1	6	10	6	5	1	1

Wird diese Zusammenstellung mit derjenigen verglichen, die über die Chromosomenzahlen einer ungefähr gleichgrossen Anzahl von Interkinesekernen bei der ebenfalls triploiden *chinensis*-Form oben (S. 161) gemacht wurde, fällt es sogleich auf, dass die Dyadengruppen bei der vorhandenen Form erheblich chromosomenreicher sind. An dieser Verschiedenheit mögen zwei Umstände Schuld tragen. Erstens werden bei dem betreffenden *chinensis*-Spezimen in der Regel nicht alle Chromosomen den Tochterkernen einverleibt, sondern einige bleiben zwischen ihnen zurück und bilden kleine Sonderkerne. Bei *centifolia major* werden dagegen nahezu immer alle Chromosomen den Tochterkernen einverleibt. Zweitens werden bei *chinensis* die Einzelchromosomen in weitaus den meisten Fällen ungeteilt in die Tochterkerne aufgenommen; bei *centifolia* dagegen scheinen häufig einige univalente Chromosomen schon in dem ersten Teilungsschritt geteilt und ihre Spalthälften als selbstständige Chromosomenelemente den Tochterkernen zugeführt zu werden. Dass dem so bei der vorhandenen Form sein muss, geht daraus hervor, dass die Chromosomensumme der beiden Tochterkerne häufig grösser als 21 ist. Die Dyadengruppen in der in Fig. 19 b abgebildeten PMZ, die sich in spätem Interkinesestadium befindet, enthalten z. B. je 13 Chromosomen. In den homotypen Metaphasenplatten in Fig. 19 c kommen 12 bzw. 15 Chromosomen zum Vorschein. Die grosse Chromosomenzahl der letzteren Platte kann darin ihre Erklärung finden, dass die separierten Spalthälften eines oder einiger Chromosomen nach demselben Pol geführt worden sind (vgl. die von ROSENBERG (1917) untersuchten *Hieracium*-Bastarde). Ein anderer Umstand, der für das Stattfinden einer Längsspaltung einiger univalenter Chromosomen schon während der ersten Teilung spricht, ist das häufige Vorkommen in den Dyadengruppen von einigen sehr kleinen Chromosomenelementen. Es ist sehr gut möglich, dass, nach der Meinung ROSENBERG's (1917, S. 149) die verfrühte Spaltung der Einzelchromosomen davon befördert wird, dass sich die letzteren während der Metaphase in der Äquatorialebene einordnen; dass bei der vorhandenen Form in gewissen Fällen sogar alle univalenten Chromosomen im Äquator getroffen werden können, wurde oben erwähnt (Fig. 19 a). Auch bei den Rosen der *Canina*-Sektion, wo die Einzelchromosomen in dem ersten Teilungsschritt durchgängig eine Halbierung erfahren, erfolgt die Einordnung der letzteren in der Äquatorialebene mit grosser Präzision.

Während der Anaphase und Telophase der zweiten Teilung kommen in der Regel einige in der Spindelfigur zurückbleibenden Chromosomen zum Vorschein. Wahrscheinlich haben wir hier hauptsächlich mit in der heterotypen Teilung entstandenen Spalthälften der univalenten Chromosomen zu tun, die eine neue Längsteilung vorbereiten (Fig. 19 d). ROSENBERG (1917) hat bei seinen *Hieracium*-Bastarden das Verhalten der ungepaarten Chromosomen während der beiden Teilungsschritte genau studiert, und er hat zuerst diese Deutung vorgebracht (S. 170). In dem Bericht über die Pollenentwicklung der Caninen wird diese Frage näher erörtert (S. 202). Die meisten Tetradenverbände enthalten bei der vorhandenen Form keine überzähligen Zellen; dagegen

sind häufig Zwergkerne in den grösseren Tetradenzellen eingeschlossen. Die letzteren gehen häufig zu Grunde, ehe sie sich von einander getrennt haben. Ältere Stadien als die Tetraden habe ich nicht gesehen. Von HURST (1921) wird angegeben, dass die von ihm untersuchten *centifolia*-Rassen zu 95 % schlechtes Pollen haben.

Fälle des Vorkommens von zwei Samenanlagen in demselben Fruchtknoten wurden auch bei diesem Gartenbastard beobachtet.

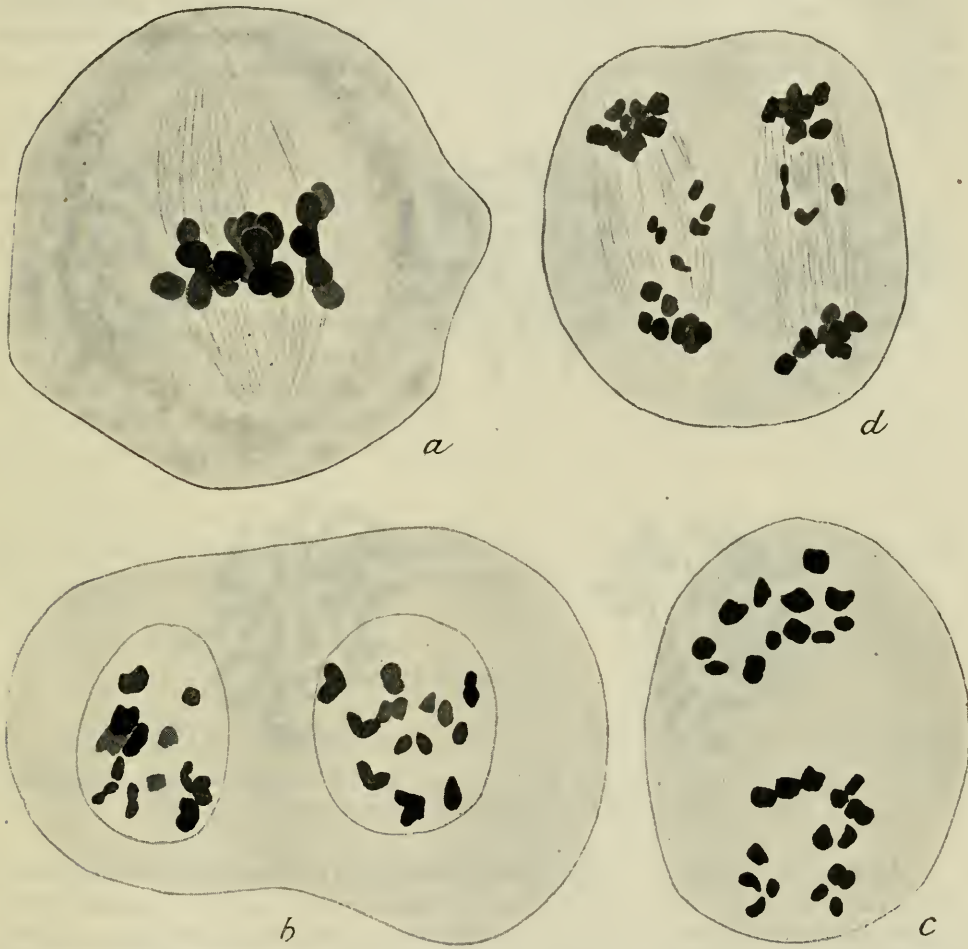


Fig. 19. *centifolia major*. *a* Frühes Anaphasenstadium der 1. Teilung. *b* Interkinese. *c* Homotype Metaphase. *d* Homotype Telophase mit Spaltung der im Äquator zurückbleibenden Chromosomen.

195. »*R. gallica* var. *nana*« nach der Etikette in Kew. ALMQUIST hat auf Grundlage meines gepressten Blütenzweiges dieses Individuums eine neue *Gallicae*-Spezies aufgestellt, die er *R. kewensis* nennt (ALMQUIST 1920, S. 41). Die Form hat sich bei der zytologischen Untersuchung als triploid herausgestellt. Leider habe ich nicht die Bindung der 21 Chromosomen während der Diakinese oder der heterotypen Anaphase studieren können, denn alle Stadien zwischen der Synapsis und der Interkinese fehlen in meinem fixierten Material.

Die späteren Stadien der Tetradenteilung erinnern aber sehr an die entsprechenden Entwicklungsstufen bei dem oben beschriebenen triploiden *chinensis*-Bastard und bei der hybriden *francofurtana*. Wahrscheinlich ist auch die vorhandene Form als ein triploider Bastard zu deuten und zwar als ein Kreuzungsprodukt einer tetraploiden *gallica*-Form und einer diploiden Rose; sie möchte demnach betreffs ihrer Entstehung mit den hier erörterten Formen der Frankfurterrose (*gallica* $\times$ *cinnamomea*) und der Zentifolie (*gallica* $\times$ *moschata*?) verglichen werden. Welcher Spezies die diploide Stammform in diesem Falle angehört hat, wage ich, nur auf Grundlage des gepressten Zweiges, nicht auszusagen. In der Gartenlitteratur habe ich keine näheren Angaben über diese Varietät der *R. gallica* finden können.



Fig. 20. Somatische Platten triploider Rosen. *a chinensis*. *b centifolia major*. *c »gallica var. nana»*. *d cinnamomea* $\times$ *pendulina*. *e pendulina*-Bastard (Nr. 197).

In Fig. 20 c wird eine somatische Platte mit 21 Chromosomen dargestellt. Der erste Teilungsschritt wurde, wie erwähnt, nicht studiert. In den Metaphasenplatten der homotypen Teilung kommen in der Regel 10 oder 11 Chromosomen zum Vorschein. Ist die Bindung der Chromosomen während der Reduktionsteilung bei dieser Rose dieselbe wie bei den oben beschriebenen triploiden Formen (*Drosera*-Schema), so müssten diese in den homotypen Metaphasen gefundenen Zahlen so gedeutet werden, dass sich die sieben Einzelchromosomen in der heterotypen Anaphasen gewöhnlich regelmässig auf die beiden Tochterkerne verteilen. In der Regel treten keine Zwergspindeln während der homotypen Teilung auf. Die letztere wird häufig nicht ohne Störungen vollzogen, denn noch im späten Telophasenstadium können in den Spindelfiguren zurückgebliebene Chromosomen sehr oft beobachtet werden. Überzählige Tetradenzellen und mehrkernige Mikrosporen kommen auch häufig vor.

196. *R. cinnamomea* × *pendulina* (Uppsala: *R. acicularis* × *cinnamomea*). ALMQUIST det. *R. acicularis* × *cinnamomea*. In meiner vorläufigen Mitteilung wurde dieses Individuum unter dem letzteren Namen erwähnt. Die triploide Chromosomenzahl dieser Rose stimmt nicht mit der bei *R. acicularis* gefundenen haploiden Zahl 28 überein. Ist diese Deutung der Kreuzung richtig, müssen also tetraploide *acicularis*-Formen existieren. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass die eine Stammform nicht *acicularis* sondern die tetraploide *pendulina* ist. Die äusseren Merkmale deuten darauf. Der gepresste Blütenzweig ist, wie bei *pendulina*, vollkommen unbewaffnet. Die Blättchen, zu 7, haben die Form der *pendulina* und sind vollkommen kahl, an dem Mittelnerv mit spärlichen Drüsen.

Die somatische Zahl wurde auf 21 bestimmt (Fig. 20 d). In PMZ, welche die Diakinese und die heterotype Metaphase zeigten, konnten 14 Chromosomenklumpen gezählt werden; die nähere Natur der letzteren war aber wegen der schlechten Fixierung schwer zu entscheiden. Aus dieser Anzahl der während der ersten Teilung auftretenden Chromosomen erhellt aber, dass die Bindungsverhältnisse hier dieselben wie bei den vorher beschriebenen triploiden Rosen sind, d. h. die Affinität der Chromosomen ist von demselben Typ wie bei dem *Drosera*-Bastard. Die Einordnung der Chromosomen in der heterotypen Spindel erfolgt sehr unregelmässig. Die späteren Stadien der meiotischen Teilungen habe ich nicht gesehen. Die jungen Mikrosporen haben sehr verschiedene Grössen, was darauf deutet, dass während der Teilungen verspätete und im Plasma zurückbleibende Chromosomen eine häufige Erscheinung sein müssen.

197. *R. pendulina*-Bastard (Uppsala: *R. macrophylla*). ALMQUIST det. *R. pendulina* × *blanda*. Die untersuchten Spezimen der *blanda* sind wie *pendulina* tetraploid. Die somatische Zahl ist 21 (Fig. 20 e).

Sektion *Caninae* CRÉP

Alle von mir untersuchten Rosen mit den folgenden Chromosomengarnituren:

7	bivalente	+	14	univalente	=	28	Chromosomen
7	»	+	21	»	=	35	»
7	»	+	28	»	=	42	»

gehören der Sektion *Caninae* an. Wie ich schon früher in der vorläufigen Mitteilung ausgesprochen habe und wie hier unten näher ausgeführt werden soll (Kap. 1—4), deute ich alle diese Rosen auf Grundlage ihrer zytologischen Verhältnisse als Bastarde verschiedenchromosomiger Eltern und zwar als uralte Primärbastarde, welche sich von ihrer Entstehung an durch apomiktische Samenbildung vermehrt haben. Die Gametenkerne ihrer Eltern müssen teils 7, teils 21 oder 28 oder 35 Chromosomen gehabt haben (Kap. 1 und 3). Natürlich ist zu erwarten, dass in numerischer Hinsicht dieselben Chromosomengarnituren auch bei manchen anderen, der *Canina*-Sektion nicht angehörigen Bastarden auftreten können, aber solche Kreuzungsprodukte habe ich noch nicht untersucht. Da das Verhalten der Chromosomen während der meiotischen

Teilungen bei allen diesen *Caninae*-Formen, unabhängig von der Anzahl der Einzelchromosomen, in jeder Beziehung dasselbe ist, gebe ich in einem späteren Abschnitt (S. 191) eine zusammenfassende und diskutierende Darstellung über den Verlauf dieser Teilungen in den PMZ und in den EMZ. Zunächst folgt nur ein Bericht über das untersuchte Material vom systematischen Gesichtspunkte aus und kurze Angaben darüber, in welchem Entwicklungsstadium der PMZ oder der EMZ die Chromosomenzahl gezählt wurde. Es verdient aber bemerkt zu werden, dass ich bei den allermeisten Formen alle wichtigeren Entwicklungsstufen der PMZ gesehen habe.

Unter den untersuchten Formen finden sich Vertreter sämtlicher den *Caninae* angehörender Untersektionen und Artengruppen (siehe weiter Kap. 4). In bezug auf die Anzahl und die Umfassung der Subsektionen bin ich der KELLER'schen Darstellung (1900) in ASCHERSON's und GRÄBNER's Synopsis gefolgt.

6. Typ: 7 Gemini + 14 Einzelchromosomen. Som. Zahl 28.

Tetraploide Formen.

Untersektion *Vestitae* R. KELLER.

Zu diesem zytologischen Typ gehören die untersuchten Formen der alten Gesamtart *R. villosa* L. (= *R. mollis* SM. + *R. pomifera* HERRM.). Auch BLACKBURN und HARRISON (1921) haben bei zwei Formen von *mollis* dieselbe Chromosomengarnitur getroffen. Diese Verfasser haben auch die verwandte Art *R. omissa* DÉSEGL. mit demselben Resultat untersucht. Diese Spezies fehlt in meinem Material. Die Bestimmung des in meiner vorläufigen Mitteilung (1920, S. 304) unter diesem Namen erwähnten Individuums hat sich, wie auch BLACKBURN und HARRISON (S. 176) vermutet haben, als unrichtig herausgestellt. Das betreffende Spezimen dürfte aber nicht der Bastard *tomentosa* × *pimpinellifolia* sein, wie es die genannten Verfasser (S. 178) aus gewissen Gründen angenommen haben. Von den drei übrigen der Untersektion *Vestitae* angehörenden Spezies ist *tomentosa* pentaploid (Typ 7), während *orientalis* und *heckeliana* noch nicht untersucht worden sind.

198—200. Formen der *R. mollis* SM. Europa, mit Ausnahme von Süd-europa; Westasien.

198. *R. mollis* **hesslensis* MATSS. var. *inversifolia* MATSS. det. MATSSON (Spont. in H. B.: R. 14). ALMQUIST det. *R.* (Vill.) *austera* (MATSS.) **contra-nummularia* AT. mss. in herb. Bei dieser Form wurde die Pollenentwicklung studiert. Alle Stadien der Meiosis wurden in dem geschnittenen Material gefunden. Die Chromosomenzahl wurde in Diakinesekernen und in somatischen Platten gezählt. Fig. 25 a zeigt das Diakinesestadium.

199. Dieselbe Subspezies und Varietät det. MATSSON. ALMQUIST det. *R.* (Vill.) *austera* (MATSS.) AT. mss. in herb. (Spont. in H. B.: U 16). Im

Diakinese- und frühen Metaphasenstadium der EMZ wurden 21 Chromosomen gefunden, von welchen 7 doppelt waren. Von der Pollenentwicklung wurden nur Tetraden und junge Mikrosporen beobachtet. Fig. 38 a zeigt einen Nuzellus im Archesporstadium.

200. *R. mollis* **hesslensis* MATTS. var. *correctellidens* MATTS. det. MATTSON. ALMQUIST det. *R. (Vill.) spinescens* CHRIST. (Spont. in H. B.: *mollis* 11). In Fig. 24 a wird eine somatische Platte mit 28 Chromosomen dargestellt. Die Chromosomenzahl wurde auch im Diakinesestadium der EMZ und der PMZ gezählt. Fig. 45 b zeigt das sporogene Gewebe einer Samenanlage mit einer Tetrade, einer Dyade und mehreren EMZ im Synapsis- und Spiremstadium. Ein Fall des Vorkommens von zwei Samenanlagen in demselben Fruchtknoten wurde beobachtet.

201. *R. pomifera* HERRM. Europa, Westasien. Confirm. ALMQUIST. Dieses Individuum scheint **recondita* R. KELLER, die häufigste Form des Alpengebietes, zu sein (H. B.: U 10). Die somatische Chromosomenzahl beträgt 28. Die Pollenentwicklung wurde genau studiert. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium der PMZ und der EMZ (Fig. 21 a) gezählt. Fig. 27 f zeigt die Metaphase einer PMZ, wo sich alle Einzelchromosomen noch nicht in der Äquatorialplatte eingeordnet haben; Fig. 34 d stellt die homotype Anaphase der Abkömmlinge der Einzelchromosomen dar und Fig. 36 a eine aus zahlreichen Zellen zusammengesetzte »Tetrade«. Durch Messungen wurde konstatiert, dass die PMZ und deren Kerne bei der riesigen *pomifera* sich während des Spiremstadiums nicht wesentlich in bezug auf Grösse von denjenigen der erheblich kleineren *mollis* (Nr. 198) unterscheidet. Die letztere Spezies unterscheidet sich von *pomifera* hauptsächlich durch die geringe Grösse der verschiedenen Organe. Wie die Zellengrösse ist auch die Zahl und die Grösse der Chromosomen dieselben bei den beiden Arten. Der äussere Grössenunterschied scheint also in der Grösse der generativen Zellen keinen entsprechenden Ausdruck zu finden.

202. *R. pomifera* **Grenieri* R. KELLER det. ALMQUIST (unter den Benennung *R. (Vill.) Grenieri* DÉSÉGL.) (Uppsala). Bei dieser Sippe wurde die Pollenentwicklung eingehend studiert. Die Chromosomenzahl wurde in der Diakinese sowie in der heterotypen Metaphase und Anaphase gezählt. Besonders deutlich konnte an diesem Material das letzterwähnte Stadium studiert werden. Folgende Figuren beziehen sich auf dieses Individuum: Fig. 27 b (Übergangsstadium zwischen der Diakinese und der Metaphase), Fig. 28 b (späte Metaphase in Polansicht); Fig. 28 a (dasselbe Stadium in Seitenansicht); Fig. 31 d (späte Anaphase in Seitenansicht); Fig. 30 a (dasselbe Stadium in Polansicht).

Untersektion *Rubrifoliae* CRÉP.

Diese Untersektion enthält nur eine Spezies, *R. rubrifolia*, die in den höheren Gebirgen Mittel- und Südeuropas vorkommt. Die von STRASBURGER in bezug auf die Embryosackentwicklung untersuchte *R. livida* ist diese Art. In seiner *Alchemilla*-Arbeit (1904) erwähnt dieser Verfasser, dass er seine embryologischen Untersuchungen auf einige andere Rosen, besonders *cinnamomea*,

rubiginosa und *canina* ausgedehnt habe, und er gibt dann an, dass sich »bei *Rosa*« die Reduktionsteilung mit 8 Chromosomenpaaren vollzieht. Es ist aber fraglich, ob STRASBURGER wirklich bei anderen Arten als bei der abgebildeten *cinnamomea* die Chromosomenzahl gezählt hat. *R. livida*, *canina* und *rubiginosa* haben ja nämlich erheblich grössere Chromosomenzahlen als *cinnamomea*, deren haploide Zahl, wie oben gezeigt, 7 ist. In einer späteren Arbeit (1910, S. 424) sagt er jedoch, dass er bei *livida*, *cinnamomea* und einer der vielen Formen von *canina* in den diploiden Zellen 16 und in den haploiden 8 Chromosomen gefunden habe.

ALMQUIST stellt diese Art in den Verwandtschaftskreis der *Cinnamomeae*. In bezug auf die zytologischen Verhältnisse stimmt sie aber völlig mit den *Caninae* überein.

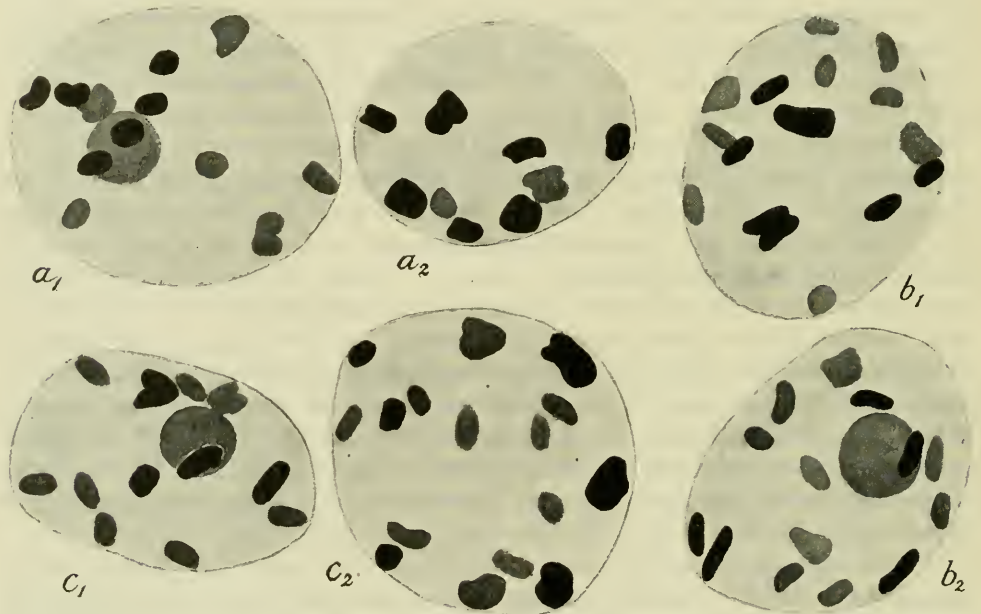


Fig. 21. Diakinesen. a_1 — a_2 *pomifera* **recondita*, 7 bivalente und 14 univalente Chromosomen. b_1 — b_2 *stylosa*; Fall geschwächter Affinität: 6 bivalente und 23 univalente Chromosomen. c_1 — c_2 *canina* **salicifolia*, 7 bivalente und 21 univalente Chromosomen.

203. *R. rubrifolia* VILL. (Kew.: *R. r.* 225—13. Zoeschen). ALMQUIST nennt die Art mit dem um ein Jahr älteren Namen *R. glauca* POURR. non Vill. Die somatische Chromosomenzahl beträgt 28.

204. *R. rubrifolia* var. *glaucescens* (WULFEN) R. KELLER (H. B.). Confirm. ALMQUIST. Die Pollenentwicklung untersucht. Das Material stellte sich für das Studium der heterotypen Teilung als besonders vorteilhaft heraus. Fig. 29 a und b zeigen die Anaphase dieses Teilungsschrittes. In beiden Spindelfiguren kann die Anzahl der Chromosomen gezählt werden.

205. Dieselbe Varietät (H. B.: U 7). ALMQUIST det. *R. glauca* POURR. Die somatische Chromosomenzahl beträgt 28. Bei diesem Individuum wurde die Tetradenteilung der EMZ studiert. Fig. 43 a zeigt das frühe Metaphasenstadium der homotypen Teilung mit 21 Chromosomen in der oberen und 7 in der unteren Dyadenzelle.

7. Typ: 7 Gemini + 21 Einzelchromosomen. Som. Zahl 35.

Pentaploide Formen.

Dieser Typ charakterisiert die weitaus grösste Mehrzahl der Spezies der *Canina*-Sektion. Rosen mit dieser Chromosomengarnitur habe ich in allen Untersektionen, die *Rubrifoliae* und dieser *Junzilliae* ausgenommen, getroffen.

Untersektion *Eucaninae* CRÉP.

R. stylosa DESV.

Westliches Europa.

206. *R. stylosa* DESV. (Uppsala: *R. styl.*). ALMQUIST Confirm. Da ich in dem Formenkreise dieser mannigfach abändernden Spezies auch eine hexaploide Form gefunden habe (Nr. 273) und die Art meiner Meinung nach daher als heterophyletisch zu betrachten ist (vgl. *R. glutinosa*), wäre es vom systematischen Gesichtspunkte aus interessant, klarzulegen, welche Abänderungen pentaploid und welche hexaploid sind. Im Interesse einer solchen Auseinandersetzung gebe ich hier kurze Beschreibungen der untersuchten Formen. Vorhandenes Individuum kann folgendermassen kurz charakterisiert werden: Die langen Blütenzweige mit kräftigen, hakigen Stacheln; Blättchen gross, länglich-elliptisch, oben kahl, unten nur an den Nerven behaart; Zähne in der Regel einfach, nach vorn gestreckt, zu einer deutlichen Spitze zusammengezogen; Blütenstände mehrblütig; Hochblätter in eine lange laubartige Spitze ausgezogen; Blütenstiele anfangs mit vereinzelt Stieldrüsen, im Fruchtstadium ohne Stieldrüsen; Kelchblätter drüsenlos, am Rande behaart; Kelchbecher und Scheinfrucht drüsenlos; Griffel zu einer einheitlichen Säule zusammengewachsen, kahl. Nach KELLER's (1900) Darstellung der *stylosa*-Formen wäre dieses Spezimen am nächsten vielleicht zu var. *leucochroa* SER. zu stellen; stimmt aber auch sehr gut mit der Beschreibung CHRIST's von var. *systyla* BAKER in CHRIST, Die Rosen der Schweiz.

Bei dieser Form wurde die Pollenentwicklung verfolgt. Die Zählung der Chromosomen wurde in Diakinesekernen gemacht. Fig. 21 b stellt einen Kern in diesem Stadium dar, wo die Bindung bei einem Paar geschwächt ist.

207. *R. stylosa* DESV. (Uppsala: *R. styl.*). Da dieses Individuum nach ALMQUIST von der typischen *stylosa* in der Blattform und Zahnung abweicht (gehört dem *Connivens*-Typus, nicht wie die wahre *stylosa* dem *Rufula*-Typus an), betrachtet er dasselbe als eine neue Spezies, *R. bi-stylosa* AT. mss. in herb. Mein gepresstes Material kann in folgender Weise beschrieben werden: Blütenzweige mit starken, hakigen Stacheln bewaffnet; Blättchen mittelgross, oval, kurzer und breiter als bei vorigem Spezimen, oben kahl, unten am Mittelnerv spärlich behaart oder oft nahezu völlig kahl; Rachis jedoch stets dicht behaart; Zahnung einfach, oft etwas unregelmässig; Zähne einwärts gekrümmt; Blütenstände reichblütig (bis 10-blütig); Blütenstiele behaart, noch im Fruchtstadium mit zahlreichen Stieldrüsen bekleidet; Kelchbecher und Scheinfrucht

drüsenlos; Kelchblätter behaart, am Rücken mit Stieldrüsen besetzt; Griffel kahl, nicht zusammengewachsen, aber doch die gleiche Länge wie bei voriger Form erreichend: der über den stark kegelförmig erhobenen Diskus hervortretende Teil derselben 3 mm.

Fig. 24 b zeigt eine somatische Platte mit 35 Chromosomen. In den Diakinesekernen kommen etwa 28 Chromosomenelemente vor; die Fixierung der PMZ war nicht so gut, dass die Anzahl der Gemini und der Einzelchromosomen hätte genau gezählt werden können.

Über die systematische Stellung der *R. stylosa*.

Das Vorkommen bei *R. stylosa* von sehr langen, zu einer Säule vereinten Griffeln, das Hauptmerkmal der Rosen der Sektion *Systylae*, hat die systematische Stellung dieser Spezies zu einer viel umstrittenen gemacht, und dem Auftreten dieses Merkmals bei dieser sonst *Caninae*-ähnlichen Spezies wird heute noch von verschiedenen Rhodologen eine verschiedene Bedeutung beigegeben. KELLER (1900) hat in seiner Monographie der mitteleuropäischen Rosen die in diesem Punkt divergierenden Ansichten zusammengestellt. Einige Verfasser sind davon überzeugt, dass *stylosa* wegen des Vorkommens des betreffenden Merkmals nahe verwandtschaftliche Beziehungen zur Sektion *Systylae* hat. CRÉPIN lässt die Spezies eine besondere Sektion, *Stylosae*, bilden, die er den *Systylae* anschliesst. Er hält es nicht für unwahrscheinlich, dass die Art ein alter fixierter Bastard der *R. canina* mit einer Spezies der Sektion *Systylae*, in erster Linie mit *arvensis*, sei. DÉSEGLISE stellt sogar *stylosa* an der Seite der *arvensis* in die letztgenannte Sektion. CHRIST sieht dagegen in *stylosa* einen echten Vertreter der *Canina*-Sektion, in welcher er sie neben *dumetorum* placiert. Er hält die Auffassung CRÉPIN's für irrtümlich, und der Irrtum sollte von einer einseitigen Anwendung eines Merkmals für die Bildung von Gruppen herrühren. Die meisten neueren Autoren haben sich der Meinung CHRIST's angeschlossen. Nach PARMENTIER weisen alle anatomischen Charaktere auf *Caninae*, keine auf *arvensis*. Er will daher *stylosa* nicht als alten, fixierten Bastard ansehen, sondern lässt sie eine besondere Subsektion innerhalb der *Caninae* bilden. KELLER (1900) stellt in der erwähnten Monographie die Art unter die *Eucaninae*. Von den neueren Autoren ist DINGLER (1912) durch eine Reihe blütenbiologischer und morphologischer Spezialuntersuchungen zu der Auffassung geführt worden, dass zwischen *stylosa* und den *Systylae* wahrscheinlich verwandtschaftliche Beziehungen existieren: »Welcher Art diese sind, ist einstweilen nicht sicher zu sagen. Man könnte wohl an Bastardierung denken, aber auch die Möglichkeit eines alten Zusammenhangs erscheint durchaus nicht ausgeschlossen«. ALMQUIST (1920) hat die vorhandene Spezies unter die *Systylae* eingeordnet.

Welche Schlüsse können nun aus den zytologischen Verhältnissen der *R. stylosa* auf die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Spezies gezogen werden? Wir finden zuerst, dass die Chromosomengarnitur bei den hier beschriebenen zwei *stylosa*-Formen in bezug auf die Anzahl und Bindung der Chromosomen genau dieselben Eigentümlichkeiten wie bei allen untersuchten *Eucaninae* aufweist. Dieselbe Anzahl der bivalenten und univalenten Chromo-

somen kommt auch bei den meisten untersuchten Spezies der Subsektion *Rubiginosae* und bei den studierten Formen der *R. tomentosa* vor. Alle Repräsentanten der Sektion *Systylae*, also auch die oben erwähnte *R. arvensis*, sind dagegen nur diploid ($x = 7$). Bei einer englischen Abänderung der vorhandenen Spezies, *R. stylosa* var. *evanida* CHRIST, die ich gleichfalls untersucht (S. 189), habe ich auch dasselbe, nur die Spezies der *Canina*-Sektion charakterisierende Auftreten von gepaarten und ungepaarten Chromosomen in geraden Vielfachen von 7 gefunden. Die Chromosomengarnitur ist bei dieser Abart aus 7 Gemini und 28 Einzelchromosomen zusammengesetzt und stellt sich also in numerischer Hinsicht als dieselbe heraus, die ich bei *Funzillii* und *glutinosa* var. *lioclada* CHRIST gefunden habe. Die drei von mir untersuchten Vertreter der *R. stylosa* sind also vom zytologischen Gesichtspunkte aus als echte Glieder der Sektion *Caninae* anzusehen.

Es hat also anfänglich den Anschein, als ob durch das Heranziehen der zytologischen Merkmale die Deutung CHRIST's sich als die richtige, diejenige von CRÉPIN als irrtümlich herausstellen würde. Das Problem ist aber komplizierter. Die bei *stylosa* und allen untersuchten *Caninae*-Spezies gefundenen Chromosomengarnituren können nicht auf andere Weise ihre Erklärung finden, als dass diese Rosen durch Bastardierung verschiedenchromosomiger Eltern entstanden sind. Sie sind alle als alte, durch apomiktische Samenbildung fixierte Primärbastarde anzusehen (Kap. 2). Die eine Stammform aller dieser hybriden Rosen muss, wegen des Vorkommens von nur 7 Gemini in ihren Chromosomengarnituren, diploid ($x = 7$) gewesen sein. Da nun *R. arvensis* gerade diese Chromosomenzahl besitzt, warum könnte nicht die diploide Stammart der *stylosa* eben diese Spezies gewesen sein? Vom zytologischen Gesichtspunkte aus steht also nichts der CRÉPIN'schen Auffassung im Wege, dass *stylosa* ein altes fixiertes Kreuzungsprodukt der *arvensis* ist. Die anfänglich scheinbar sich widersprechenden Ansichten von CHRIST und CRÉPIN lassen sich somit sehr leicht in Einklang bringen. Die von CRÉPIN für *stylosa* angenommene hybride Natur ist folglich eine Erscheinung, die alle zytologisch untersuchten Spezies und Formen der *Canina*-Sektion charakterisiert. Natürlicherweise muss angenommen werden, dass die verschiedenen dieser Sektion angehörigen Spezies wenigstens zum Teil verschiedenen Kreuzungen entstammen. Die kurzgriffligen Arten mit in numerischer Hinsicht gleicher Chromosomengarnitur wie *stylosa* haben vielleicht nicht-systyle, diploide Stammformen gehabt.

Die andere Stammform der *stylosa* ist wahrscheinlich nicht die heutige *R. canina* gewesen, sondern eine uralte *canina*-ähnliche Spezies mit der generativen Chromosomenzahl 28 (siehe weiter Kap. 4). Jedoch mag darauf hingewiesen werden, dass vom zytologischen Standpunkte nichts gegen die Meinung CRÉPIN's spricht, dass die moderne *R. canina* wirklich die direkte zweite Stammform gewesen sei; denn auch diese Spezies hat Eizellen, die wegen des unregelmässigen Verlaufs der Reduktionsteilung, häufig 28 Chromosomen enthalten. Da aber *stylosa* vollkommen fruchtbar ist (DINGLER 1912, S. 36), die *canina*-Bastarde mit sexuellen Spezies (z. B. *R. alba* und *R. hibernica*) dagegen m. o. m. steril sind, ist diese Möglichkeit nicht als wahrscheinlich zu betrachten. Übrig-

gens stösst nach KELLER (1900, S. 139) eine solche Auffassung auch auf Schwierigkeiten vom pflanzengeographischen Gesichtspunkte aus.

Die Frage nach der Systematik und Phylogenie der *R. stylosa* wird auch S. 190 und in Kap. 4 erörtert.

R. tomentella LEM.

Europa.

208. *R. tomentella* **obtusifolia* (DESV.) R. KELLER det. MATSSON (Kopenhagen: *R. caucasica* Pall.). ALMQUIST det. *R.* (Can. vir.) *oblonga* RIP., unter welchem Namen das Spezimen in meiner vorläufigen Mitteilung erwähnt wurde.



Fig. 22. Heterotype Metaphasen pentaploider *Caninae*. In jeder Platte 7 Gemini (im Zentrum) und 21 Einzelchromosomen. *a1—a2 dumetorum* **Thedenii*. *b glauca* **dilatans* (Nr. 221). *c coriifolia* sens str. (Nr. 243). *d tomentosa* **coronifera*. *e tomentosa* **coronifera*-Mutante. *f1—f2 glutinosa*.

Die Tetradenteilungen sowohl der PMZ als auch der EMZ wurden studiert. In Fig. 31 a ist die heterotype Anaphase einer PMZ abgebildet. Fig. 39 a zeigt eine EMZ im Diakinesestadium und Fig. 42 a eine späte Telophase. In zahlreichen Pollenkörnern konnte die Chromosomenzahl bei der Teilung des Mikrosporenkerns gezählt werden (Fig. 37).

209. Dieselbe Subspezies det. MATSSON (Kopenhagen: *R. sepium* THUILL.). ALMQUIST det. *R. oblonga* RIP. Die Chromosomenzahl im heterotypen Metaphasenstadium der PMZ gezählt.

210. Dieselbe Subspezies det. MATSSON (Uppsala: *R. tomentella* var. *obtusifolia*). ALMQUIST det. *R.* (Can. vir.) *Deseglisei* RIP. Die Chromosomenzahl in der Diakinese und Metaphase gezählt. Fig. 27 e zeigt eine Metaphasenspindel in Seitenansicht.

211. *R. tomentella* LEM. (Uppsala: *R. canina*?). ALMQUIST det. *R.* (Can. gl. epibol.) *nitidula* BESS. Wurde in der vorläufigen Mitteilung unter dem letzteren Namen erwähnt. Das Spezimen hat aber an den Nerven der Blattunterseite nicht nur Drüsen sondern auch am Mitteinerv zerstreute Haare. ALMQUIST erwähnt aber in der Darstellung seines Systems (1920) keine solche demselben Arttypus angehörende Form. Kelchblätter am Rücken dicht drüsig; Blütenstiele und z. T. auch der Kelchbecher mit Drüsen bekleidet; Griffel ziemlich kurz und völlig kahl. Ist nicht typische *tomentella*. Könnte vielleicht auch als eine drüsige Form der *canina* aufgefasst werden. Die Chromosomenzahl in Diakinesekernen gezählt.

R. canina L.

Europa, Westasien, Nordafrika.

212. *R. canina* **salicifolia* AT. & MATSS. var. *plumbatella* MATSS. det. MATSSON (H. B. Spontan). Bei ALMQUIST 1907, S. 5 wird der Strauch unter dem Namen *R. canina* **persalicifolia* AT. & MATSS. (= *R. can.* var. *laxifolia* BORB.) erwähnt. Wird von ALMQUIST jetzt als *R.* (Can. vir.) *exilis* CRÉP. aufgefasst. Es ist das eine der von ROSENBERG (1909) zytologisch untersuchten *Rosa*-Individuen. Er fand, »dass die Zahl der Einzelchromosomen ungefähr 20 beträgt, diejenige der Doppelchromosomen gewöhnlich 7, und nur mehr vereinzelt 6 betrug. Die Zahl der Einzelchromosomen schwankte zwischen 19 und 22« (S. 156). Bei der Zählung der Chromosomenzahl im Diakinesestadium der PMZ fand ich 7 Gemini und 21 univalente Chromosomen (Fig. 21 c), oder in einigen Kernen, wo die Affinität bei einem Paare geschwächt war, 6 bivalente und 23 univalente Chromosomen.

213. *R. canina* **tornata* MATSS. det. MATSSON (Pfröpfung einer Gartenrose. Kummelnäs in der Nähe von Stockholm). ALMQUIST det. *R. exilis* CRÉP. Fig. 26 a zeigt das Diakinesestadium einer PMZ. Die Affinität ist in diesem Kern bei einem Paare geschwächt.

214. *R. canina* **acututula* MATSS. det. MATSSON (Kew: *R. urens*. 146—08 Vilmorin). ALMQUIST det. *R.* (Can. gl.) *glauca-accurrens* AT. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium gezählt.

215. *R. canina* **allodonta* MATSS. var. *brachyodonta* MATSS. (Spontan. Observatoriebacken in Stockholm). ALMQUIST det. *R.* (Can. gl.) *Desvauxii* RIP. Die Chromosomenzahl in Diakinesekernen gezählt. Fig. 36 b zeigt eine »Tetrade«.

216. *R. canina* **Desvauxii* H. BR. det. MATSSON (H. B.). ALMQUIST det. *R.* (Can. gl.) *Desvauxii* RIP. Die Zählung der Chromosomenzahl in Diakinesekernen vorgenommen. In Fig. 34 b und c ist die homotype Anaphase abgebildet.

217. *R. canina* **camuridens* MATSS. det. MATSSON (Spontan. Långholmen in Stockholm). ALMQUIST det. *R.* (Can. vir.) *colpogena*. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium gezählt.

218. *R. canina* **sarmentacea* SW. det. MATSSON. Syn. *R. glauca* VILL. var. *sarmentacea* (SW.) MATSSON in NEUMAN, Sveriges Flora S. 359 (Spont. Prov. Uppland: Velamsund, Värmdö). ALMQUIST det. *R.* (Can. gl. epibol.) *sarmentacea* SW. Die Chromosomenzahl in Diakinesekernen gezählt.

R. dumetorum THUILL.

Europa, Westasien, Nordafrika.

219. *R. dumetorum* **Thedenii* SCHEUTZ det. ALMQUIST. Confirm. MATSSON (H. B.: *R. dum.* var. *Thedenii* SCHEUTZ. Stockholm: Djurgården, Tivoli 1904). Das Individuum ist ein Schössling desjenigen Strauches, der in THÉDÉNIUS (1871, S. 227) erwähnt ist und welcher das Original Exemplar dieser Form darstellt. Die Chromosomenzahl in verschiedenen Stadien der PMZ gezählt. Fig. 22 a zeigt eine heterotype Metaphasenplatte in Polansicht. In Fig. 30 b wird die heterotype Anaphase und in Fig. 34 a die homotype Metaphase abgebildet.

220. *R. dumetorum* **leucantha* LOISEL. non. M. B. det. MATSSON (Kopenhagen: *R. leucantha* LOISEL.). ALMQUIST det. *R.* (Can. gl.) *Desvauxii* RIP. *(glf.) *glauca-dumetorum* AT. Die Diakinesekerne waren nicht so gut fixiert, dass die Chromosomenzahl mit absoluter Genauigkeit hätte festgestellt werden können. In den deutlicheren Kernen konnten etwa 7 Gemini und 21 Einzelchromosomen gezählt werden.

R. glauca VILL.

Europa, Westasien.

221. *R. glauca* **dilatans* AT. lati-f. (Spont. in H. B.: gl. Nr. 1). Der Strauch ist bei ALMQUIST 1907 S. 15 unter dem Namen *R. solstitialis* BESS. sect. *glauca* VILL. **Afzeliana* (FR.) AT. var. *dilatans* AT. subvar. *lati-dilatans* AT. beschrieben. Bei ALMQUIST 1910 S. 55 wird das Individuum *R. glauca* **dilatans* AT. genannt. ALMQUIST det. 1918: *R.* (Afz. gl.) *podolica* **dilatans* AT. (1918, S. 369). Dieses Individuum ist die andere von ROSENBERG (1909) untersuchte Rose. Er fand bei demselben 6—7 Gemini und 19—22 Einzelchromosomen. In mehreren Metaphasenplatten der heterotypen Teilung zählte ich 7 bivalente und 21 univalente Chromosomen (Fig. 22 b).

222. *R. glauca* **dilatans* AT. sub-f. (Spont. in H. B.: gl. Nr. 32). Das Individuum ist bei ALMQUIST 1907, S. 14 unter dem Namen *R. solst.* sect. *gl.* **Afzeliana* var. *dilatans*. AT. subvar. *subdilatans* AT. beschrieben. Bei ALMQUIST 1910 wird es *R. gl.* **dilatans* AT. genannt. ALMQUIST det. 1919 *R.* (Afz. gl.) *Febei* AT. (1918, S. 358; 1920, S. 22). Fig. 28 c zeigt eine heterotype Metaphase in Polansicht und Fig. 28 d dasselbe Stadium in Seitenansicht.

223. *R. glauca* **cuneatula* AT. Original-Strauch (Spont. in H. B.: gl. Nr. 16). Der Strauch ist bei ALMQUIST 1907, S. 21 unter dem Namen *R. solst.* sect. *gl.* **caninella* AT. *septentrionalis* AT. subvar. *cuneatula* AT. beschrieben. Bei ALMQUIST 1910, S. 49 wird er *R. gl.* **cuneatula* AT. genannt. Nach ALMQUIST 1918, S. 368 und 1920, S. 34: *R.* (Afz. gl.) *cuneatula* AT. Die Chromosomenzahl wurde im Diakinesestadium sowohl der PMZ als auch der EMZ gezählt. Fig. 27 d zeigt die sehr frühe heterotype Metaphase einer PMZ.

224. *R. glauca* **uncigera* AT. det. MATSSON (Spont. in H. B.: gl. Nr. 22). Der Strauch ist bei ALMQUIST 1907, S. 25 unter dem Namen *R. solst.* sect. *gl.* **galactizans* AT. var. *uncigera* AT. beschrieben. Bei ALMQUIST 1910, S. 93 wird er *R. gl.* **labrosa* MATSS. var. *uncigerina* AT. genannt. ALMQUIST

det. 1919: *R. (Afz. gl.) Chavini* RAP. (1918, S. 375; 1920, S. 42). Die Chromosomenzahl im heterotypen Metaphasenstadium und in einer somatischen Platte gezählt.

225. *R. glauca* **uncigera* AT. det. MATSSON (Spont. Insel Svartlöga, Stockholmer Schären). ALMQUIST det. *R. (Afz. gl.) Chavini* RAP. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium gezählt.

226. *R. glauca* **plebeja* AT. det. MATSSON (Spont. in H. B.: gl. Nr. 24). Der Strauch ist bei ALMQUIST 1907, S. 26 unter dem Namen *R. solst. sect. gl. *caninella* AT. var. *septentrionalis* AT. subvar. *plebeja* AT. beschrieben. Bei ALMQUIST 1910, S. 38 wird er *R. gl. *caninella* AT. var. *plebeja* AT. genannt. ALMQUIST det. 1919: *R. (Afz. gl.) contracta* MATSS. (ALMQUIST 1918, S. 372 und 1920, S. 38). Die Chromosomenzahl im Diakinese- und Metaphasenstadium gezählt. Die Figuren 29 c, d und e zeigen die heterotype Anaphase in Seitenansicht und Fig. 30 c dasselbe Stadium in Polansicht. In den Figuren 32 a und b ist das Telophasenstadium dargestellt.

227. *R. glauca* **contracta* MATSS. var. *cristatella* AT. (Spont. in H. B.: gl. Nr. 26). Der Strauch ist bei ALMQUIST 1907, S. 17 unter dem Namen *R. solst. sect. gl. *Afzeliana* var. *contracta* MATSS. subvar. *subcontracta* AT. beschrieben. In ALMQUIST 1910, S. 113 wird er *R. gl. *contracta* MATSS. genannt. ALMQUIST det. 1918: *R. (Afz. gl.) contracta* MATSS. **cristatella* AT. (1918, S. 372). Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium gezählt. Fig. 27 a zeigt ein Übergangsstadium zwischen der Diakinese und der Metaphase.

228. *R. glauca* **placida* MATSS. det. MATSSON (Spont. in H. B.: vir. Nr. 4). Der Strauch ist bei ALMQUIST 1907, S. 29 unter dem Namen *R. solst. sect. virens* WAHLENB. **venosa* SW. beschrieben. Bei ALMQUIST 1912, S. 74 wird er *R. Afzeliana* FR. sect. *virens* WAHLENB. **venosa* SW. genannt. ALMQUIST det. 1918: *R. silvscens* (MATSS.) AT. **placida* MATSS. (ALMQUIST 1918, S. 373). Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium der PMZ und in der heterotypen Anaphase einer EMZ (Fig. 40 b) gezählt.

229. *R. glauca* **concolor* (HARTM.) det. MATSSON (In dem Garten MATSSONS, Hudiksvall, Prov. Hälsingland). Die Form kommt in der Umgebung von Hudiksvall häufig vor. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium der PMZ gezählt.

R. coriifolia FR.

Europa, Westasien.

230. *R. coriifolia* **Matssonii* AT. Original-Strauch (Spont. in H. B.: virf. Nr. 16). Das Individuum ist bei ALMQUIST 1907, S. 47 unter dem Namen *R. solstitialis* BESS. sect. *virentiformis* AT. **Matssonii* AT. var. *canula* AT. forma *typica*, beschrieben. Bei ALMQUIST 1912, S. 32 wird die Form als *R. Afzeliana* FR. sect. *virentiformis* **Matssonii* var. *canula* bezeichnet. ALMQUIST 1918 und 1920: *R. (Afz. virf.) Matssonii* AT. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium der PMZ und im Metaphasenstadium der EMZ gezählt. Fig. 40 a zeigt das letzterwähnte Stadium.

231. *R. coriifolia* **Matssonii* AT. var. *firma* AT. (Spont. in H. B.: virf. Nr. 6). Der Strauch bei ALMQUIST 1907, S. 50 als *R. solst. sect. virf.*

**Matss.* var. *firmlula* AT. beschrieben. Bei ALMQUIST 1912, S. 32 u. 35 wird die Form als *R. Afz.* sect. *virf.* **Matss.* var. *firmlula* bezeichnet. ALMQUIST 1918 u. 1920: *R. obtusata* AT. & MATSS. **hirti-grossidens* AT. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium der EMZ gezählt. Fig. 38 b zeigt das sporogene Gewebe mit den EMZ im Synapsisstadium. In Fig. 44 b ist eine Tetrade und in Fig. 45 c sind auswachsende Megasporen abgebildet.

232. *R. coriifolia* **Matsonii* AT. var. *laetula* AT. (Spont. in H. B.: virf. Nr. 25). Das Individuum ist bei ALMQUIST 1907, S. 45 unter dem Namen *R. solst.* sect. *virf.* **Matss.* var. *laetula* AT. beschrieben. Bei ALMQUIST 1912, S. 32 wird die Form als *R. Afz.* sect. *virf.* **Matss.* v. *laetula* bezeichnet. ALM-

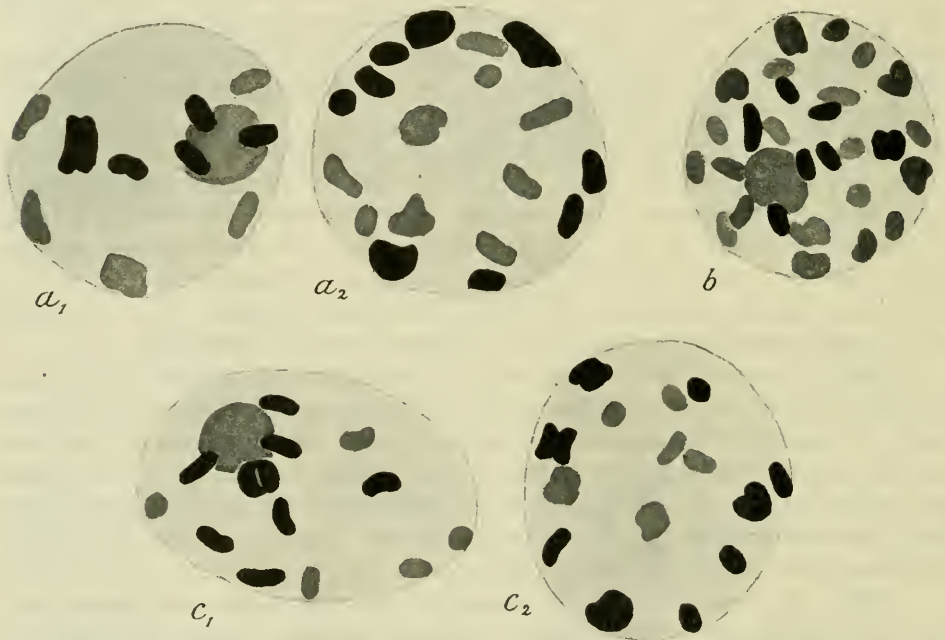


Fig. 23. Diakinesen pentaploider *Caninae*, je 7 Gemini und 21 Einzelchromosomen zeigend. *a1—a2 coriifolia* **maelarensis*. *b rubiginosa*. *c1—c2 tomentosa* **Rostafinski*.

QUIST 1918, S. 368 und 1920, S. 34: *R. dinota* MATSS. **hirti-dinota* AT. Die Chromosomenzahl in Diakinesekernen gezählt. Fig. 26 b zeigt ein Übergangsstadium zwischen der Diakinese und der Metaphase. In Fig. 33 a wird eine Interkinese dargestellt.

233. *R. coriifolia* **Matssonii* AT. var. *Wittrockii* AT. (Spont. in H. B.: virf. Nr. 10). Der Strauch ist bei ALMQUIST 1907, S. 46 als *R. solst.* sect. *virf.* **Matss.* var. *canula* AT. subvar. *Wittrockii* AT. beschrieben. Bei ALMQUIST 1912, S. 35 wird die Form als *R. Afz.* sect. *virf.* **Matss.* var. *Wittrockii* AT. bezeichnet. ALMQUIST 1918, S. 357 und 1920, S. 21: *R. Forsteri* SIM. **Wittrockii* AT. Diese ist nicht ausserhalb des Bezirkes des Hortus Bergianus getroffen. Fig. 25 b zeigt den Diakinesekern einer PMZ.

234. *R. coriifolia* **bergiana* AT. (Spont. in H. B.: virf. Nr. 24). Der Strauch bei ALMQUIST 1907, S. 51 als *R. solst.* sect. **Bergiana* AT. var. *evoluta*

AT. & MATSS. beschrieben. Bei ALMQUIST 1912, S. 35 wird die Form als *R. Afz. sect. virf. *Bergiana* bezeichnet. ALMQUIST 1918, S. 365 u. 1920, S. 31: *R. bergiana* AT. Die Elementarart ist nach dem hiesigen Garten, Hortus Bergianus, wo auch das Originalexemplar wächst, benannt. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium gezählt. In Fig. 32 c ist eine Telophase der ersten Teilung abgebildet.

235. *R. coriifolia *incrassata* AT. (Spont. in H. B.: virf. Nr. 48). Der Strauch bei ALMQUIST 1907, S. 36 als *R. solst. sect. virf. *silvescens* MATSS. var. *incrassata* AT. beschrieben. Bei ALMQUIST 1912, S. 108 u. 111 wird die Form als *R. Afz. sect. virf. *silv. var. incrassata* bezeichnet. ALMQUIST 1918: *R. silvescens* MATSS. **incrassata* AT. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium der PMZ und der EMZ gezählt. Folgende Figuren beziehen sich auf die Teilungen der EMZ: Fig. 41 a und b (heterotype Metaphase), Fig. 43 b (homotype Metaphase) und Fig. 44 a (homotype Anaphase). In Fig. 24 c wird eine somatische Platte abgebildet.

236. *R. coriifolia *incrassata* AT. *per-f.* (Spont. in H. B.: virf. Nr. 36). Der Strauch bei ALMQUIST 1907, S. 35 als *R. solst. sect. virf. *silvescens* var. *praesilvescens* subvar. *persilvescens* beschrieben. Bei ALMQUIST 1912, S. 108 u. 111 wird er als *R. Afz. sect. virf. *silv. var. incrassata* AT. *per-f.* bezeichnet. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium der PMZ gezählt. Auch der Verlauf der Teilungen der EMZ studiert.

237. *R. coriifolia *tenuata* MATSS. (Spont. in H. B.: virf. Nr. 1). Der Strauch bei ALMQUIST 1907, S. 39 unter dem Namen *R. solst. sect. virf. *tenuata* var. *trichelloides* AT. beschrieben. Bei ALMQUIST 1912, S. 122 wird die Form als *R. Afz. sect. virf. *tenuata* bezeichnet. ALMQUIST 1918, S. 40: *R. coriifolia* Fr. (sensu stricto) **tenuata* MATSS. Die Chromosomenzahl im heterotypen Metaphasenstadium gezählt.

238. *R. coriifolia *solanifolia* MATSS. det. MATSSON (In dem Garten MATSSON's, Hudiksvall, Prov. Hälsingland). Die Form kommt in der Umgebung von Hudiksvall häufig vor. Fig. 2 a in meiner vorläufigen Mitteilung (1920) zeigt einen Diakinesekern.

239. *R. coriifolia *helsingica* MATSS. det. MATSSON (In dem Garten MATSSON's, Hudiksvall, Prov. Hälsingland). Auch diese Elementarart wächst wild in der Umgebung von Hudiksvall. Das Individuum stellt eine breitblättrige Form dar, die aus der Saat einer schmalblättrigen Rasse hervorgegangen ist, und könnte vielleicht als eine vegetative Mutante aufgefasst werden (siehe Kap. 5). Die Zählung der Chromosomenzahl in Diakinesekernen gemacht.

240. *R. coriifolia *holmiensis* AT. & MATSS. det. MATSSON (Spontan: Stockholm, auf der kleinen Insel Långholmen, dem einzigen bekannten Fundorte dieser Form). Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium gezählt.

241. *R. coriifolia *vanescens* AT. & MATSS. det. ALMQUIST (Spont. in H. B.: R 19). Vgl. ALMQUIST 1907, S. 52; 1912, S. 30; 1918, S. 360; 1920, S. 24). Die diesem Individuum wurden nur die Teilungen der EMZ studiert. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium gezählt. Fig. 45 a zeigt eine Tetrade.

242. *R. coriifolia *vanescens* AT. & MATSS. var. *frondescens* MATSS. det. MATSSON (Spont. in H. B.: glf. Nr. 1). Der Strauch bei ALMQUIST 1907, S. 28 unter dem Namen *R. solst. sect. glauciformis* AT. **coriifolia* FR. beschrieben.

Bei ALMQUIST 1911, S. 92 wird er *R. Afz. sect. glf. *Bladinii* AT. genannt. ALMQUIST det. 1918: *R. contracta* MATSS. **glauci-nummularia* AT. (1919, S. 39). Die Chromosomenzahl im Metaphasenstadium der ersten Teilung der PMZ gezählt.

243. *R. coriifolia* FR. sensu stricto (als Elementarart) det. MATSSON (H. B. Spontan?) ALMQUIST det. *R. contracta* MATSS. **glauci-nummularia* AT. Fig. 22 c zeigt eine heterotype Metaphasenplatte.

244. Noch nicht bestimmt. Som. Zahl 35.

245. *R. coriifolia *maclarensis* AT. Original-Strauch (Spont. in H. B.: glf. Nr. 2). Das Individuum bei ALMQUIST 1907, S. 27 als *R. solst. sect. glf. *pallens* (FR.) AT. var. *maclarensis* AT. beschrieben. Bei ALMQUIST 1911, S. 16 wird es *R. Afz. sect. glf. *maclarensis* AT. genannt. ALMQUIST 1918, S. 361 u. 1920, S. 25: *R. saturella* AT. **maclarensis* AT. In fig. 23 a ist das Diakinesestadium der PMZ abgebildet.

246. *R. coriifolia *indutula* AT. det. ALMQUIST. MATSSON confirm. ALMQUIST (1918, S. 368 u. 1920, S. 34) bezeichnet die Form *R. cuneatula* AT. **indutula* AT. (Spontan: Stockholm, Observatoriebacken, vor den Fenstern des hiesigen botanischen Laboratoriums). Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium der PMZ gezählt. In Fig. 32 d ist eine heterotype Telophase dargestellt.

Untersektion *Rubiginosae* CRÉP.

247. *R. rubiginosa* L. Europa (Spontan: Stockholm, Årstalunden). ALMQUIST det. *R. rub.* Form mit ungleichartiger Bestachelung, drüsenlosen Blütenstielen und sehr breiten Nebenblättern und Hochblättern. Fig. 23 b zeigt einen ungeschnittenen Diakinesekern.

248. *R. rubiginosa* L. (Kopenhagen: *R. diminuta* BOR.) ALMQUIST det. *R. sylvicola* RIP. Das Individuum wurde in der vorläufigen Mitteilung unter dem letztgenannten Namen erwähnt. Form der *rubig.* mit kurzen, schwach behaarten Griffeln, stieldrüsigen Blütenstielen und vereinzelt, borstenförmigen Stacheln unter dem Blütenstand; Suprafoliadrüsen spärlich vorhanden. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium der PMZ gezählt. In Fig. 31 c wird das heterotype Anaphasenstadium abgebildet.

249. *R. rubiginosa* L. (Pfröpfung einer Gartenrose. Kummelnäs in der Nähe von Stockholm). ALMQUIST det. *R. glauci-rubiginosa* AT. (1918, S. 371 u. 1920, S. 36). Form mit unterseits deutlich glauzeszenten Blättchen. Bestachelung sehr ungleichartig; Griffel etwas verlängert, behaart; Nebenblätter sehr schmal, Hochblätter klein; Blütenstiele stieldrüsiger; Scheinfrucht länglich eiförmig mit aufrechten Kelchblättern. Die Chromosomenzahl in Diakinesekernen gezählt.

250. *R. rubiginosa* L. var. *comosa* (RIP.) DUM. (H. B.: *R. rub.*). ALMQUIST det. *R. rub.* Form mit gleichartiger Bestachelung und stieldrüsigen Blütenstielen. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium der PMZ und der EMZ gezählt. Auch die somatische Zahl wurde in vegetativen Zellen festgestellt. Fig. 39 b zeigt eine EMZ im Übergangsstadium zwischen der Diakinese und der Metaphase.

251. *R. sicula* TRATT. S. Eur., N. Afr., Kl.-As. (Kew: *R. Seraphini*. 574—09. Ellacomb). ALMQUIST det. *R. horrida* TRATT. **Seraphini* VIV. Das Individuum gehört unzweifelhaft dem Formenkreis der *sicula* an, da die Griffel kurz und borstig behaart sind. Andere Merkmale, die sich besser mit *sicula* als mit *Seraphini* vereinigen lassen, sind die drüsigen Blütenstiele, die dreiblütigen Blütenstände und die spärliche und gleichartige Bestachelung. Die Stacheln, die oft gepaart auftreten, sind sehr kräftig, etwas gebogen mit breitem, oft herablaufendem Grunde. Blättchen beiderseits kahl, oben drüsenlos, unten drüsig. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium gezählt.

252. *R. glutinosa* SIBTH. & SM. Südeuropa, Westasien. Confirm. ALMQUIST (H. B.: *R. glut.* var. *cilicica*. Zoesch. 1899). Form mit dichter, ungleichartiger Bestachelung; zwischen den Stacheln zahlreiche Stieldrüsen; Kelchblätter dicht mit nadelförmigen Stacheln und Stieldrüsen besetzt. Die Chromosomenzahl in dem Diakinese- und dem Metaphasenstadium gezählt. Fig. 22 f zeigt eine heterotype Metaphasenplatte in Polansicht.

253. *R. glutinosa* SIBTH. & SM. (Uppsala: *R. glut.*), Confirm. ALMQUIST. Die für das vorhergehende Individuum angegebenen Merkmale charakterisiert auch dieses. Nur die somatische Chromosomenzahl gezählt. Über zwei, in bezug auf die Chromosomengarnitur abweichende Formen der *glutinosa*, siehe Nr. 271 und 293.

254. *R. elliptica* TAUSCH. Syn. *R. graveolens* GREN. Europa (Kopenhagen: *R. Jordani* DGL.). ALMQUIST det. *R. sylvicola* DGL. *R. Jordani* ist eine Form der *elliptica*. Form mit kahlen, drüsenlosen Blütenstielen und nur am Rande drüsigen Kelchblättern. Blättchen oval der elliptisch mit verschmälertem Grunde, oben kahl und spärlich drüsig, unten kahl mit zahlreichen Drüsen. Stacheln gleichförmig, gekrümmt, mit breitem, herablaufendem Grunde. Griffel kurz und borstig behaart. Die Chromosomenzahl in Diakinesekernen gezählt. Fig. 33 b zeigt eine unregelmässige Interkinese und Fig. 33 d die homotype Teilung.

255. *R. ferox* M. B. Krim, Kauk., Kl.-As. Syn. *R. horrida* FISCH. (Kew: *R. ferox*. Caucasus). ALMQUIST det. *R. horrida*. Das fixierte Material war für das Studium der Pollenentwicklung zu jung. Die Chromosomenzahl wurde in somatischen Platten gezählt (Fig. 24 d).

256. *R. Seraphini* VIV. Mediterr. (Kopenhagen: *R. Seraphini*). ALMQUIST det. *R. horrida* **Seraphini*. Griffel verlängert mit vereinzelt Haaren; Bestachelung ungleichförmig. Nur die Tetradenteilungen der EMZ untersucht. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium ermittelt. Die erste Teilung des Pollenkornkernes wurde bei diesem Spezimen studiert (Fig. 37 c).

257. *R. Seraphini* VIV. (Kew: *R. sicula*. Europe). ALMQUIST det. *R. glutinosa* **sicula*. Griffel lang, schwach behaart; Bestachelung ungleichförmig; Blüten wie bei dem vorigen Individuum einzeln. Die Zählung der Chromosomenzahl im Diakinesestadium der PMZ gemacht. Fig. 27 c zeigt eine frühe Metaphase.

258. *R. agrestis* SAVI. Eur., N. Afr. Syn. *R. sepium* THUILL. (Kopenhagen: *R. inodora* FRIES). ALMQUIST det. *R. hungarica* KERN. Unter dem letzteren Namen wurde das Spezimen in der vorläufigen Mitteilung erwähnt. Form mit verlängerten, kahlen Griffeln, länglichen, drüsenfreien Kelchbechern

und drüsenfreien Blattstielen; Kelchblätter nur am Rande drüsig; Blättchen länglich-oval, oben kahl, drüsenfrei, unten dicht drüsig, nur am Mittelnerv mit spärlichen, kurzen Haaren; der gepresste Blütenzweig unbestachelt. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium der PMZ ermittelt.

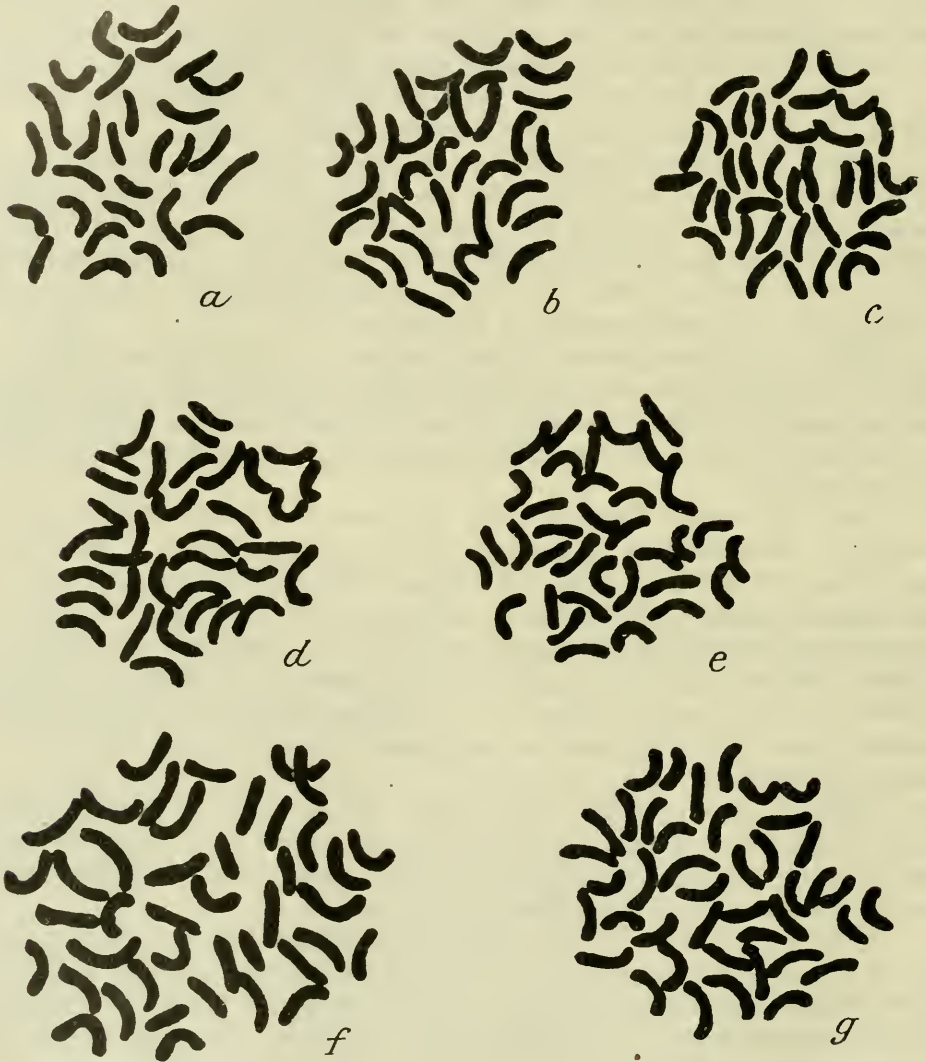


Fig. 24. Somatische Platten. *a* *mollis* **hesslensis* var. *corractellidens* (28 Chromosomen). *b* *stylosa*. (35). *c* *coriifolia* **incrassata* (35). *d* *ferox* (35). *e* *tomentosa* **Rostafinski* (35). *f* *Junzillii* (42). *g* *inodora* (42).

259. *R. agrestis* SAVI det. ALMQUIST (Uppsala: *R. agrestis*). Stimmt nicht in allen Merkmalen mit dieser Art. Die Griffel sind nämlich kurz und behaart und die Blütenstiele mit Stieldrüsen bekleidet. Die Kelchblätter sind aber zurückgeschlagen, die Blättchen klein, oval mit verschmälertem oder etwas abgerundetem Grunde. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium gezählt.

Untersektion *Vestitae* R. KELLER.

Oben (S. 170) wurden die dieser Untersektion angehörenden Spezies *mollis* und *pomifera* als tetraploid angegeben. Die untersuchten Formen der *tomentosa* sind dagegen pentaploid. Dies gilt auch für die zwei von BLACKBURN und HARRISON (1921) studierten *tomentosa*-Formen.

R. tomentosa SM.

Europa, Kaukasus, Kleinasien.

260. *R. tomentosa* **umbelliflora* SW. det. MATSSON und ALMQUIST (H. B.: *R. umbelliflora*. Uppland, Svartsjö 1903). Die Zählung der Chromosomenzahl in den Diakinese- und Metaphasenstadien gemacht.

261. *R. tomentosa* **cuspidatoides* (CRÉP.) R. KELLER (H. B.: U 57). Confirm. MATSSON. ALMQUIST det. *R. scabriuscula* WOODS. Die Chromosomenzahl in Diakinesekernen ermittelt. Fig. 54 d zeigt eine somatische Platte.

262. *R. tomentosa* **coronifera* MATSS. det. MATSSON. Syn. *R. tom.* **subcristata* SCHEUTZ mscr., siehe LEFFLER in Botaniska Notiser 1888, S. 34 (H. B.: *R. tomentosa*. Bohuslän 1893). ALMQUIST det. *R. lenifolia* MATSS. Der Strauch ist derselbe, den MATSSON als Ausgangsform für seine Experimente über Mutationen wählte (siehe folgendes Individuum). In dem Bericht über diese Versuche bezeichnet MATSSON (1912) die Form als *tom.* **subcristata*. Die Chromosomenzahl in der Diakinese und der Metaphase gezählt. In Fig. 22 d ist eine Metaphasenplatte dargestellt. In der vorläufigen Mitteilung war eine Interkinese abgebildet.

263. Apomiktische Sämlingsmutante des vorigen Individuums (in dem Garten MATSSON's, Hälsingtuna bei Hudiksvall, Prov. Hälsingland). Über die Entstehung und die äusseren Merkmale dieser Mutante hat MATSSON in Svensk Bot. Tidskrift 1912, S. 592 berichtet, und ich habe den Fall unten (Kap. 5) erörtert. Dort sind auch die äusseren Merkmale der Form kurz angegeben. Die Chromosomenzahl in dem Diakinese- und dem Metaphasenstadium gezählt. Fig. 22 e zeigt eine heterotype Metaphasenplatte und Fig. 33 c das homotype Metaphasenstadium.

264. *R. tomentosa* **Rostafinski* BLOCKI det. MATSSON. Wahrscheinlich eine galizische Form. (In dem Garten MATSSON's, Hudiksvall.) Über die Entstehung dieses Individuums hat MATSSON in der erwähnten Arbeit (1912) berichtet. Fig. 24 e zeigt eine somatische Platte. In Fig. 23 c wird das Diakinesestadium der PMZ abgebildet.

265. *R. tomentosa* **Rostafinski* BLOCKI. Der Strauch ist ein Sämling des vorhergehenden Individuums, hat dieselben äusseren Merkmale wie dieses und wächst in demselben Garten. Die Chromosomenzahl im Diakinesestadium der PMZ gezählt.

S. Typ: 7 Gemini + 28 Einzelchromosomen. Som. Zahl 42.

Hexaploide Formen.

Von diesem zytologischen Typ sind die untersuchten Formen der monotypen Untersektion *Junzilliae*, zwei der Untersektion *Rubiginosae* angehörende Formen und eine Abänderung der *R. stylosa* (Untersektion *Eucaninae*).

Untersektion *Junzilliae* CRÉP.

Die diesem Verwandtschaftskreis angehörenden Rosen werden gewöhnlich zu einer einzigen Spezies, *R. Junzillii* BESS., zusammengeführt, die über Mitteleuropa, Frankreich, Südrussland, Kaukasien und Armenien verbreitet ist.

266. *R. Junzillii* BESS. var. *typica* R. KELLER in ASCH. & GRÄBN. Syn. VI, 1, S. 55. Syn. *Junz.* f. *Pugeti* CHRIST. (Uppsala: *R. taeda* hort.). Confirm. MATSSON. ALMQUIST det. *R. Junzilliana* BESS. Die Blättchen sind unten gewöhnlich nur an den Nerven behaart, nur bei den untersten Blättchen der Blütenzweige ist auch die Fläche der Unterseite zerstreut behaart. Die Chromosomenzahl in Diakinesekernen gezählt. Fig. 35 a zeigt eine homotype Anaphase.

267. *R. Junzillii* var. *typica* R. KELL. (Uppsala: *R. Junzillii* BESS.). ALMQUIST det. *R. hirti-zagrabiensis* AT. Das Spezimen wurde in der vorläufigen Mitteilung unter dem Namen *R. zagrabiensis* erwähnt. Stimmt in allen Merkmalen mit dem vorhergehenden Individuum überein. Die Chromosomenzahl in verschiedenen Stadien der Reduktionsteilung gezählt. Fig. 30 d und 31 b zeigen die heterotype Anaphase und Fig. 35 b die homotype Telophase.

268. *R. Junzillii* var. *typica* R. KELL. (H. B.: *Junzillii* BESS.). Confirm. MATSSON. ALMQUIST det. *R. Dingleri* M. SCHULZE **hirti-Dingleri* AT. n. subsp. Dieselbe Form wie die beiden vorstehenden Individuen. Die Chromosomenzahl in Diakinesekernen gezählt.

269. *R. Junzillii* var. *typica* R. KELL. (Kew: *R. Junzillii*. Europe). MATSSON det. *R. Junz.* ALMQUIST det. *R. Dingleri* M. SCHULZE. Dieses und folgendes Spezimen wurden in der vorläufigen Mitteilung unter dem letzteren Namen erwähnt. Die Chromosomenzahl in somatischen Platten (Fig. 24 f) und in Diakinesekernen gezählt.

270. *R. Junzillii* (Kopenhagen: *R. omissa* DESÉGL.). MATSSON det. *R. Junz.*; nach ihm jedoch kaum var. *typica*. ALMQUIST det. *R. Dingleri* M. SCHULZE. Die Chromosomenzahl wurde in somatischen Platten gezählt und die Bindungsverhältnisse im heterotypen Metaphasenstadium ermittelt.

Die Ansicht CHRIST's über die Phylogenie der *R. Junzillii*.

Für *R. Junzillii* hat CHRIST (1884, S. 391) einen ähnlichen hybriden Ursprung angenommen, wie es CRÉPIN für *R. stylosa* tat (siehe S. 174), und zwar stellt er sich vor, dass *Junzillii* wegen ihrer grossen Ähnlichkeit mit der Hybride

canina $\times$ *gallica* in der Tat einen alten, in seinen Merkmalen stabil gewordenen Bastard dieser Kombination darstellt, der sich jetzt ganz wie eine reine Art benimmt, vollkommen fruchtbar ist und ein weites, ziemlich geschlossenes Areal einnimmt, das gar nicht mit dem Areal der *gallica* zusammenfällt. Von zytologischem Standpunkte aus steht einer solchen Auffassung nichts entgegen. Nur mag darauf hingewiesen werden, dass die beiden Stammeltern der hybriden *Funzillii* nicht die rezenten *gallica* und *canina* gewesen sein können, denn die Gametenzellen dieser Arten haben nicht diejenigen Chromosomenzahlen, welche bei den Erzeugern der *Funzillii* vorausgesetzt werden müssen. Aus der Anzahl der bivalenten und der univalenten Chromosomen bei *Funzillii* geht hervor, dass von den Elternspezies dieser Art, die eine diploid ($x=7$), die andere dekaploid ($x=35$) war. Die untersuchten Formen der *gallica* sind aber tetraploid ($x=14$), und die Eizellen der *canina* können nicht mehr als 28 Chromosomen haben. Wahrscheinlich ist daher *Funzillii* auf eine uralte Kreuzung einer früher existierenden diploiden *gallica*-Rasse mit einer wahrscheinlich präglazialen (siehe Kap. 4) *canina*-ähnlichen dekaploiden Rose zurückzuführen, und der Primärbastard hat sich dann durch apomiktische Samenbildung vermehrt.

Untersektion *Rubiginosae* CRÉP.

Von den dieser Untersektion angehörenden Rosen habe ich bis jetzt nur bei folgenden zwei Formen die hexaploide Chromosomenzahl getroffen. Die übrigen untersuchten Vertreter der Gruppe sind pentaploid (S. 183).

271. *R. glutinosa* SIBTH. & SM. var. *lioclada* CHRIST. (H. B.: *R. glutinosa* S. & S. β *libanotica* BOISS. Libanon, Cederskog 1898). ALMQUIST det. *glut. *libanotica* BOISS. Das Individuum wurde in meiner vorläufigen Mitteilung unter dem letzteren Namen erwähnt. Indessen entspricht es nicht BOISSIER's Art *R. libanotica*, bei welcher die Zweige zwischen den Stacheln mit zahlreichen Borsten und Stieldrüsen besetzt sind. Meine übrigen Spezimen der *glutinosa*, die zwei pentaploiden (Nr. 252 und 253) und die als Nr. 293 zu beschreibende Form, haben eine solche Drüsenbekleidung an den Zweigen, aber nicht das vorhandene Individuum. Die Bestachelung des letzteren ist ausserordentlich kräftig. Die dicht gedrängten Stacheln sind bis 12 mm lang, gewöhnlich gerade, oft ein wenig aufwärts gerichtet oder schwach gebogen, mit breitem, herablaufendem Grunde (diese bis 12 mm lang), nicht so plötzlich verschmälert wie bei dem pentaploiden Spezimen, sondern aus dem Grunde allmählich in die Spitze übergehend, bisweilen nahezu dreieckig. Zwischen diesen Stacheln sind die Zweige kahl und entbehren also völlig der Stachelborsten und Stieldrüsen. Ich habe daher die Form vorläufig mit var. *lioclada* CHRIST. in BOISS. Fl. Or. Suppl. 1888 identifiziert, welche Abänderung folgendermassen beschrieben wird: *indumento ramorum strigoso omnino destituta*. Da ausserdem die Blättchen oben unbehaart und die Kelchbecher mit nur kurzgestielten Drüsen bekleidet sind, dürfte dieses aus dem Zedernwald des Libanons herstammende Individuum derjenigen Form entsprechen, von welcher CRÉPIN, ohne dieselbe mit einem Varietätsnamen zu versehen, in Prim. Monogr. Ros. S. 636 berichtet. Die letztere wurde ebenfalls in dem Zedretum des Libanons gesammelt und von

CRÉPIN folgendermassen beschrieben: «Elle n'est pas sétigère; ses folioles sont glabres ou à peu près glabres en dessus; ses pédicelles et ses réceptacles sont couverts de très-fines glandes. Elle ne constitue pas ce que M. BOISSIER avait appelé *R. libanotica*, qui est sétigère.»

Ich hätte nicht das Aussehen dieser Form so ausführlich geschildert, wenn nicht die Chromosomenzahl derselben von derjenigen der typischen *glutinosa* abwicke. Diese Ungleichheit in zytologischer Hinsicht bedeutet nämlich, dass *glutinosa* in der jetzigen Umfassung heterophyletisch, also verschiedenen Ursprungs ist. Die typische pentaploide Form muss aus einer Kreuzung einer diploiden Rose mit einer oktoploiden hervorgegangen sein ($7 + 28 = 7_{II} + 21_I = 35$), die vorhandene Abänderung dagegen muss aus einer Verbindung einer diploiden Rose mit einer dekaploiden abstammen ($7 + 35 = 7_{II} + 28_I = 42$). Da die Kreuzungsprodukte indessen in vielen Merkmalen übereinstimmen und daher zu dem Formenkreis derselben Spezies gestellt worden sind, ist es anzunehmen, dass die Eltern der beiden Bastarde z. T. recht ähnlich waren. Innerhalb den Formenkreisen der *R. stylosa* und der *R. elliptica* finden sich ähnliche Fälle (siehe unten). Es muss natürlich noch untersucht werden, ob aus anderen Orten herstammende Individuen dieser atypischen *glutinosa*-Form auch hexaploid sind.

Sowohl die Teilungen der PMZ als auch die der EMZ wurden studiert. Fig. 28 e zeigt die heterotype Metaphasenplatte einer PMZ. In Fig. 41 c wird eine heterotype Metaphase, in Fig. 42 b eine Interkinese und in Fig. 44 c eine homotype Metaphase der EMZ abgebildet.

272. *R. inodora* FRIES. Sehr wahrscheinlich die westschwedische Form. Syn. *R. graveolens* (= *elliptica*) var. *inodora* (FR.) CRÉP. in Bot. Not. 1894, MATSSON in NEUMAN, Sveriges Flora S. 366; *R. agrestis* (= *sepium*) var. *inodora* R. KELLER. (Uppsala: *R. graveolens* var. *inodora*). MATSSON det. *R. elliptica* var. *inodora*. ALMQUIST det. *R. Klukii* BESS. Unter dem letzteren Namen wird das Individuum in der vorläufigen Mitteilung erwähnt. MATSSON's und meine Bestimmung widerspricht nicht derjenigen von ALMQUIST, denn nach ihm stellt *inodora* eine Subspezies der *R. Klukii* dar.

Wie aus der Synonymik hervorgeht, herrschen über die systematische Stellung der *inodora* verschiedene Ansichten. Sie ist entweder als Varietät, bald von *elliptica*, bald von *agrestis* oder als selbständige Spezies aufgefasst. Ich habe oben (S. 183) gezeigt, dass innerhalb der Formenkreisen der *elliptica* und *agrestis* pentaploide Formen existieren. Wird *inodora* in eine von diesen Spezies gestellt, muss also, weil die vorhandene Form hexaploid ist, die betreffende Spezies als heterophyletisch betrachtet werden. *R. inodora* kann nicht aus derselben uralten Kreuzung wie die pentaploiden *elliptica*- und *agrestis*-Formen hergeleitet werden. Wir haben also hier ein Seitenstück zu dem soeben beschriebenen Fall bei *R. glutinosa*. Da das fixierte Material für das Studium der Pollenentwicklung zu jung war, habe ich bisjetzt nur in somatischen Platten die Chromosomenzahl gezählt (Fig. 24 g).

Untersektion *Eucaninae* CRÉP.

Von allen untersuchten, dieser Untersektion angehörnden Formen hat sich nur die folgende als hexaploid herausgestellt. Die übrigen sind pentaploid (S. 173).



Fig. 25. Diakinesen. *a1—a2 mollis* **hesslensis* var. *inversifolia* (7 bivalente und 14 univalente Chromosomen). *b1—b2 coriifolia* **Matssonii* var. *Wittrockii* (7 biv. und 21 univ. Chr.). *c1—c3 stylosa* var. *evanida* (7 biv. und 28 univ. Chr.).

273. *R. stylosa* DESV. var. *evanida* CHRIST. (Kew: *R. styl.* var. *evanida*. S. England). Da nach ALMQUIST diese Form nicht dem die echte *stylosa* kennzeichnenden *Rufula*-Typus, sondern dem *Prolatula*-Typus angehört, betrachtet er sie als eine neue Spezies *R. evanida* (CHRIST.) AT. mss. in herb. Mein gepresstes Material, das sehr unvollständig ist, stimmt sehr gut mit der verbesserten Beschreibung von dieser Varietät in der Arbeit WOLLEY-DODS

(1910) über die britischen Rosen. Die Blütenzweige sind spärlich bestachelt; Blättchen klein, oval, kahl, unten blassgrün; Zahnung einfach, einige der Zähne jedoch mit einem Nebenzahn; die Zähne in eine pfriemähnliche Spitze auslaufend, diese nach vorn gestreckt oder nach aussen gebogen; Blütenstiel kahl und drüsenlos; Kelchblätter drüsenlos, nur am Rande spärlich behaart; Griffel kahl, die übrigen Merkmale der letzteren können nicht gut an dem gepressten Material studiert werden; die eingebetteten Knospen zeigen jedoch, dass die Griffel wie bei dem einen Uppsala-Individuum (Nr. 207) nicht verklebt sind.

Wir haben hier einen neuen Fall, wo sich einige zu derselben *Caninae*-Spezies gezogene Formen als zytologisch verschieden herausstellen. Oben wurden (Nr. 206 und 207) zwei ziemlich verschiedene *stylosa*-Formen als pentaploid beschrieben, und hier haben wir mit einer hexaploiden Abänderung dieser Spezies zu tun. Da diese ungleichen Chromosomengarniture aus verschiedenen Kreuzungen hergeleitet werden müssen ($7 + 28 = 35$ bzw. $7 + 35 = 42$), kann gefolgert werden, dass die jetzige Art *R. stylosa* heterophyletisch ist. Die verschiedenen Kreuzungsprodukte haben sich seit ihrer Entstehung (wahrscheinlich vor der Eiszeit) völlig unabhängig von einander vermehrt. Auch seitens der Systematiker ist die heterogene Beschaffenheit dieser Spezies nachgewiesen. Bei DINGLER (1912) findet sich die Angabe, dass der französische Rhodologe GENTIL die eigentliche, ursprüngliche *R. stylosa* DESV. mit *dumetorum* und *tomentella* in einer gemeinsamen Spezies, *R. subcinerea*, vereinigt und alle übrigen Formen der *stylosa* als eine neue Sammelart, *R. stylaris*, zusammenfasst. Was die hier untersuchten drei *stylosa*-Individuen betrifft, dürfte keines derselben als *stylosa* DESV. sens. str. angesehen werden. Meine Uppsala-Individuen nähern sich diesem Typ, aber haben nicht wie dieselbe die ganze Fläche der Blattunterseite dicht anliegend behaart. Sowohl die zwei pentaploiden, als auch das hexaploide Spezimen, sind also nach der Bezeichnungsweise GENTIL's zu der *stylaris* zu stellen.

Was die vorhandene var. *evanida* betrifft, scheint sie eine seltene und eigentümliche Abänderung des *stylosa*-Typus zu sein. WOLLEY-DOD hatte, als er seine grosse Arbeit über die britischen Rosen schrieb (1910), nur zwei Sträucher dieser Rose gesehen («close together on Ham Common, Surrey»). Über die systematische Stellung derselben schreibt er: «Before I knew *R. leucochroa* I have doubted var. *evanida* having been correctly referred to the *Stylosa* group at all. They are both certainly very aberrant members thereof, and I still think in most respects nearer the *Eu-caninae*, but it may be that many varieties with long glabrous styles more or less combined into a column have been wrongly placed in the latter subsection.» Indessen habe ich auch nicht unter den *Eucaninae* im Sinne WOLLEY-DODS eine Form mit der für var. *evanida* charakteristischen Chromosomengarnitur getroffen.

Fig. 25 c zeigt das Diakinesisstadium einer PMZ.

Die Pollenentwicklung der *Caninae*-Rosen.

Wie schon erwähnt, erfolgen die meiotischen Teilungen sowohl der PMZ als auch der EMZ bei allen untersuchten Vertretern der *Canina*-Sektion genau nach demselben Schema. Nachfolgende Darstellung des Verlaufs dieser Teilungen bezieht sich also auf alle in Obigem aufgeführten Formen, deren Meiosis untersucht wurde, was fast bei sämtlichen der Fall war. Nur bei einigen wenigen wurde die zytologische Untersuchung auf die Feststellung der somatischen Zahl beschränkt. Bei der überwiegenden Mehrzahl dieser Formen aber konnte der Verlauf der Meiosis nahezu lückenlos verfolgt werden. Das Studium der verschiedenen Entwicklungsstufen wird dadurch sehr erleichtert, dass man in ein und derselben Blütenknospe unter den zahlreichen Staubblättern sogar alle meiotischen Stadien antreffen kann.

Die meiotischen Vorgänge bei den Rosen der *Canina*-Sektion bieten in mehr als einer Beziehung viel des Interessanten. Erstens ist die soeben erwähnte Tatsache auffallend, dass sämtliche untersuchte, einem grossen polymorphen Verwandtschaftskreise angehörende Kollektivspezies und Formen die Reduktionsteilung nach einem hybriden Schema durchführen und zwar in genau derselben Weise in allen Einzelheiten. Es gibt keine diesbezüglichen Unterschiede zwischen den Formen mit 14 univalenten Chromosomen und denjenigen mit 21 und 28, und auch nicht zwischen z. B. den asiatischen, mediterranen und den endemischen schwedischen Formen. Was zweitens den meiotischen Teilungsmechanismus selbst betrifft, fällt einem zuerst die Eigentümlichkeit auf, dass die PMZ die Reduktionsteilung in einer ganz anderen Weise ausführen, als die EMZ. Beide diese Teilungstypen können gleichzeitig als sehr regelmässig und sehr unregelmässig bezeichnet werden. Ersteres Urteil verdienen sie dadurch, dass die Teilungen in beiden Fällen im grossen und ganzen mit grosser Präzision nach einem bestimmten Schema vor sich gehen, und letzteres Urteil gilt im Hinblick auf das Endresultat dieser Teilungen. Die Regelmässigkeit zeigt sich auch darin, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit der benachbarten Mutterzellen innerhalb desselben Pollenfaches in der Regel genau dieselbe ist, sowie auch darin, dass die bei sterilen Hybriden häufig beobachteten verschiedenen Anzeichen einer früh einsetzenden Degeneration der PMZ hier nur sehr spärlich auftreten.

Bis jetzt sind drei Publikationen erschienen, in denen die Meiosis der PMZ bei Rosen dieser Sektion erörtert wurde. Die erste war die Arbeit ROSENBERG's (1909) über die Pollenentwicklung von *canina* **salicifolia* und *glauca* **dilatans*. Dieselben Individuen befinden sich auch unter den von mir untersuchten Sträuchern und sind hier als Nr. 212 und 221 erwähnt. Ein kurzer Bericht über meine eigenen Beobachtungen wurde 1920 veröffentlicht, und im folgenden Jahre erschien eine Studie von BLACKBURN und HARRISON (1921) über die Pollenentwicklung zahlreicher britischer *Caninae*-Rosen.

Diakinese.

Den Stadien der frühen Prophase habe ich keine besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Es mag hier nur erwähnt werden, dass ein typisches Synapsis-

stadium immer vorkommt. In den Diakinesekernen treten die Chromosomen sehr distinkt hervor, und dieses Stadium ist daher für die Zählung derselben sehr geeignet. Wie aus dem systematischen Abschnitt hervorgeht, habe ich auch die Chromosomenzahlen der verschiedenen Formen am häufigsten in der Diakinese gezählt. In der Regel wurden die späten Phasen dieses Stadiums für die Feststellung der Zahl gewählt. Die Chromosomen treten dann als kurze Stäbchen oder Klumpen hervor, und es ist in der Regel sehr leicht, die bivalenten von den univalenten zu unterscheiden. Dass der Unterschied

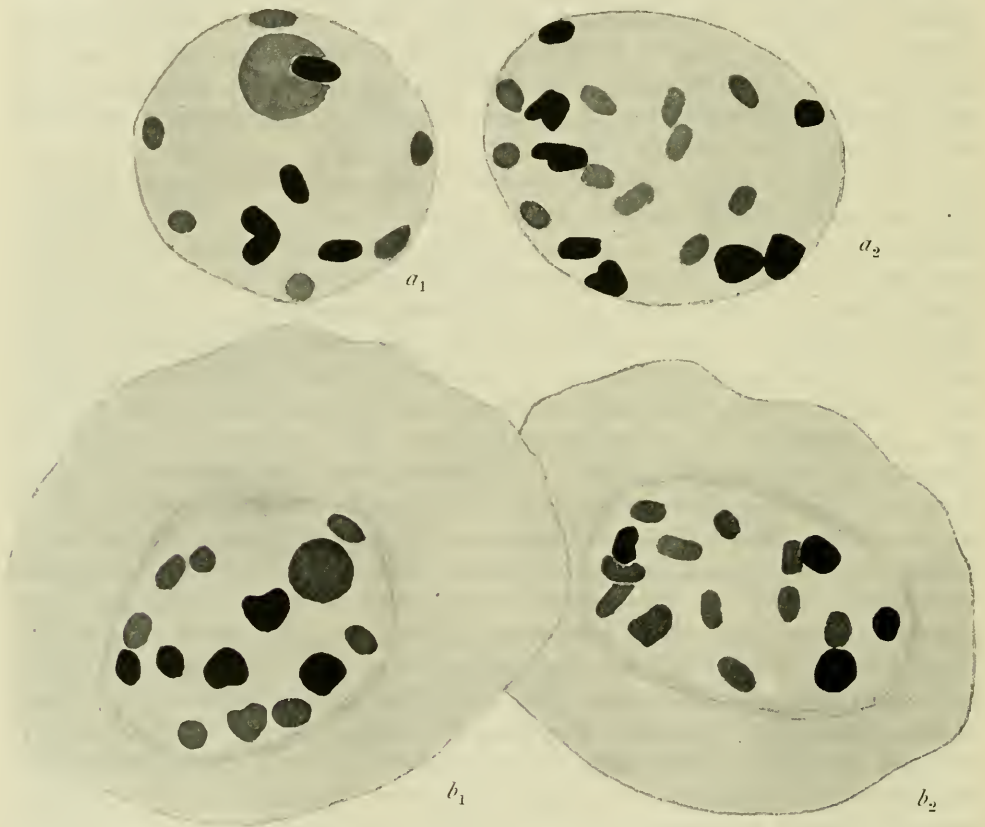


Fig. 26. a_1 — a_2 *canina* **tornata*, Diak.; Fall herabgesetzter Affinität (6 bival. und 23 univ. Chrom.).
 b_1 — b_2 *coriifolia* **Matssonii* var. *laetula*, sehr späte Diakinese; die Kernmembran schon verschwunden.

zwischen den beiden Chromosomenkategorien aber auch während der frühen Diakinese sehr deutlich zu Tage treten kann, zeigt die Fig. 3 in der Arbeit ROSENBERG's. Die gepaarten Chromosomen kommen in den Kernen dieses Alters als umeinander gedrehte lange Schleifen zum Vorschein. In den späteren Stufen aber liegen die Paarlinge, wie die hier in den Fig. 21, 23, 25 und 26 abgebildeten Kerne zeigen, nahezu immer parallel und fest aneinander gedrückt. Die Gemini sind daher hauptsächlich durch ihre Dicke von den Univalenten zu unterscheiden; die Länge ist dagegen ungefähr dieselbe wie bei den letzteren. Eine «end to end»-Bindung scheint bei diesen Rosen niemals vorzu-

kommen. Fig. 25 a zeigt einen Kern, wo einige der Doppelchromosomen ringförmig sind.

In den weitaus meisten Diakinesekernen kommen 7 Gemini vor. Indessen wurden nicht selten Fälle beobachtet, wo sich nur sechs bivalente Chromosomen fanden. In diesen Kernen war aber die Anzahl der Einzelchromosomen um 2 erhöht. Fig. 21 b und 26 a zeigen solche Fälle geschwächter Affinität. Dieselbe Schwankung in der Anzahl der Gemini wurde auch von ROSENBERG observiert. Eine noch mehr herabgesetzte Affinität scheint fast niemals vorzukommen; nur ein einziges Mal traf ich einen Kern, in welchem die Geminizahl auf 5 beschränkt war. Ich möchte hier besonders hervorheben, dass ich bei den betreffenden Rosen keinem einzigen Fall begegnete, wo die Anzahl der Chromosomen grösser als 7 war. Dieses gilt auch für die folgenden Stadien der Reduktionsteilung.

Die bei mehreren anderen Pflanzen beobachtete Erscheinung (vgl. SHULL 1921, S. 248), dass jeder der Gemini-Paarlinge sich schon während der Diakinese spaltet, kommt bei diesen Rosen nicht vor. Auch nicht die Einzelchromosomen führen in diesem Stadium die Längsspaltung aus. Wenn dies der Fall gewesen wäre, so wäre es vielleicht mit Schwierigkeiten verbunden gewesen, die univalenten Chromosomen von den bivalenten zu unterscheiden. Jene Spaltung kommt bei den *Caninae* erst während der Metaphase zum Ausdruck. Eine frühzeitige, schon in Diakinesekernen markierte Längsspaltung der Einzelchromosomen kommt dagegen bei *Hieracium boreale* (ROSENBERG 1917) sowie bei *Eupatorium glandulosum* und *Erigeron annuus* (HOLMGREN 1919) vor. Fig. 26 b zeigt das letzte Stadium der Diakinese, wo die Kernmembran schon verschwunden ist.

Heterotype Metaphase.

Der Übergang zwischen der Diakinese und der Metaphase wird in der Regel davon charakterisiert, dass der Inhalt des Kerns eine schwache Kontraktion erfährt (Fig. 27 a). Die Fig. 27 b–f stellen alle die frühe Metaphase dar. In b liegen sowohl die bivalenten, als auch die univalenten Chromosomen zerstreut in der Spindel, aber bald wandern die Gemini nach dem Äquator und bilden dort eine regelmässige Platte (c und d). Die Mehrzahl der Einzelchromosomen bleiben aber noch ziemlich lange in den peripheren Teilen der Spindel zurück. Die von ROSENBERG (1909) abgebildeten Spindelfiguren (Fig. 5) sind solche frühe Metaphasen. Wenn man nur solche Metaphasenbilder wie Fig. 27 c und d gesehen hätte, würde man sich vielleicht vorstellen, dass der Verlauf der folgenden Anaphase ein sehr unregelmässiger sei. Man könnte sehr leicht den Eindruck gewinnen, dass die zerstreuten Einzelchromosomen sich in diesem Fall wie bei den Pilosellen (ROSENBERG 1917) verhalten, d. h. dass die peripher gelegenen ungeteilt auf die Pole verteilt, die zentralen dagegen im Äquator gespalten werden. Der weitere Verlauf ist aber ein ganz anderer. Auch die ungepaarten Chromosomen nähern sich nach und nach dem Äquator (Fig. 27 e und f) und schliesslich sind sämtliche Chromosomen dort angesammelt und bilden eine regelmässige Platte. Die Fig. 28 a und d zeigen zwei solche späte Metaphasenplatten in Seitenansicht, die er-

stere gehört einer tetraploiden, die letztere einer pentaploiden Form an. Trotzdem wir es hier mit hybriden Pflanzen zu tun haben, die eine sehr grosse Anzahl univalenter Chromosomen besitzen, machen die Äquatorplatten in der späten Metaphase den Eindruck vollkommener Regelmässigkeit, wie dies bei

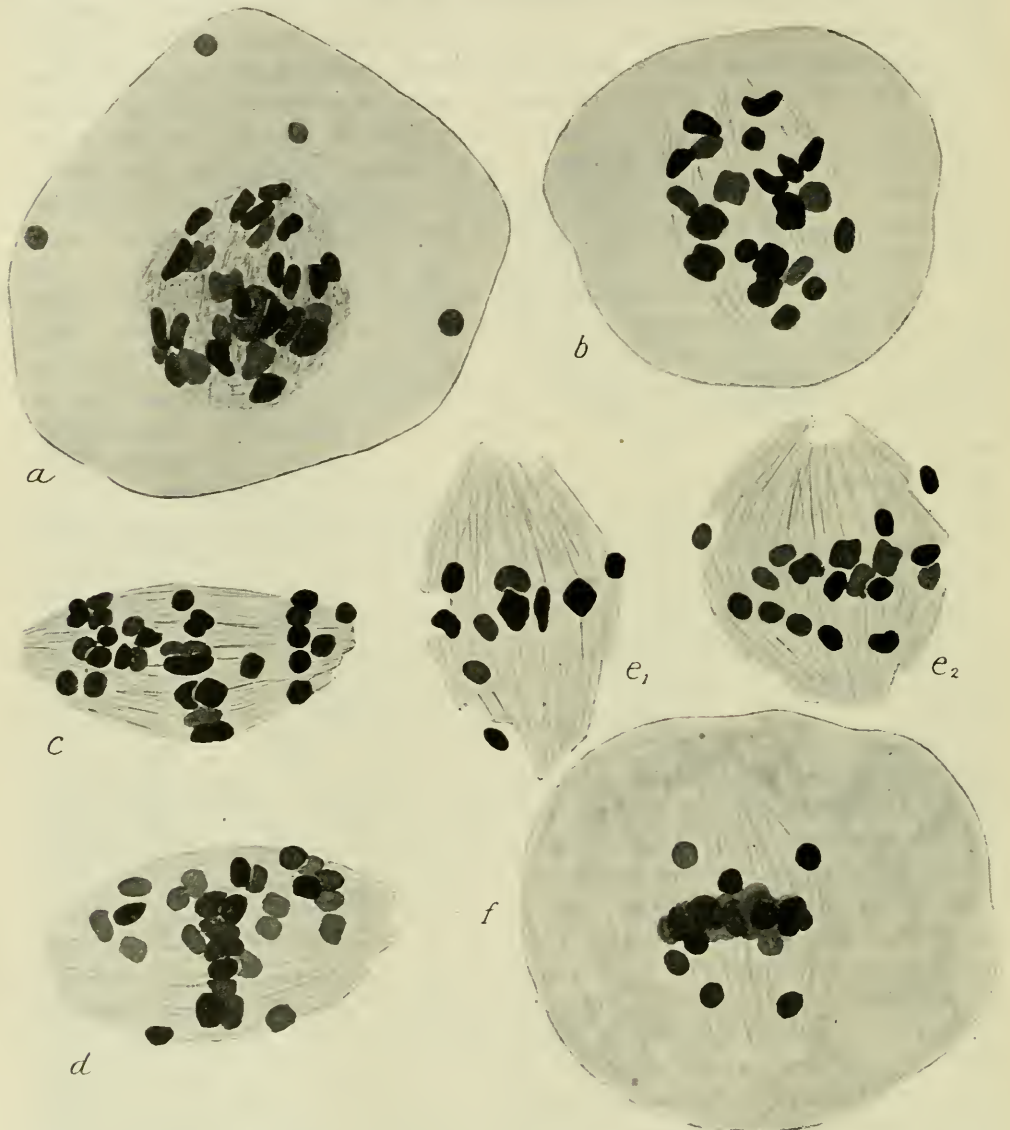


Fig. 27. Frühe heterotype Metaphase. *a* *glauca* **contracta* var. *cristatella*, Übergangsstadium zwischen der Diakinese und der Metaphase; im Plasma vier Nukleolen. *b* *pomifera* **Grenieri* (7 bival. und 14 unival. Chrom.). *c* *Seraphini* (7II + 21I). *d* *glauca* **cuneatula*. *e*₁—*e*₂ *tomentella* **obtusifolia* (7II + 21I). *f* *pomifera* **recondita*.

Spezies mit normalen Chromosomengarnituren der Fall ist. Nur in seltenen Fällen findet man auch noch während des späten Metaphasenstudiums ein oder ein paar weit ausserhalb der Platte liegende Einzelchromosomen.

Die Figuren 28 b, c und e zeigen drei Metaphasenplatten in Polansicht; die erste ist einer tetraploiden, die zweite einer pentaploiden und die dritte einer hexaploiden Form entnommen. In Fig. 22 sind sechs andere Platten

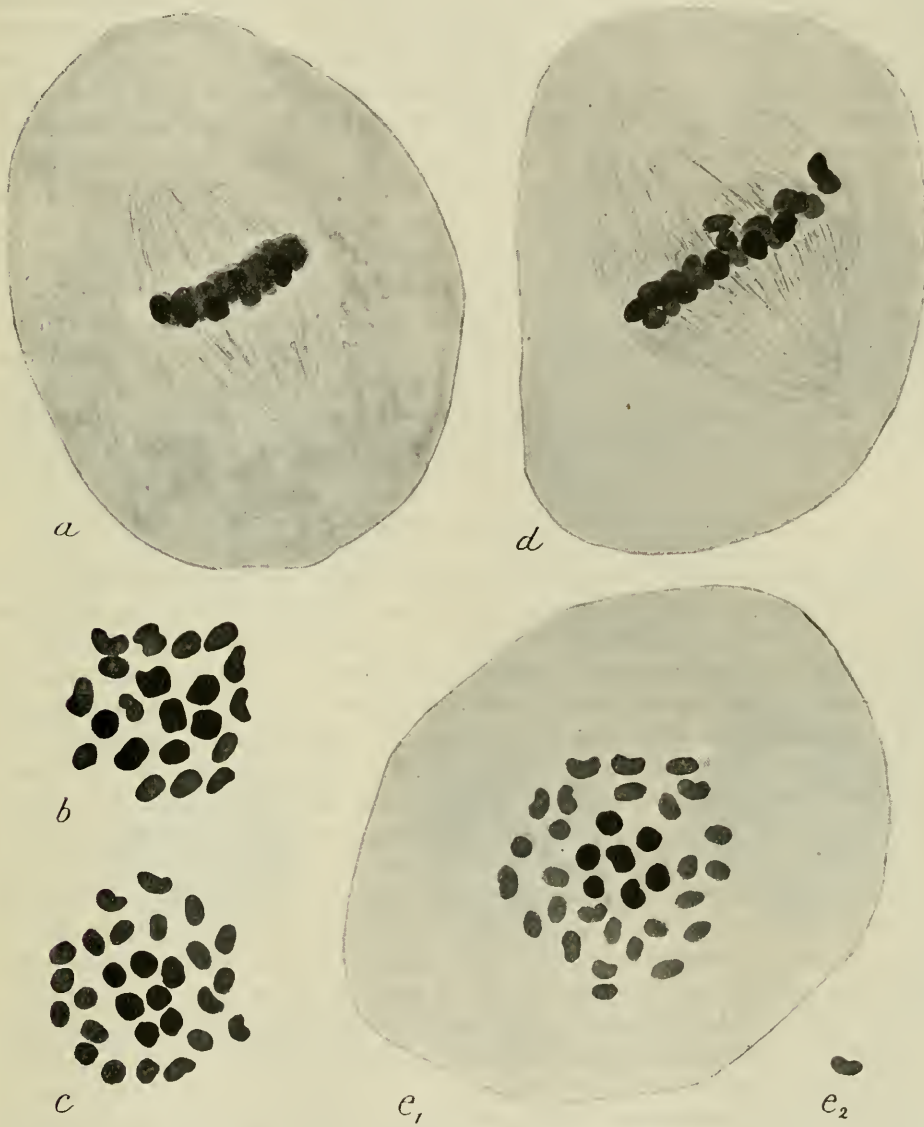


Fig. 28. Späte heterotype Methaphase. *a-b pomifera* *Grenieri. *a* Seitenansicht, *b* Polansicht ($7_{II} + 14_I$). *c-d glauca* *dilatans, *c* Polansicht ($7_{II} + 21_I$). *d* Seitenansicht. *e1-e2 glutinosa* var. *lioclada*, Polansicht ($7_{II} + 28_I$).

pentaploider Spezies abgebildet. Sie sind alle von demselben eigentümlichen Typ. Im Zentrum befinden sich die 7 Gemini und rings um dieselben herum die ungepaarten Chromosomen. In solchen Platten sind die ersteren in der Grösse von den letzteren oft nicht zu unterscheiden; sie sind jedoch an ihrer

grösseren Tiefe, die ihnen eine intensivere Farbe verleiht, leicht zu erkennen. Sie sind deshalb nicht etwa aus pädagogischen Gründen in den Figuren eigens dunkler gemacht, sondern ein solcher Farbenunterschied kommt wirklich zum Vorschein. Mit Hilfe der Mikrometerschraube ist es leicht zu konstatieren, dass diese dunkleren, zentralen Chromosomen sich in der Tat in die Tiefe erstrecken. Diese in die Länge gezogene Gestalt verdanken die Gemini natürlich dem Umstand, dass die Paarlinge in diesem Stadium in einer Linie nacheinander geordnet sind. Fig. 28 b zeigt einen Fall, wo ein Einzelchromosom ausnahmsweise zwischen den Gemini liegt. Wie aus den Figuren ersichtlich, tritt in diesem Stadium die Längsspaltung der univalenten Chromosomen häufig deutlich zu tage. Diese beginnende Spaltung kommt mitunter schon während des frühen Metaphasenstadiums zum Vorschein. Die Anzahl der Gemini beträgt in den späten Metaphasenplatten nahezu immer 7; nur in einigen Fällen fand ich 6, wobei dann jedoch die Anzahl der ungepaarten Chromosomen um 2 erhöht war. Bei den *Caninae* erweist sich die Chromosomenaffinität also während der Metaphase als eben so stark, wie in der Diakinese. Bei *Hieracium borcale* dagegen hat ROSENBERG (1917) beobachtet, dass die Bindung zurückgehen kann, so dass sie in der Metaphase schwächer ist, als in der Diakinese.

Heterotype Anaphase.

Die Anaphase wird dadurch eingeleitet, dass die Gemini-Paarlinge sich trennen und aus der Platte weichen (Fig. 29 a und c). Die Einzelchromosomen verweilen aber bis auf weiteres im Äquator, um dort zunächst die schon vorher angedeutete Längsspaltung durchzuführen. Die zwei 7er Gruppen der Gemini-Chromosomen wandern inzwischen nach den Polen. Fig. 29 a zeigt im Äquator einen regelmässigen Ring von 14 univalenten Chromosomen, die noch nicht die Spaltung erfahren haben, sowie auch zwei Gruppen von je 7 Gemini-Paarlingen, die schon beinahe die Pole erreicht haben. In Fig. 29 b finden wir das nächstfolgende Stadium. Die 7er Gruppen sind an die Pole gelangt, und jetzt erst beginnt das Auseinanderweichen der Spalthälften der Äquatorchromosomen. Letzterer Vorgang kann aber auch von statten gehen, während die Gemini-Chromosomen noch nach den Polen wandern. Solche Fälle sind in Fig. 29 d und e, sowie auch in Fig. 31 b abgebildet. Die Trennung der Spalthälften der zahlreichen Einzelchromosomen kann entweder ziemlich gleichzeitig vor sich gehen, wie die soeben genannten Figuren zeigen, oder auch wird sie bei einigen Äquatorchromosomen schneller durchgeführt, und die Längshälften der letzteren erhalten auf diese Weise einen Vorsprung auf ihrer Wanderung nach den Polen. Das letzterwähnte Verhalten kommt am deutlichsten in den Fig. 29 b und 31 c zum Vorschein.

Während die Gemini-Paarlinge noch nach den Polen rücken, wird bei ihnen die beginnende Längsspaltung sichtbar. Dies geht aus mehreren der schon besprochenen Figuren deutlich hervor; noch besser tritt jedoch diese Spaltung in Fig. 30 zutage, die vier Spindeln in Polansicht darstellt. In Zentrum jeder Platte kann eine Gruppe von 7 längsgespaltenen Gemini-Paarlingen beobachtet werden. Diese 7er Gruppen liegen natürlich nicht auf demselben Niveau wie die zahlreichen umgebenden Einzelchromosomen, sondern sind schon in der

Nähe des einen Pols angelangt. Fig. 30 d stellt eine frühe Anaphase dar; im Äquator befinden sich die 28 Einzelchromosomen, deren Spalthälften noch nicht auseinandergewichen sind. In b und c sind einige wenige univalente Chromosomen, nämlich die grösseren, noch nicht halbiert; die meisten aber stellen nur Spalthälften dar, die Schwesterhälften derselben liegen in einer tieferen Ebene und sind nicht abgebildet. Ein noch späteres Stadium zeigt Fig. 30 a. In a_2 kommen 7 längsgespaltene, nach dem einen Pol gelangte Gemini-Abkömmlinge sowie 14, den Einzelchromosomen entstammende Spalt-



Fig. 29. Frühe heterotype Anaphase. *a—b rubrifolia* ($7_{II} + 14_I$). In *a* sind die Einzelchromosomen noch nicht deutlich gespalten, in *b₁—b₂* beginnt die Trennung der Spalthälften derselben. *c—e glauca *plebeja*, drei auf einander folgende Stadien.

hälften zum Vorschein; die in *a₁* sichtbaren Chromosomenelemente, die sich in demselben Schnitt jenseits des Äquators befanden, stellen die 14 entsprechenden Univalenten-Hälften und ein Gemini-Chromosom dar. Die sechs übrigen Gemini-Abkömmlinge lagen in dem folgenden Schnitt.

Dass die Gemini-Partner während der Anaphase als gespalten hervortreten, ist ja eine regelmässige Erscheinung. Indessen scheint es, dass bei diesen Rosen in gewissen Fällen auch die auseinanderweichenden Spalthälften der Einzelchromosomen eine neue Längsteilung vorbereiten. In Fig. 31 c und d ist bei einigen solchen Chromosomenelementen die neue Längsteilung ange-

deutet. Man könnte vielleicht einwenden, dass der Dualismus durch eine Umbiegung der Spalthälften verursacht sein könnte. Eine solche starke Umbiegung beschreibt z. B. KIHARA (1919) bei den pentaploiden *Tricum*-Bastarden. Die univalenten Chromosomen sind aber bei diesen Pflanzen lang und schlank, bei den Caninen sind sie dagegen sehr kurz. Soweit ich habe beobachten können, handelt es sich bei diesen Rosen, wenigstens in einigen Fällen, um eine wirkliche Spaltung. Eine solche Prolepsis erscheint aber hier weniger eigentümlich, wenn man den Umstand berücksichtigt, dass die Univalenten-Hälften bei den Caninen, in Gegensatz zu dem, was bei den meisten anderen Objekten der Fall ist, in dem homotypen Teilungsschritt tatsächlich eine neue Spaltung erfahren, die häufig zur Trennung der neuen Spalthälften führt.

In nahezu allen beobachteten Fällen werden die entsprechenden Spalthälften nach entgegengesetzten Polen geführt. Fig. 31 c und d zeigen eine

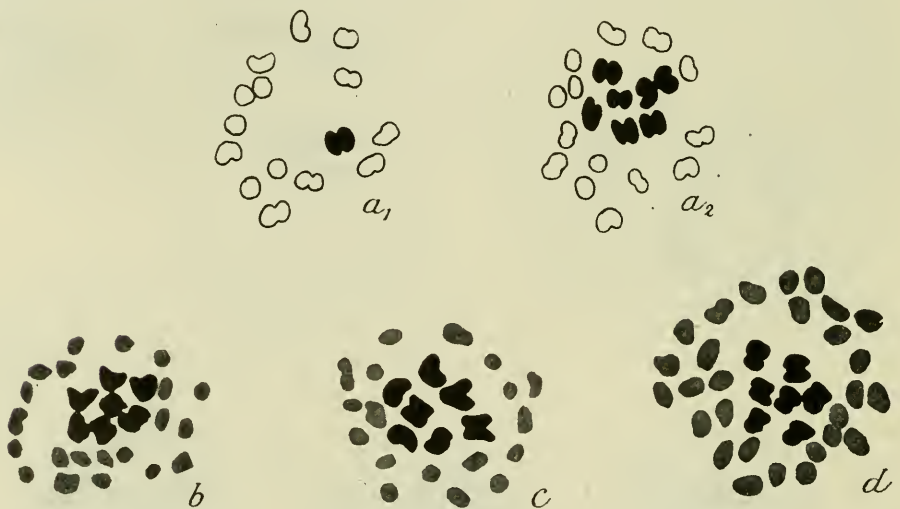


Fig. 30. Heterotype Anaphase in Polansicht. a_1 – a_2 *pomifera* *Grenieri, die schwarzen Chromosomen sind die Gemini-Paarlinge, die hellen die Spalthälften der Einzelchromosomen. Alle Chromosomen liegen in demselben Schnitt aber in verschiedenen Ebenen. b *dumetorum* *Thedenii, die Gemini-Paarlinge schon an dem Pol, die 21 peripheren stellen grösstenteils Spalthälften dar. c *glauca* *plebeja, nur 18 Abkömmlinge der 21 Univalenten kommen hier zum Vorschein. d *Junzillii*, frühe Anaphase; die 28 Einzelchromosomen sind noch nicht halbiert.

sehr symmetrische Anordnung dieser Chromosomenelemente zu beiden Seiten des Äquators. In d kommen alle Chromosomen der Spindel zum Vorschein, in c nur ein Teil derselben. Zuweilen sind aber beide entsprechenden Hälften eines Einzelchromosoms nach dem einen Pol hin verschoben (Fig. 31 a); die weitere Entwicklung dürfte hier darin resultieren können, dass sie in denselben Tochterkern aufgenommen werden; vielleicht ist es aber häufiger, dass nur die eine Spalthälfte dem Telophasenkern einverleibt wird, während die andere in der Spindelfigur zurückbleibt. Ein Beispiel der letztgenannten Möglichkeit wird in Figur 32 c und vielleicht auch in Fig. 32 b dargestellt.

Die Anaphase der ersten Teilung ist also eine kombinierte Reduktions- und Äquationsteilung. Die Teilungsvorgänge bei diesen Rosen gleichen daher sehr denjenigen bei einigen Hierazien, besonders *H. boreale* (ROSENBERG 1917,

Fig. 17). In ähnlicher Weise verhalten sich die von KIHARA (1919) beschriebenen *Triticum*-Bastarde, *Papaver somniferum* $\times$ *orientale* (YASUI 1921, LJUNGDAHL 1922) und mehrere von FEDERLEY beschriebene Schmetterlingsbastarde, z. B. der Rückkreuzungsbastard *Pygaera* (*anachoreta* $\times$ *curtula*) $\times$ *anachoreta* (1913).

Telophase und Interkinese.

Noch in spätem Metaphasenstadium können in vielen Fällen die einander entsprechenden Spalthälften erkannt werden. Fig. 32 zeigt vier solche sehr

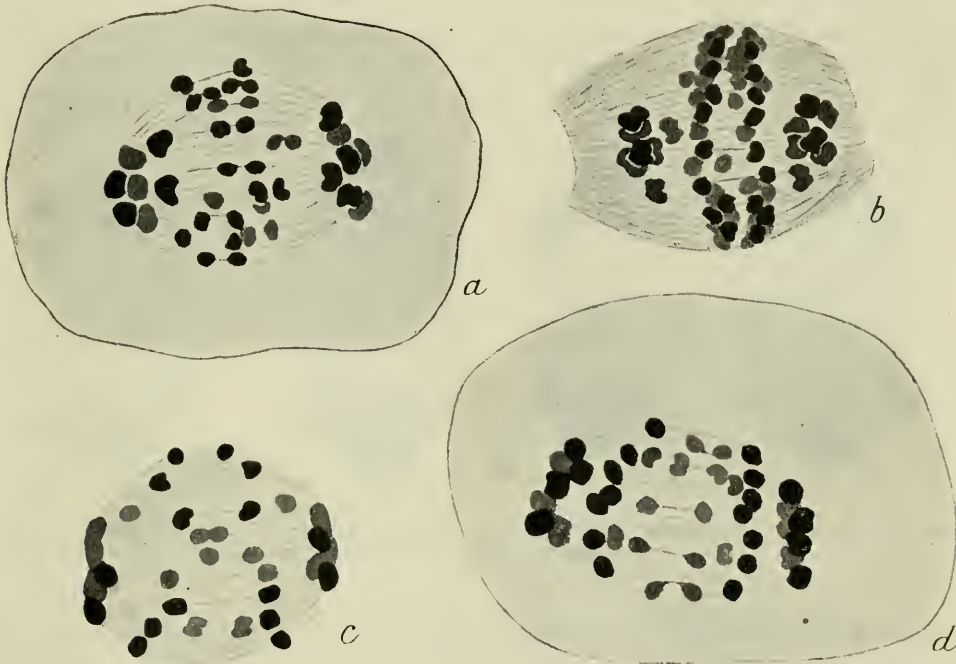


Fig. 31. Heterotype Anaphase. *a* *tomentella* **obtusifolia*, nur 13 gespalteten Einzelchromosomen ersichtlich. *b* *Junzillii* *c* *rubiginosa*, nur ein Teil der gespalteten Univalenten sichtbar. *d* *pomifera* **Grenieri* (7_{II} + 14_I), sämtliche Chromosomen sichtbar.

späte Anaphasen. In *a*, wo nur ein Teil der Spindel zum Vorschein kommt, tritt die entsprechende gegenseitige Lage der Spalthälften deutlich hervor. Die abgebildeten vier Spindeln zeigen, dass diese aus den Einzelchromosomen stammenden Längshälften, ungeachtet ihrer anfänglichen Verspätung, schliesslich doch alle oder fast alle an die Pole gelangen, ehe die Membran der Telophasenerne ausgebildet ist. Am Ende des ersten Teilungsschritts wird somit in der Regel keine grössere Anzahl der Univalenten-Abkömmlinge eliminiert. In vielen Fällen werden sie alle in die Tochterkerne aufgenommen (Fig. 32 *d* und 33 *a*). In der letztgenannten Figur stellen die drei im Plasma liegenden dunklen Punkte Nukleolen und nicht Chromosomen dar. Am häufigsten bleiben indessen einige wenige von den aus den Univalenten stammenden Chromosomen während der

Telophase in der Spindelfigur zurück und sie liegen dann im Interkinesestadium frei im Plasma oder in Zwergkernen eingeschlossen (Fig. 33 b). Seltener sind solche Fälle, wo eine grössere Anzahl dieser Chromosomenelemente aus den Tochterkernen ausgeschlossen werden und zur Entstehung mehrerer, häufig recht chromosomenreicher Sonderkerne Anlass geben. Wenn dazu zwischen allen diesen grösseren und kleineren Kernen Spindelfasern ausgebildet werden, kann diese Interkinese sehr an die homotype Telophase erinnern.

Die homotype Metaphase.

Die Anzahl der während des zweiten Teilungsschritts auftretenden Spindeln ist natürlich von dem Grade der Regelmässigkeit abhängig, der die heterotype Telophase charakterisierte. Die in Fig. 33 c abgebildete PMZ, in welcher sich nur zwei Spindeln befinden, kann als ein späteres Entwicklungsstadium

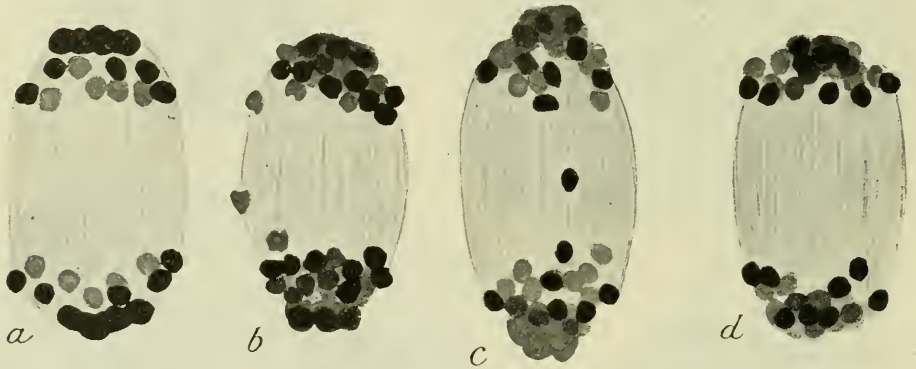


Fig. 32. Sehr späte heterotype Anaphase. a—b *glauca* **plebeja*. Die Spindel in a ist geschnitten. c *coriifolia* **bergiana*. d *coriifolia* **indutula*.

der in a dargestellten, sehr regelmässigen Interkinese betrachtet werden. Fig. 33 d zeigt dagegen eine PMZ, die mehrere verschiedengrosse Spindeln enthält; die abgebildeten sechs Spindeln waren nicht die einzigen in dieser PMZ, denn im nächsten Schnitt gab es noch einige, darunter die zweite grosse, als »ordentlich« (die Gemini-Chromosomen enthaltend) zu betrachtende Spindel. Derartige sehr unregelmässige PMZ sind jedoch nicht sehr häufig; sie kommen gewöhnlich nur in gewissen Pollenfächern vor. Der gewöhnlichste Fall ist, dass ausser den zwei grossen Spindeln nur einige wenige kleine Chromosomengruppen zum Vorschein kommen, wie es z. B. Fig. 34 a und 35 a zeigen.

In vielen PMZ verschiedener Formen wurde die Anzahl der in den verschiedenen grossen und kleinen Spindeln befindlichen Chromosomen berechnet. Es ist jedoch schwer, während der homotypen Metaphase die Zahl genau zu ermitteln, denn die Chromosomen sind recht klein und decken einander häufig in den Platten. Bei den tetraploiden Formen mit 14 Einzelchromosomen schwankt die Anzahl der Chromosomen in den beiden grösseren Platten der PMZ zwischen etwa 12 bis 21; bei den pentaploiden und hexaploiden Formen ist die Anzahl in entsprechender Weise höher. In der in Fig. 34 a abgebildeten PMZ, die aus

einer pentaploiden Form stammt, kommen in den beiden grossen Platten 22 bzw. 24 Chromosomen zum Vorschein; ausserdem sieht man drei isolierte Zwerggruppen mit bzw. 1, 2 und 3 Chromosomen; die Chromosomensumme beträgt

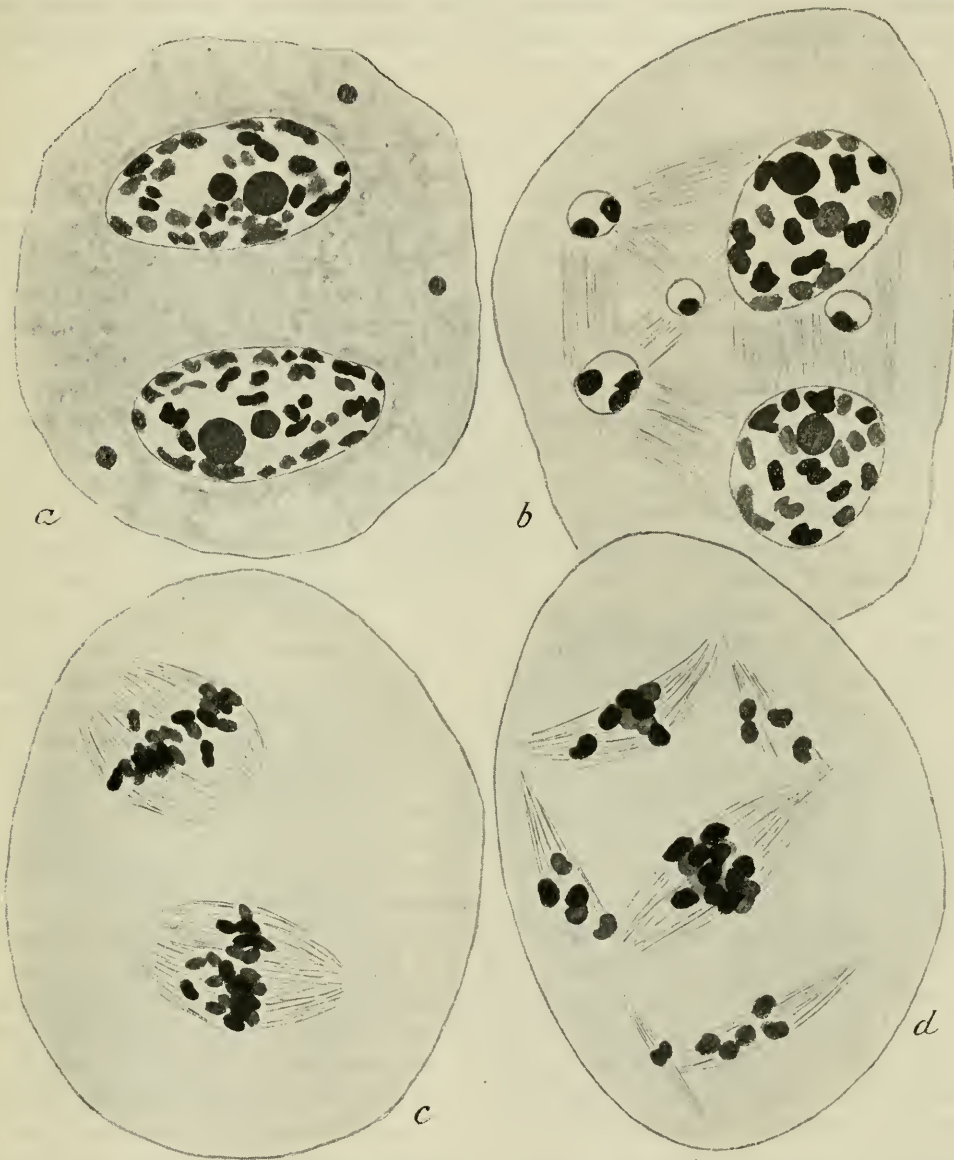


Fig. 33. *a coriifolia* **Matssonii* var. *laetula*, sehr regelmässige Interkinese; im Plasma drei Nukleolen. *b elliptica*, Interkinese mit Zwergkernen. *c tomentosa* **coronifera*, homotype Metaphase; keine Zwergspindeln. *d elliptica*, dasselbe Stadium; mehrere Zwergspindeln.

also 52, während 56 die theoretisch erwartete Zahl ist. Es ist möglich, dass die vier fehlenden Chromosomen von den andern verdeckt werden. Aus der Figur erhellt, dass in den beiden grösseren Platten die Grösse der Chromosomen verschieden ist. Unzweifelhaft sind die grösseren die Abkömmlinge der

Gemini, während die kleineren die Spalthälften der Einzelchromosomen darstellen. Die Anzahl der zu diesen verschiedenen Kategorien gehörenden Chromosomen ist in diesem Stadium schwer zu bestimmen; die Gemini-Abkömmlinge sind in der homotypen Metaphase nicht so regelmässig geordnet wie in der heterotypen; sie bilden keine deutlichen zentralen 7er Gruppen, sondern scheinen in der Platte ziemlich zerstreut zu liegen.

Die homotype Anaphase und Telophase.

Während der Anaphase tritt indessen der Unterschied zwischen den aus den Gemini und den aus den Einzelchromosomen stammenden Chromosomen-elementen deutlich hervor. Die ersteren spalten sich nämlich früher, und die Spalthälften derselben werden den Polen zugeführt, während die Chromosomen der letzteren Kategorie noch im Äquator verweilen. In zahlreichen Fällen konnte die Anzahl der nach den Polen wandernden Gemini-Abkömmlinge auf 7 bestimmt werden (Fig. 34 b und c; Fig. 35 a). Die Anaphase der homotypen Teilung hat also grosse Ähnlichkeit mit dem entsprechenden Stadium des ersten Teilungsschritts. Auch darin stimmt die zweite Teilung mit der heterotypen überein, dass im Äquator zurückbleibende Chromosomen schliesslich eine Längsspaltung bewerkstelligen, die häufig zur Trennung der Spalthälften führt. In Fig. 34 d kommt das Auseinanderweichen der neuen Spalthälften sehr deutlich zum Vorschein. Dieser Vorgang, dass univalente Chromosomen sich während der Meiosis zweimal spalten, scheint, nach der Litteratur zu urteilen, eine seltene Erscheinung zu sein. Die Regel ist, dass die bei der heterotypen Anaphase entstandenen Spalthälften der Einzelchromosomen sich während der homotypen Anaphase nur auf die Pole verteilen (vgl. z. B. *Eupatorium glandulosum* nach HOLMGREN 1919, die von KIHARA 1919 beschriebenen *Triticum*-Bastarde sowie *Papaver somniferum* $\times$ *orientale* nach der Darstellung von LJUNGDAHL 1922). Eine zweimalige Längsspaltung von Einzelchromosomen hat aber ROSENBERG (1919) in gewissen Fällen bei *Hieracium excellens* $\times$ *auranticum* beobachtet, und er ist der Meinung, dass die Möglichkeit einer Aufnahme solcher in der homotypen Teilung entstandener Spalthälften in die Tetradenkerne nicht allzu selten vorliege. Er fügt hinzu: »Ich kann mich also nicht der Ansicht GATES' anschliessen, dass 'it is highly improbable that a chromosome, which has undergone fission in the heterotype mitosis, will divide again in the homotype, unless merely as a fragmentation accompanied by degeneration'« (S. 171). Von einer solchen Fragmentation und Degeneration kann auch nicht bei diesen Rosen die Rede sein. Die Spaltung geht in normaler Weise vor sich, und die Spalthälften werden nicht sogleich degeneriert, sondern geben, wenn sie nicht in die Tochterkerne einbezogen werden, zur Entstehung von Zwergzellen Anlass. Indessen wird die Spaltung der verspäteten Chromosomen nicht so regelmässig wie in der heterotypen Teilung durchgeführt. Die Trennung der Längshälften erfolgt nicht immer bei allen Äquatorchromosomen, sondern eine grössere oder geringere Anzahl der letzteren verweilen sehr lange in der Äquatorregion als ganze, aber längsgeteilte Chromosomen. Dass derartige halbierte Chromosomen-elemente, ohne die Trennung der Hälften zu erfahren, in die Tochterkerne aufgenommen werden können, ist sehr möglich;

ich habe dies aber nicht mit Sicherheit feststellen können, da die Vorgänge während dieses Stadiums wegen der unbedeutenden Grösse der Chromosomen schwer zu verfolgen sind. Eine solche Aufnahme in die Tochterkerne von verspäteten ganzen, aber gespaltenen Chromosomen hat ROSENBERG (1919) bei mehreren Pilosellen beobachtet.

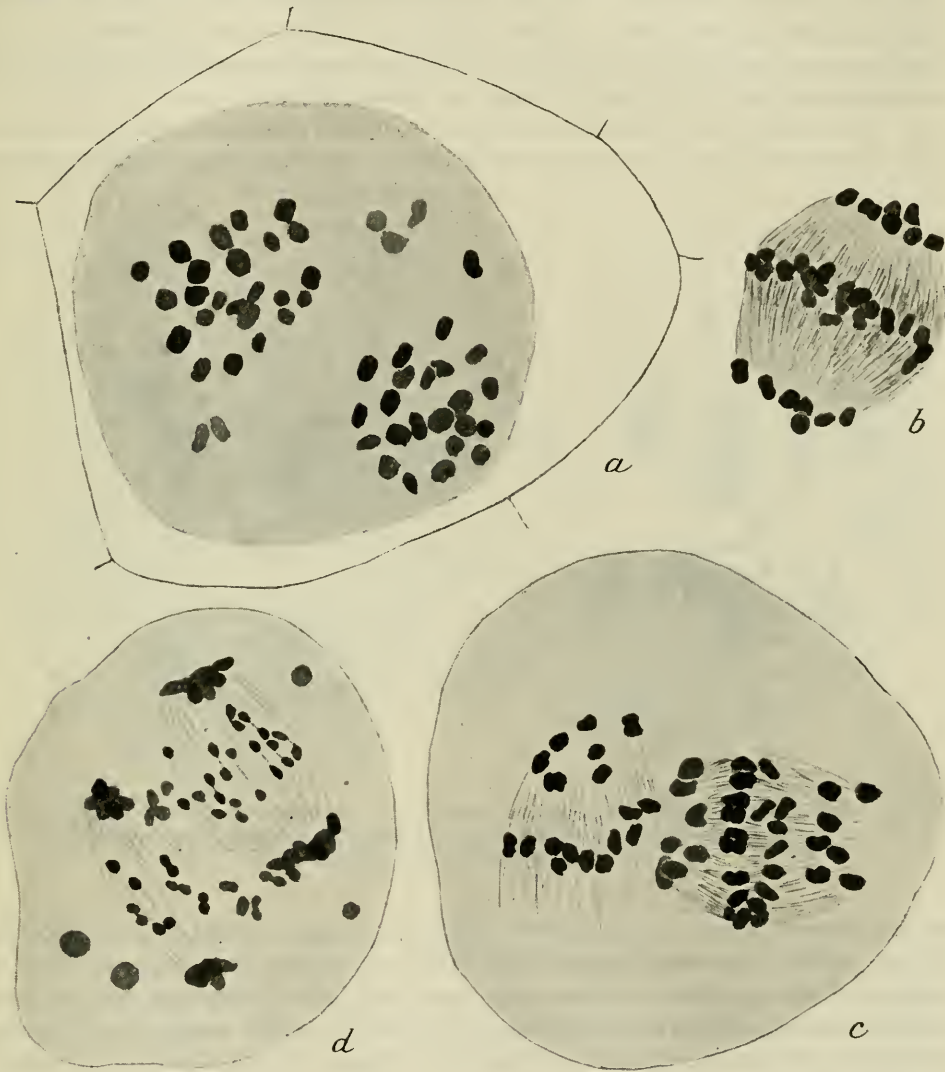


Fig. 34. Die homotype Teilung. *a* *dumetorum* *Thedenii, Metaphase in Polansicht; ausser den zwei grossen Platten einige kleine Chromosomengruppen. *b–c* *canina* *Desvauuxii. *b* Homotype Spindel im Anaphasenstadium; die Gemini-Abkömmlinge an den Polen, die Univalenten-Abkömmlinge im Äquator. *c* Dasselbe Stadium; die eine Spindel ist geschnitten. *d* *pomifera* *recondita, die Äquatorchromosomen sind gespalten und die Spalthälften derselben weichen auseinander; mehrere Sonderchromosomen und Nukleolen.

In der Regel bleiben in der späten homotypen Anaphase die meisten der Univalenten-Abkömmlinge dauernd in der Spindel zurück; nur eine geringere Anzahl wird in die grösseren Telophasenkerne einbezogen. Es scheint als ob

der erwähnte Spaltungsprozess eine so bedeutende Verspätung veranlasst, dass die Spaltheilften im allgemeinen die Pole nicht erreichen können, ehe die Tochterkerne fertig sind. Die Mehrzahl dieser Chromosomenelemente findet man somit noch im Telophasenstadium ausserhalb der vier grösseren Kerne, entweder frei im Plasma oder in Zwergkernen eingeschlossen (Fig. 35 b). Dass aber andererseits eine geringere Anzahl derselben wirklich in die vier grösseren Tochterkerne aufgenommen werden, kann durch Zählung der Chromosomen in den letzteren ermittelt werden (Fig. 35 b), oder noch besser durch Zählung der Chromosomen bei der ersten Teilung des Pollenzellkerns.

Hinsichtlich des Verlaufs der späten homotypen Anaphase sind BLACKBURN und HARRISON (1921) zu einem einigermassen abweichenden Resultat gekom-

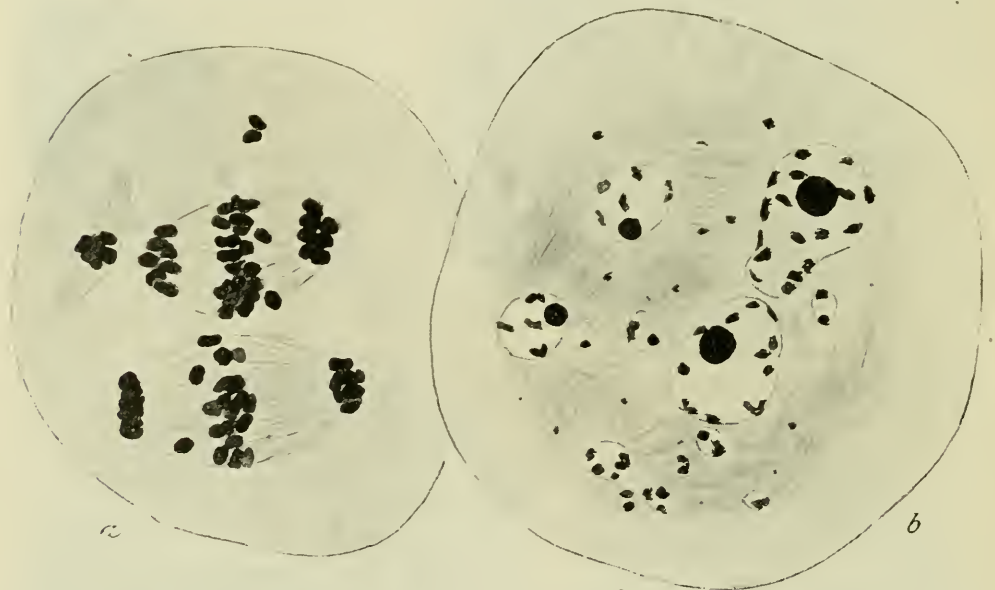


Fig. 35. *Junzillii*. a Homotype Anaphase, die Gemini-Abkömmlinge an den Polen, die Univalenten-Abkömmlinge im Äquator. b Homotype Telophase; zahlreiche Sonderchromosomen und Zwergkerne.

men. Erstens haben sie gefunden, dass «the major daughter nuclei contain almost uniformly seven chromosomes, that number having been determined in scores of cases. Nor is there any great difficulty in making out the same number, when the chromosomes display themselves with much less sharpness of outline, in the major nuclei of the final octad» (S. 170). Dass die Tochterkerne in mehreren Fällen 7-chromosomig werden, habe auch ich beobachtet, aber noch häufiger sind solche Fälle, wo die Chromosomenzahl noch höher ist. Das Resultat einer genauen Zählung der Chromosomen in den Telephasenkernen muss aber von vornherein als recht unsicher betrachtet werden, da die Chromosomen während dieses Stadiums sehr klein und undeutlich sind. Dass die Mikrosporen, die die Entwicklung fortsetzten, tatsächlich in den meisten Fällen eine höhere Chromosomenzahl als 7 besitzen, kann durch die Zählung der Chromosomen bei der ersten Teilung des Pollenzellkerns festgestellt werden

(siehe unten). Zweitens haben die genannten Verfasser gefunden, dass nach Beendigung der Teilungen acht grössere Kerne entstehen, und nennen daher den von einer PMZ erzeugten Mikrosporenkomplex eine Oktade. Ich dagegen habe nicht finden können, dass eine scharfe Grenze zwischen den 8 grössten Mikrosporen im Komplex und den übrigen gezogen werden kann. Die Mikrosporen variieren beträchtlich in bezug auf die Grösse, einige sind sehr gross, andere mittelgross und noch andre sind sehr klein. In vielen Fällen kann man vier besonders grosse unterscheiden; dieses dürften diejenigen sein, welche die Gemini-Abkömmlinge enthalten. Eine recht häufige Erscheinung ist, dass die Zellen der »Tetrade« zwei oder zuweilen auch mehr Kerne besitzen (Fig. 36). Es gibt also in fast allen »Tetraden«-Komplexen mehr Kerne als Zellen. Bei der tetraploiden *R. pomifera* schwankt die Anzahl der Zellen gewöhnlich zwischen 9 und 13, und die Anzahl der Kerne zwischen 13 und 19. Noch höhere Zahlen können bei den pentaploiden und hexaploiden Formen gefunden werden.

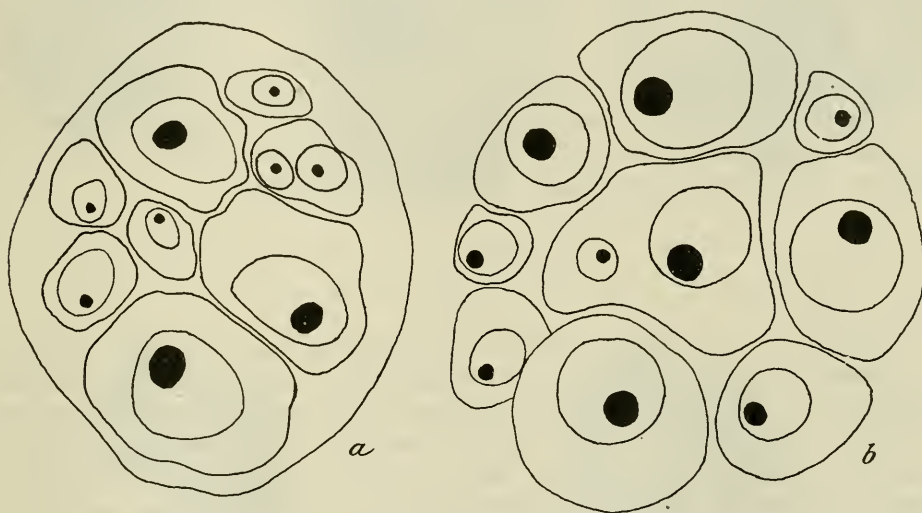


Fig. 36. »Tetraden« *a pomifera* (tetraploid). *b canina *allodonta* (pentaploid).

Das Pollen.

Nachdem die zahlreichen Zellen der Tetraden-Verbände sich getrennt haben, sind die Pollenfächer voll grösserer und kleinerer junger Mikrosporenzellen, die anfangs alle ein gesundes Aussehen haben. In den etwas älteren Pollenfächern macht sich jedoch ein Unterschied deutlich bemerkbar zwischen der geringeren Anzahl von Mikrosporen, die die Entwicklung fortsetzen und den zahlreichen plasmaarmen Zwergzellen, die der Degeneration zum Opfer fallen. Die letzteren enthalten aller Wahrscheinlichkeit nach nur je einige wenige Abkömmlinge der univalenten Chromosomen, während die ersteren denjenigen »Tetraden«-Zellen entstammen dürften, die ausser einigen solchen Chromosomen auch die Gemini-Abkömmlinge beherbergen. Der Umstand, dass ich bei der Zählung der Chromosomen in der ersten Teilung des Pollenzellkerns bis jetzt nie eine geringere Zahl als 7 getroffen habe, lässt die Anschauung richtig

erscheinen, dass diese sich weiter entwickelnden Mikrosporen gerade der letztgenannten Kategorie von »Tetraden«-Zellen angehören. Ich will damit aber nicht behauptet haben, dass alle jene Mikrosporen, die Gemini-Abkömmlinge enthalten, auch entwicklungsfähig sind. Die Sterilität der Pollenkörner kann ja auch von anderen Ursachen bedingt sein, als von dem Fehlen eines vollständigen haploiden Chromosomensatzes. In einem Fall scheinen jedoch selbst chromosomenarme Zwergkerne ihre Lebenskraft bewahren zu können, nämlich wenn sie von Anfang an in grössere plasmareiche Mikrosporenzellen eingeschlossen werden. Ich habe nämlich mehrfach Pollenkörner beobachtet, die zwei Kerne enthielten, welche sich gleichzeitig spalteten, der eine derselben hatte eine Chromosomenzahl, die grösser als 7 war, während der andre nur drei, vier oder fünf Chromosomen besass.

Die Teilung des Pollenzellkerns wurde an Material von *R. tomentella* **obtusifolia* und *R. Seraphini* studiert. Beide sind pentaploid. Die Anzahl der Chromosomen konnte in 63 Mikrosporen genau gezählt werden. Nur ungeschnittene Kerne kamen bei der Zählung in Betracht. In den meisten Fällen zeigte der Kern ein spätes Prophasenstadium (Fig. 37 a—c), in andern Fällen wurden Metaphasenplatten getroffen (Fig. 37 d—e). Da die Chromosomenzahl bei beiden Formen in derselben Weise variierte, ist in folgender Tabelle das Resultat sämtlicher Zählungen dargestellt. Die obere Reihe bedeutet die Anzahl der Chromosomen, die untere der Anzahl der Kerne.

7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
9	23	13	7	4	1	1		1		1	1		1		1

Obleich die Anzahl studierter Kerne nicht besonders gross ist, dürfte aus dieser Zusammenstellung doch die ungefähre Variationsweite der Chromosomenzahl des Pollenkornkernes hervorgehen. Aus derselben erhellt auch, dass die Pollenzellen mit niedrigeren Zahlen häufiger als diejenigen mit höheren sind. Dies würde also bedeuten, dass bei der Kernbildung nach der homotypen Teilung die meisten Einzelchromosomen gewöhnlich nicht den Kernen der sich weiter entwickelnden Mikrosporen einverleibt werden, sondern die Entstehung von Zwergkernen veranlassen, eine Erscheinung, die tatsächlich in dem Telophasenstadium der Meiosis beobachtet werden konnte. Dass die betreffenden, die Abkömmlinge der Einzelchromosomen enthaltenden Zwergzellen, deren Kerne wohl nahezu immer eine niedrigere Chromosomenzahl als 7 haben, gewöhnlich nicht ihre Entwicklung bis zur Teilung ihres Kerns fortsetzten, zeigt der Umstand, dass ich unter diesen 63 Kernen keinen getroffen habe, der eine niedrigere Chromosomenzahl als 7 hatte.

Aus der Tabelle erhellt, dass in 9 Kernen, d. h. in $\frac{1}{7}$ der ganzen Anzahl, die Chromosomenzahl gerade die Grundzahl 7 war. Diese Fälle sind in erster Linie auf die Weise zu deuten, dass eine vollständige Elimination der Einzelchromosomen bei der Entstehung der Mikrosporenkerne stattgefunden hat. Setzen diese Mikrosporen die Entwicklung bis zur Reife fort — ich finde keinen Anlass, daran zu zweifeln — würde es also Pollenkörner geben, deren Chromosomenzahl nur $\frac{1}{5}$ der somatischen Zahl ausmachte. Da die sich weiter entwickelnden Makrosporen bei diesen pentaploiden Caninen am häufigsten 28-

chromosomig sind, hätte man also bei diesen Rosen mit dem Fall zu rechnen, dass ein Teil der Pollenkörner nur $\frac{1}{4}$ der Chromosomenzahl der Eizelle habe. Da ja in den sich teilenden Mikrosporenkernen die niedrigeren Chromosomenzahlen auch im übrigen viel häufiger als die höheren aufzutreten scheinen, dürfte die Erscheinung sogar als Regel zu betrachten sein, dass die Chromosomenzahl der Eizellen der pentaploiden Caninen nahezu die vierfache derjenigen der Pollenkörner beträgt. Wenn eine derartige nahezu vollständige Elimination der Einzelchromosomen unter Beibehaltung der Entwicklungsfähigkeit der betreffenden Mikrosporen auch bei den hexaploiden Caninen vorkäme

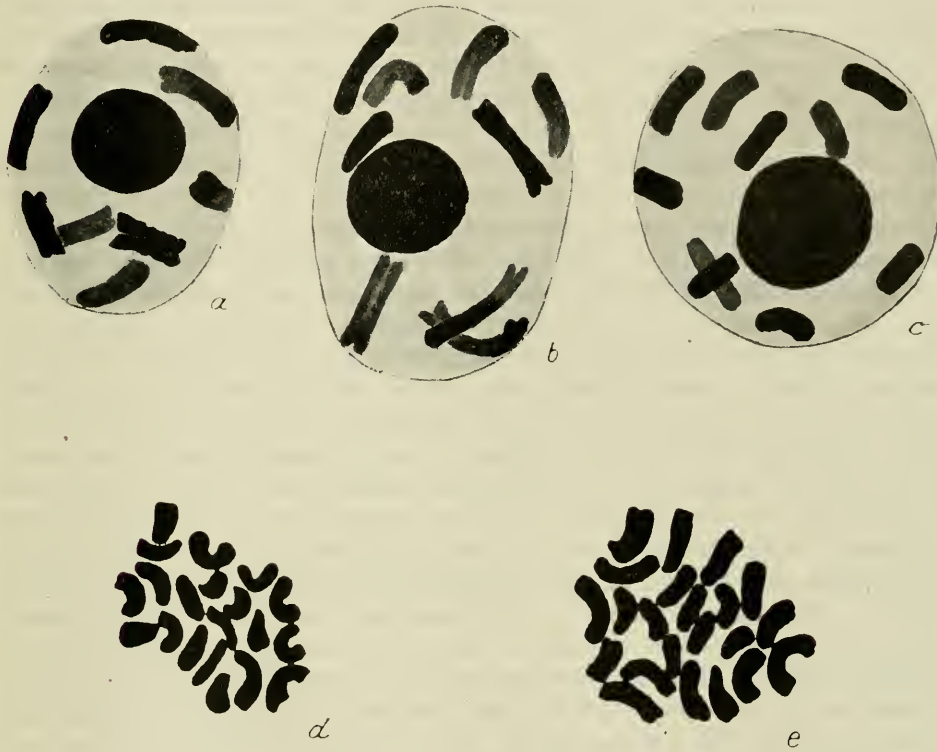


Fig. 37. Die erste Teilung des Pollenzellkerns. *c* *Seraphini*, die übrigen *tomentella obtusifolia*. *a—c* Späte Prophasen mit bzw. 8, 9 und 10 Chromosomen. *d—e* Metaphasenplatten mit bzw. 20 und 22 Chromosomen.

— die Untersuchung steht noch aus — würde die Differenz zwischen den Chromosomenzahlen der männlichen und weiblichen Gameten bei diesen Rosen noch grösser sein, da die Eizellen hier wahrscheinlich am häufigsten 35 Chromosomen haben. Bei den tetraploiden Caninen, wo die Chromosomenzahl der Eizellen im allgemeinen 21 betragen dürfte, wäre dagegen eine geringere Differenz zu erwarten.

Dass diese Pollenkörner mit niedrigeren Chromosomenzahlen auch befruchtungsfähig sind, beweisen die Chromosomengarnituren der untersuchten Bastarde zwischen der *Canina*-Sektion angehörenden Formen. Diese Bastarde (S. 234) haben nämlich verhältnismässig niedrige Chromosomenzahlen, die am

besten dadurch erklärt werden können, dass die bei der Entstehung dieser Formen beteiligten männlichen Gameten eine recht geringe Anzahl Chromosomen besessen haben. Die Chromosomengarnituren der Bastarde beweisen aber auch, dass Pollenkörner mit verschiedenen Chromosomenzahlen funktionsfähig sind.

Ich habe bei einigen Formen die Prozentzahl anscheinend gesunder Pollenkörner in Pollenfächern älterer Blütenknospen (fixiertes Material) berechnet. Diese gesunden Pollenkörner unterscheiden sich durch ihre ansehnliche Grösse, ihr sehr reichliches Plasma und ihre Zweikernigkeit im allgemeinen sehr deutlich von den kleineren, unregelmässig gestalteten, zusammengedrückten, gewöhnlich gänzlich leeren Mikrosporen, die ihre Entwicklung schon lange eingebüsst haben. Bei einer *coriifolia*-Form erschienen von 1174 Pollenkörnern 163 gesund, also ungefähr 14 %, bei einer *glauca* fanden sich 22 % solch gesunder Pollenkörner (259 von 1154) und bei einem Individuum von *rubiginosa* wurden 32 % augenscheinlich entwicklungsfähiger Mikrosporen getroffen (416 von 1310).

Derartige Berechnungen über das Vorhandensein steriler Pollenkörner bei verschiedenen *Rosa*-Formen sind von mehreren Forschern ausgeführt worden. Der erste, der die Aufmerksamkeit auf das Vorkommen atrophischer Pollenkörner bei Rosen richtete, war CRÉPIN (Primitiae, 1869). Diese ersten Beobachtungen bezogen sich auf einige Hybriden der *R. gallica* mit Arten der Sektion *Systylae*. CRÉPIN glaubte nun zuerst, dass in dieser Gattung das betreffende Merkmal als guter Indikator hybrider Formen verwendet werden könne. Nachdem er aber eine grössere Anzahl verschiedenen Sektionen angehörender Rosen untersucht hatte (1889), fand er sich veranlasst, diese seine Ansicht etwas zu modifizieren. Vor allem überraschte ihn das Vorkommen zahlreicher missgebildeter Körner bei den als legitim betrachteten Spezies der *Canina*-Sektion. Er fand, dass die wohlausgebildeten Pollenkörner bei diesen Arten im allgemeinen $\frac{1}{3}$ bis $\frac{2}{3}$, am häufigsten nur $\frac{1}{3}$ oder $\frac{1}{2}$ der ganzen Anzahl betrug. Bei den von mir in dieser Hinsicht näher geprüften Spezies, *R. coriifolia*, *glauca* und *rubiginosa* sollen, nach seiner Angabe, $\frac{1}{2}$ oder $\frac{2}{3}$ der Pollenkörner gesund sein. Da CRÉPIN von der Voraussetzung ausging, dass die alten Spezies der *Canina*-Sektion nicht hybridogen waren, so brachte ihn die Beobachtung über die partielle Atrophie des Pollens bei diesen Arten zu dem Schluss, dass die betreffende Erscheinung als Indizium der Hybridität von geringerer Bedeutung sei. Der Umstand, dass er bei sicheren Bastarden der Verbindung *R. pendulina* $\times$ *pimpinellifolia* fast durchweg gutes Pollen fand, trug auch zu dieser seiner Auffassung bei. Schon früher hatte FOCKE (1881) den Unterschied zwischen der Ausbildung des Pollens bei den Arten der Sektion *Caninae* und derjenigen bei europäischen Arten anderer Sektionen beobachtet. Bei *cinnamomea*, *pimpinellifolia*, *pendulina*, *gallica*, *arvensis* und *sempervirens* fand er ausschliesslich wohlgebildete Pollenkörner, bei den Arten der Sektion *Caninae* dagegen zahlreiche missgebildete Körner. In der zitierten Arbeit äussert er keine Meinung über die Ursache der Pollenatrophie bei den letzterwähnten Rosen. In einem späteren Aufsatz (1884) aber, wo er die meisten Spezies der polymorphen Formenkreise der Gattung *Rubus*, vor allem wegen ihres schlechten Pollens, für alte Bastarde erklärt, scheint er diese Anschauung

auch in bezug auf die Rosen zu hegen. CHRIST (1884, S. 392) führt die Meinung FOCKE's an, stellt sich selbst jedoch dieser Deutung der Pollenatrophie abwartend gegenüber. PARMENTIER (1898, S. 23) erörtert ebenfalls die Frage, ob die Pollendegeneration der Caninen als ein Zeichen hybriden Ursprungs zu betrachten sei. Er vertritt die Ansicht, dass ein solcher Schluss nicht berechtigt sei, da einerseits «la pureté du pollen ne se reproduit pas constamment sur la même espèce» (der Verfasser hat mehrere Arten verschiedener Sektionen untersucht), und andererseits «les hybrides eux mêmes... ont parfois le pollen pur ou à peu près, et ils peuvent fructifier». PARMENTIER glaubt, dass «le milieu et les conditions climatiques exercent une grande influence sur la qualité et la quantité du pollen des Roses». Er ist der Meinung, dass «nos connaissances sur ce sujet sont encore trop incomplètes pour nous permettre d'en tirer une règle pratique». SCHWERTSCHLAGER (1910, S. 24) schliesst sich der Ansicht von CRÉPIN und PARMENTIER an, dass die partielle Pollensterilität der Caninen, die nach seinen Untersuchungen auf 50 % geschätzt werden kann, nicht als Beweis für die Hybridität dieser Rosen angesehen werden kann. Er motiviert diese Anschauung mit seiner Beobachtung, dass die Zahl unausgebildeter Pollenkörner auch bei sicher legitimen Rosen bedeutend ist. Nach seiner Angabe beträgt die Sterilität des Pollens z. B. bei *cinnamomea* 20—25 %, bei *gallica* var. *pumila* ca. 35 % und bei *lutea* ca. 95 %. MATSSON (1912) hat auch das Pollen der Caninen untersucht, er gibt keine Prozentzahlen für die sterilen und fertilen Pollenkörner an, aber er sagt, dass er wohlausgebildete Körner in so grosser Menge, wie von CRÉPIN und SCHWERTSCHLAGER angegeben wird, nicht angetroffen hat. Derartige Pollenkörner kommen seiner Aussage nach, zwar im allgemeinen vor, aber in einem erheblich geringeren Prozentsatz, als die nicht ausgebildeten. Für MATSSON, wie für mich, liegt das Hauptinteresse in der Frage, ob taugliches Pollen überhaupt zur Entwicklung gelangt, und ob man also mit der Möglichkeit zu rechnen hat, dass eine Befruchtung bei diesen Rosen stattfinden kann. Seiner Ansicht nach muss diese Frage bejaht werden.

Eine umfassende Untersuchung über die Ausbildung des *Rosa*-Pollens ist von Miss COLE (1917) ausgeführt worden. Es wurden von ihr 32, mehreren verschiedenen Sektionen angehörende Spezies geprüft. Ältere Blütenknospen «on the point of opening» wurden eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten. Im schärfsten Gegensatz zu CRÉPIN, PARMENTIER und SCHWERTSCHLAGER betrachtet die Verfasserin die Pollensterilität als ein sicheres Zeichen der Hybridität. Sie treibt sogar die Sache soweit, dass sie alle Formen, bei welchen die Pollensterilität auf 10 % und darüber geschätzt werden kann, als hybriden Ursprungs anspricht. Zu dieser Kategorie gehören die meisten (27) der von ihr untersuchten Rosen. Unter diesen Formen finden sich nicht nur Gartenrosen und anerkannte Bastarde (phenhybrids) sondern auch mehrere als gute Arten betrachtete Rosen, wie *gymnocarpa*, *blanda*, *acicularis*, *arvensis*, *multiflora* und *gallica*, welche die Verfasserin somit als verdeckte Bastarde, crypthybrids (vgl. JEFFREY 1914), auffasst. In diese Gruppe hybrider Spezies stellt sie ebenfalls die auch von mir als »Krypthybriden« betrachteten *canina*, *mollis*, *rubiginosa*, *rubrifolia* (*ferruginea*) und *Seraphini*, also der *Canina*-Sektion angehörende Formen. Mit Unrecht hält sie aber *rubiginosa* für einen aner-

kannten Bastard; die gewöhnliche Auffassung ist vielmehr, dass diese Art eine selbstständige Spezies und kein Abkömmling der *canina* ist. Nach Miss COLE war bei diesen verschiedenen *Caninae*-Rosen die Pollenatrophie in sehr verschiedenem Grade ausgeprägt. Bei *Seraphini* wurden nur 10 % mangelhafter Pollenkörner getroffen. Ich finde diese Angabe sehr überraschend, da bei meinen Individuen dieser Art Zwergmikrosporen in ungefähr derselben Proportion wie bei anderen *Caninae*-Rosen gebildet werden. Bei *rubrifolia* fand Miss COLE, dass die Anzahl abortiver Pollenkörner sehr gross war; sie betrug jedoch nicht 50 %. In einer noch grösseren Prozentzahl (50—100 %) kamen missgebildete Körner bei den übrigen untersuchten Caninen vor, bei *mollis* 60 %, bei *canina* 90 %, und betreffs *rubiginosa* sagt die Verfasserin: «*R. rubiginosa* is perhaps the best example found of the phenomena. of undeveloped pollen. In this case it is difficult to find the scattered perfect grains among the host of abnormalities present.» Miss COLE scheint also bei dieser Art eine viel geringere Anzahl gesunder Pollenkörner getroffen zu haben als ich. Das abweichende Resultat kann natürlich viele Ursachen haben. Die Prozentzahl gesunder Pollenkörner ist vielleicht eine niedrigere in solchen älteren Knospen, welche die Verfasserin untersucht hat, verschiedene *rubiginosa*-Formen könnten sich in dieser Hinsicht verschieden verhalten, und schliesslich geben solche Untersuchungen der einigermassen subjektiven Auffassung, was unter gesunden Pollenkörnern zu verstehen ist, einen gewissen Spielraum.

Eine andere, sehr umfassende Untersuchung über die Beschaffenheit des Pollens hat HARRISON (1921) gemacht. Die gefundenen Prozentzahlen für gut ausgebildete Pollenkörner waren in der Regel sehr gering. Von den der *Canina*-Sektion angehörenden Formen hatte ungefähr $\frac{1}{3}$ nicht einmal 10 % gutes Pollen, und mehr als $\frac{2}{3}$ nicht 30 % gesunde Körner. Besonders eigentümlich war der Befund, dass einige dieser Rosen sehr hohe Prozentzahlen gut ausgebildeter Körner aufwiesen. Für eine *mollis*-Form und eine *canina*-Form war die Zahl 75—90 %. In kleistogamen Blüten der *R. omissa* war die entsprechende Zahl sogar 100 %, während in den normalen Blüten desselben Strauches die Zahl 70 % betrug. Eine zytologische Untersuchung dieser kleistogamen Blüten würde sich gewiss als besonders interessant herausstellen. HARRISON zieht aus der schlechten Beschaffenheit des Pollens bei der Mehrzahl der *Caninae*-Formen denselben Schluss, wie Miss COLE, und meint, dass «it appears almost certain that the pollen sterility is the outcome of latent hybridity.»

Schliesslich muss noch erwähnt werden, dass STRASBURGER (1904, S. 151) bei *glutinosa* nur wenige normale Körner fand, während der Blütenstaub bei *rubrifolia*, nur zur Hälfte gut und bei *canina* völlig gut ausgebildet war. Diese letzterwähnte Angabe erscheint aber eigentümlich. STRASBURGER fügt hinzu: »Die meisten Angaben über verbildeten Pollen in dieser Gattung beziehen sich auf wirkliche und vermeintliche Bastarde«.

Es ist freilich wahr, dass das Vorkommen von schlechtem Blütenstaub bei den *Caninae*-Rosen mit der hybriden Natur dieser Rosen in Zusammenhang steht. Ein bedeutend wichtigerer Beweis für den hybriden Ursprung ist aber die Zusammensetzung der Chromosomengarnituren (siehe Kap. 1 und 3).

Um eine Vorstellung davon zu erhalten, inwieweit die dem Aussehen

nach gut ausgebildeten Pollenkörner einiger *Caninae*-Formen auch in Zuckerlösung keimfähig sind, habe ich einige Versuche vorgenommen. Die verwendeten Lösungen hatten einen Zuckergehalt von $2\frac{1}{2}\%$, 5 %, 10 % und 20 % und wurden in gewöhnlicher Weise auf Objektgläser gestrichen. Nachdem ich beim ersten Versuch gefunden hatte, dass das beste Resultat in der konzentriertesten Lösung erreicht wurde, verwendete ich späterhin nur eine Lösung, die 20 % Zucker und 1 % Gelatine enthielt. Schon nach 6 Stunden hatten zahlreiche Pollenkörner bei einer Anzahl Formen, welche die Arten *glauca*, *coriifolia* und *rubiginosa* repräsentierten, lange Schläuche ausgebildet; schlechter war das Resultat bei *rubrifolia* und einer *tomentosa*-Form. Die Spezies, die anderen Sektionen angehörten, verhielten sich verschieden. Bei *lucida* und *suffulta* hatte nur eine geringe Körnerzahl gekeimt, aber bei *pisocarpa* alle. Nach zwei Tagen hatte bei *rubiginosa*, mehreren *coriifolia*-Formen und *glauca* die Mehrzahl der grösseren Pollenkörner gekeimt; bei *suffulta* ungefähr die Hälfte und bei *lucida* ein kleinerer Teil sämtlicher Körner. Sogar bei verschiedenen *coriifolia*-Formen war das Resultat recht ungleich. Bei *alba*, die ein Bastard zwischen *gallica* und der zur *Canina*-Sektion gehörenden *dumetorum* darstellt, hatten nach Verlauf von 24 Stunden fast alle grösseren Pollenkörner gekeimt und Schläuche von beträchtlicher Länge ausgebildet. Eine Berechnung des Keimungsprozentsatzes wurde nur bei *rubiginosa* vorgenommen. Von 1138 Körnern hatten 187 gekeimt, also 16 %. Diese Ziffer beträgt genau die Hälfte derjenigen, die bei der Zählung der dem Aussehen nach gesunden Pollenkörner in den Staubgefässen älterer fixierter Knospen desselben Individuums erhalten wurden (siehe oben).

Aus diesen bescheidenen Versuchen geht also hervor, dass alle untersuchten *Caninae*-Formen (10 Stück), die fünf verschiedene Kollektivspezies repräsentieren, keimungsfähiges Pollen haben. Die Prozentzahl der Keimung war unter den gegebenen Verhältnissen für die verschiedenen Formen sehr verschieden; bei der Form, wo sie als am höchsten geschätzt wurde (*rubiginosa*), erwies sie sich als 16 %. Dass das Pollen der *Caninae*-Rosen, ungeachtet seiner schlechten Ausbildung, z. T. funktionsfähig sein muss, kann schon daraus gefolgert werden, dass zahlreiche Hybriden zwischen der Sektion angehörenden Spezies bekannt sind. Dagegen scheint es, als ob die Befruchtung der Spezies anderer Sektionen mit *Canina*-Pollen in den meisten Fällen kein Resultat ergibt. Bei der Erzeugung der von mir untersuchten Bastarde zwischen *Caninae*-Rosen und Arten anderer Sektionen müssen, nach den Chromosomengarnituren zu urteilen, die ersteren immer als Mutter fungiert haben. FOCKE (1898) erwähnt, dass alle seine Versuche, die *R. rugosa* mit Pollen von *rubiginosa*, *canina* und den verwandten europäischen Arten zu kreuzen, erfolglos blieben. Bei demselben Verfasser findet sich aber die Angabe, dass Dr. DIECK die Verbindung *rugosa* $\times$ *ferruginea* (= *rubrifolia*) zu stande gebracht habe; FOCKE selbst war die Erzeugung dieses Bastards nicht gelungen.

Die Teilungen der Embryosackmutterzelle bei den Caninen.

Die meiotischen Teilungen der EMZ wurden nur an einer kleineren Anzahl *Caninae*-Formen studiert. Aus dem systematischen Teil geht hervor, welche die betreffenden Formen und Individuen waren. Unter denselben befinden sich aber Vertreter der in der Sektion vorkommenden verschiedenen Typen von Chromosomengarnituren, also sowohl pentaploide als auch tetraploide und hexaploide Formen. Es hat sich bei der Untersuchung herausgestellt, dass der Verlauf

der Meiosis bei diesen sämtlichen Rosen derselbe ist und zwar ein ganz anderer als derjenige, den man bei den PMZ findet.

Dank dem Vorkommen einer grossen Anzahl sporogener Zellen bei diesen Rosen (Fig. 38) ist die Möglichkeit gegeben, in ein und derselben Samenanlage verschiedene Teilungsstadien der EMZ anzutreffen. In den entralen Zellen geht der Entwicklungsverlauf schneller vor sich, als in den peripheren. Selbst nachdem die ersteren die beiden meiotischen Teilungen bereits durchlaufen haben, findet man häufig dass die Kerne der letzteren noch das Syn-

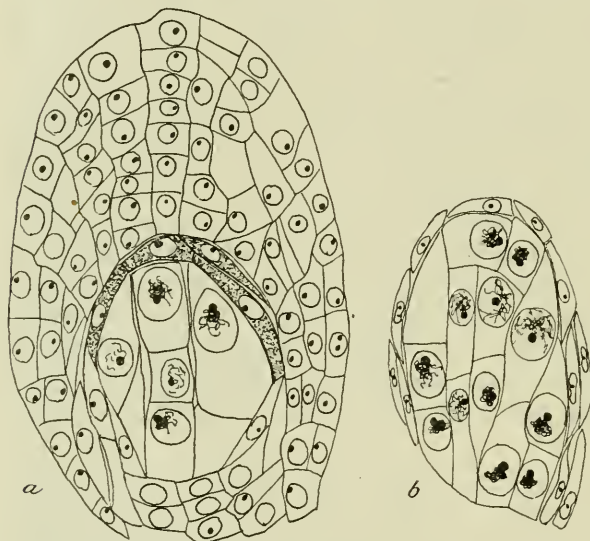


Fig. 38. *a mollis* **heslensis* var. *inversifolia*, Nuzellus mit einem kräftig ausgebildeten epidermalen Gewebe, mehreren Schichtzellen und Embryosackmutterzellen. *b coriifolia* **Matssonii* var. *firma*, zahlreiche EMZ und Schichtzellen.

apsisstadium aufweisen (Fig. 45 a und b). Bei *R. glutinosa* var. *lioclada* kann man bei manchen Samenanlagen in einem einzigen Schnitt bis zu 30 EMZ zählen, die viele verschiedene Entwicklungsstadien zeigen.

Das Diakinesestadium stimmt in bezug auf die Form und Affinität der Chromosomen völlig mit dem entsprechenden Stadium der PMZ überein. Die Kerne sind nur deutlich grösser. Fig. 39 a zeigt die Diakinese einer pentaploiden Form. Die Gestalt der Gemini ist dieselbe, wie in den PMZ. In Fig. 39 b ist ein etwas älteres Stadium abgebildet. Die Kernmembran ist verschwunden, und die Anlage der heterotypen Spindel ist schon angedeutet. Die zwei grössten Körper des Kerns (in b_1 sichtbar) sind Nukleolen. Dieser Kern stellt einen Fall abgeschwächter Affinität dar, denn die Chromosomengarnitur besteht aus 6 Gemini und 23 Einzelchromosomen.

Vom Metaphasenstadium an sind die meiotischen Teilungen jedoch von ganz anderem Typ als derjenige, den man in den PMZ trifft. Während der frühen Metaphase scheinen die Chromosomen in der Spindel zerstreut zu liegen, aber später ordnen sie sich in der eigentümlichen Weise, die aus Fig. 40 a

erhellt. Die 7 Doppelchromosomen bilden, wie dies auch in der PMZ geschieht, eine regelmässige Platte, aber der regelrechte Aufmarsch sämtlicher univalenter Chromosomen nach dieser Platte, der in den PMZ immer beobachtet werden kann, findet hier nicht statt. Es verhält sich im Gegenteil in der Regel so, dass kein einziges Einzelchromosom nach der Platte gelangt, sondern dass

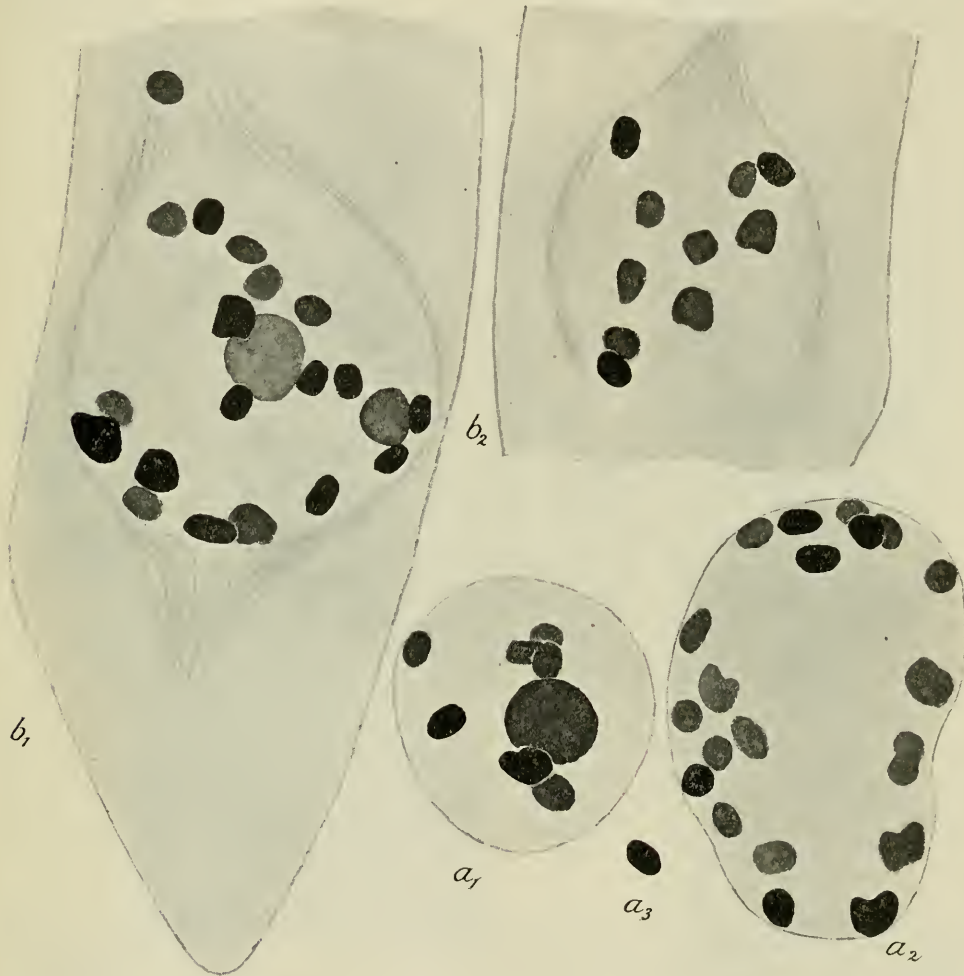


Fig. 39. *a₁–a₃* *tomentella *obtusifolia*, Diakinesekern der EMZ, 7 bival. und 21 unival. Chromosomen zeigend. *b₁–b₂* *rubiginosa*, Übergangsstadium zwischen der Diakinese und der Metaphase; in *b₁* stellen die zwei grössten Körper Nukleolen dar; die Affinität abgeschwächt: 6 bival. und 23 unival. Chromosomen.

alle Chromosomen dieser Kategorie sich in einem ungeordneten Haufen über die Platte legen, d. h. auf die Seite derselben, die der zugewachsenen Mikropyle zugewandt ist. Wie aus derselben Figur erhellt (vgl. auch Figur 40 b), ist die Spindel selbst nach jener Seite hin bedeutend weiter, als auf der anderen Seite der Gemini-Platte. Von diesem Typus waren die meisten der beobachteten späten Metaphasen. Eine geringere Anzahl Fälle wurde jedoch observiert,

wo ein oder einige wenige Einzelchromosomen sich noch im späten Metaphasenstadium auf der chalazalen Seite der Gemini-Platte befanden. In Fig. 41 a

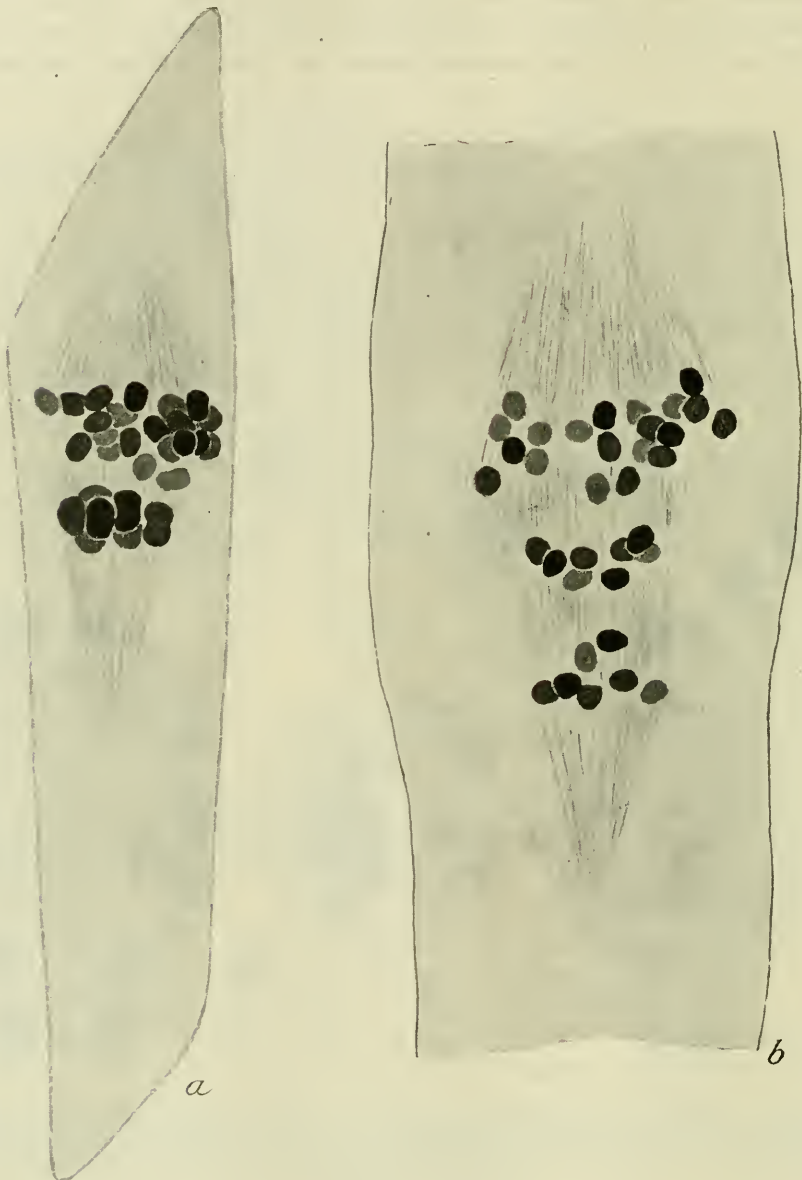


Fig. 40. *a coriifolia* **Matssonii*, heterotype Metaphase; die 7 Gemini bilden eine kleine Platte und alle 21 Einzelchromosomen liegen auf der mikropylaren Seite derselben. *b glauca* **placida*, heterotype Anaphase; die Gemini-Paarlinge sind auseinandergewichen; in der oberen Gruppe derselben liegt ein der 21 Einzelchromosomen.

und b sind ein paar solche Spindeln abgebildet. In a gibt es nur ein einziges und in b zwei univalente Chromosomen, die chalazalseits des Äquators liegen. Dass diese Spindelfiguren in der Tat ein spätes Metaphasenstadium darstellen,

geht aus der regelmässigen Anordnung der Gemini hervor. In b sind sogar die Partner eines Paares schon auseinandergewichen. Ob dagegen die in Fig. 41 c_1-c_2 abgebildete EMZ wirklich ein ebenso spätes Stadium aufweist, ist schwer zu sagen. Wenn dem so wäre, würde die Anzahl chalazal belegener Einzelchromosomen diejenige der mikropylaren übersteigen. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass wir es hier mit einer frühen Metaphase zu tun haben, wo die Anordnung der Chromosomen nicht als definitiv betrachtet werden kann.

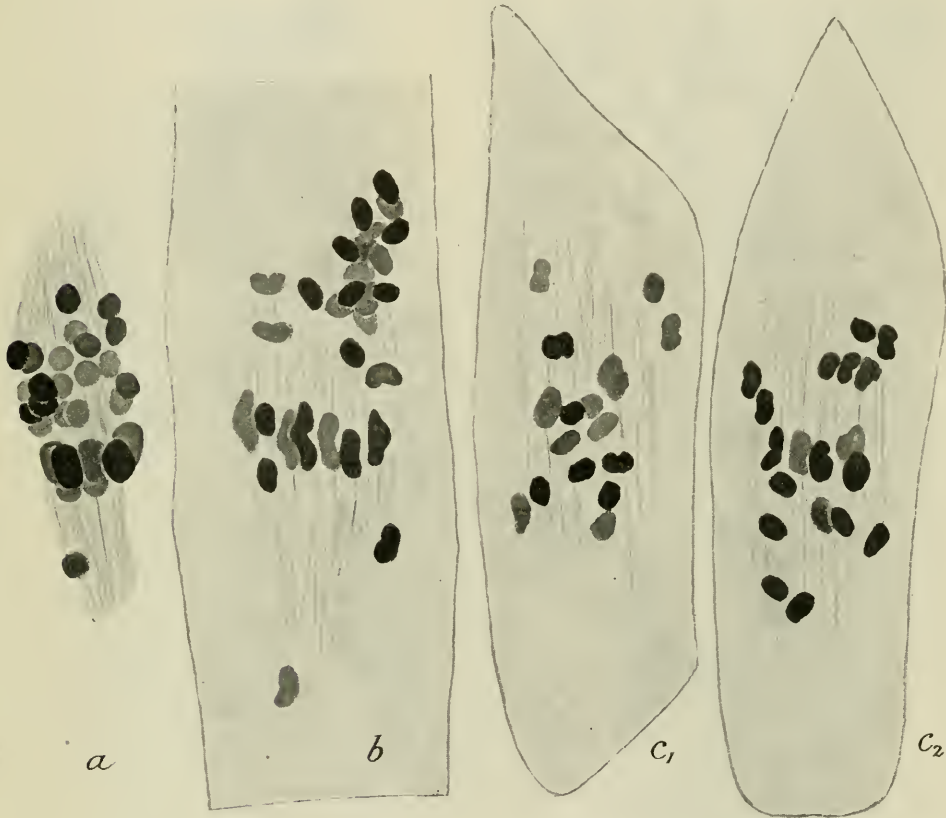


Fig. 41. *a-b coriifolia *incrassata*. *a* Ein Einzelchromosom liegt auf der chalazalen Seite der Geminiplatte und 20 auf der mikropylaren. *b* Sehr spätes Metaphasenstadium; 2 Einzelchromosomen auf der chalazalen Seite des Äquators und 19 auf der mikropylaren. *c₁-c₂ glutinosa* var. *lioclada*. Frühe Metaphase? Die Einzelchromosomen liegen in der Spindel zerstreut.

In zweierlei Hinsicht erweist sich die Ausbildung der heterotypen Metaphase der EMZ bei diesen Rosen als auffällig. Erstens erfolgt sie, wie erwähnt, in einer ganz anderen Weise, als bei den PMZ derselben Blüten, indem die Einzelchromosomen sich nicht in die Platte einordnen, sondern sich ausserhalb derselben placieren. Zweitens verteilen sich diese Chromosomenelemente nicht, wie bei anderen beschriebenen Pflanzen dieser hybriden Kategorie der Fall ist, zufallsweise auf beide Seiten des Äquators, sondern werden sämtliche auf der einen Seite, und zwar immer auf der mikropylaren, liegend

gefunden. Worauf eine derartige eigentümliche Anordnung der univalenten Chromosomen beruht, darüber wage ich mich nicht zu äussern.

In Fig. 40 b ist das folgende Anaphasenstadium abgebildet. Die Partner der Gemini sind auseinandergewichen. Die obere Gruppe der Paarlinge scheint in diesem Fall aus acht Chromosomen zu bestehen; das überschüssige Chromosom ist aber ein Einzelchromosom; die übrigen 20 ungepaarten Chromoso-

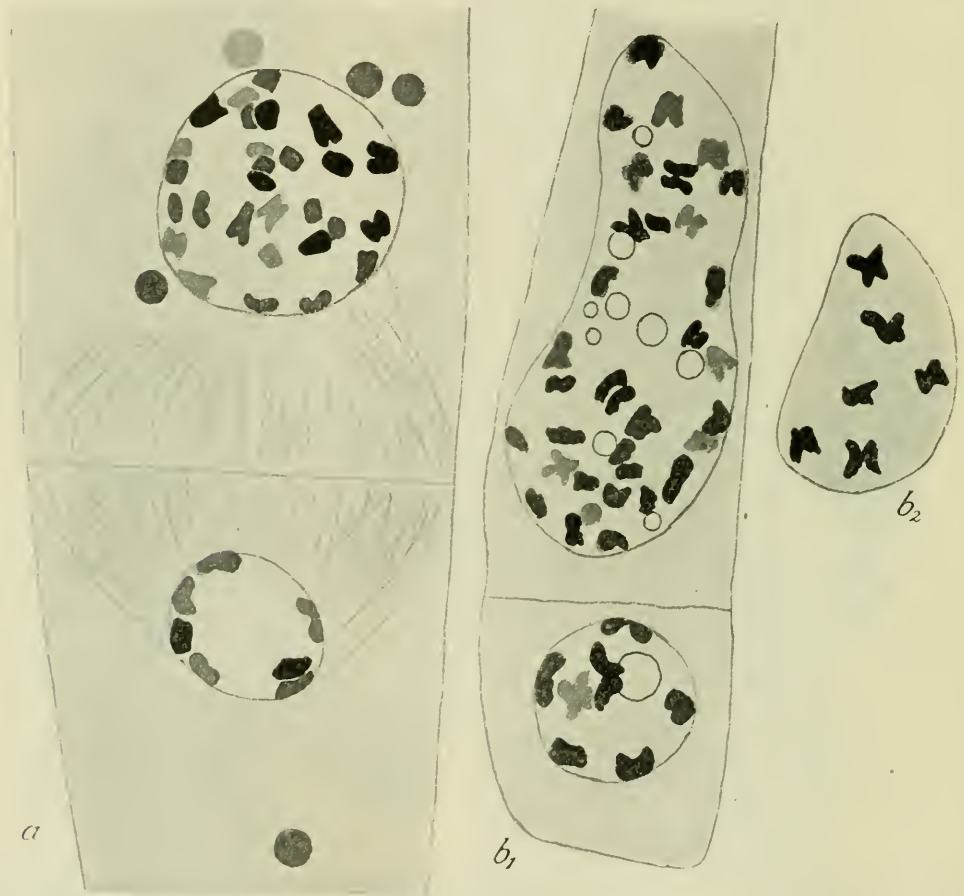


Fig. 42. Interkinesen. *a* *tomentella* **obtusifolia*. In dem mikropylaren Kern 28, in dem chalazalen 7 Chromosomen; im Plasma mehrere Nukleolen. *b*₁—*b*₂ *glutinosa* var. *lioclada*. In dem chalazalen Kern 7, in dem mikropylaren scheinbar mehr als 35 Chromosomen (siehe den Text); mehrere, als Ringe dargestellte Nukleolen.

men kommen sehr deutlich zum Vorschein. Das Resultat der heterotypen Teilung wird in Fig. 42 veranschaulicht. Zwei sehr verschiedengrosse Tochterkerne haben sich gebildet, der mikropylare enthält sowohl sämtliche Einzelchromosomen, als auch 7 Gemini-Paarlinge, der chalazale nur die 7 übrigen Gemini-Komponenten. In Fig. 42 a ist die Interkinese einer pentaploiden Form abgebildet; die Chromosomensumme des oberen Tochterkerns ist also 28. Fig. 42 b zeigt dasselbe Stadium bei einer hexaploiden Form; die erwartete Zahl

des mikropylaren Dyadenkerns ist 35; indessen scheint die Chromosomenzahl in diesem Fall noch höher zu sein, was vielleicht darauf zurückzuführen ist, dass die Spalzhälften einiger Chromosomen sich nachträglich getrennt haben. Bei den tetraploiden Formen dagegen habe ich das Interkinesestadium nicht beobachtet. Die frühe homotype Metaphase einer tetraploiden Rose zeigt aber



Fig. 43. Homotype Metaphase. *a rubrifolia*. In der mikropylaren Zelle 21, in der chalazalen 7 Chromosomen. *b coriifolia *incrassata*. In der chalazalen Spindel 7 Chromosomen ersichtlich.

Fig. 43 *a*₁—*a*₂. In den oberen Zellen kommen 21 Chromosomen zum Vorschein, in der chalazalen nur 7. Eine späte Metaphase desselben Teilungsschritts ist in Fig. 43 *b* dargestellt. Die Anzahl der Chromosomen kann hier nur in der kleineren Spindel gezählt werden; sie stellt sich als 7 heraus. Dasselbe gilt von dem in Fig. 44 *a* abgebildeten Anaphasenstadium. Die mikropylare Spindel

muss, da die Form pentaploid ist, viermal so viel Chromosomen enthalten, als die chalazale. Bei einer hexaploiden Form habe ich in der Tat in der oberen homotypen Spindel 35 Chromosomen zählen können. Wie aus Fig. 44 a er-



Fig. 44. *a* *coriifolia* **incrassata*, homotype Anaphase; in der chalazalen Dyadenzelle zwei Gruppen von je 7 Gemini-Paarlingen. *b* *coriifolia* **Matssonii* var. *firmula*, Tetrade, aus zwei grossen mikropylaren und zwei kleinen chalazalen Makrosporen bestehend. *c* *glutinosa* var. *lioclada*, homotype Metaphase; in der chalazalen Spindel 9 Chromosomen.

sichtlich, geht der Teilungsverlauf in der mikropylaren Dyadenzelle etwas schneller vor sich, als in der unteren, eine Erscheinung, die sehr häufig beobachtet werden konnte.

Nach Beendigung der homotypen Teilung entstehen Tetraden, die aus

zwei grösseren mikropylaren und zwei kleineren chalazalen Zellen bestehen (Fig. 44 b). Der Unterschied, der sich in bezug auf die Zellengrösse bemerkbar macht, ist nicht so beträchtlich, wie derjenige, den die Kerne aufweisen. Das grössere Volumen der beiden mikropylaren Kerne ist natürlich hier ein Ausdruck der grösseren Chromatinmasse derselben. Bei den pentaploiden Spezies besitzen die betreffenden Kerne 28 Chromosomen, und die beiden chalazalen nur 7. Bei den tetraploiden Formen enthalten die oberen Kerne nur dreimal, bei den hexaploiden aber fünfmal so viele Chromosomen, wie die unteren. Wie aus Figur 44 b und Fig. 45 a und b erhellt, zeigen auch die

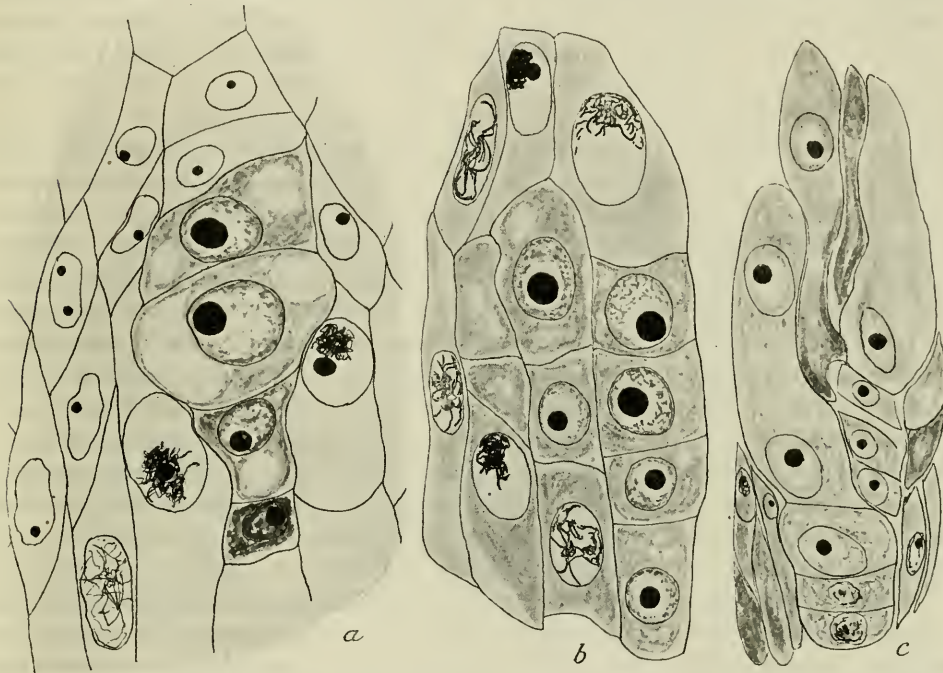


Fig. 45. *a coriifolia *vanescens*, Tetrade. *b mollis *hesslensis* var. *correctellidens*, eine Tetrade und eine Dyade von mehreren ungeteilten EMZ umgeben. *c coriifolia *Matssonii* var. *formula*, junge Embryosackanlagen, darunter eine 2-kernige, die aus der obersten Zelle einer Tetrade stammt.

Nukleolen einen entsprechenden Grössenunterschied. Diese charakteristische Gestalt der Tetraden, der man nahezu immer begegnet, kann als ein Anzeichen davon betrachtet werden, dass die meiotischen Teilungen nach dem beschriebenen Schema verlaufen sind. Ich habe sie auch bei manchen Formen beobachtet, bei welchen ich nicht die Teilungsstadien selbst gefunden habe.

So weit meine Beobachtungen reichen, stammen die Embryosäcke aus den grösseren mikropylaren Tetradenzellen. Fig. 45 a zeigt eine Tetrade, deren nächst oberste Makrospore sich als in der Entwicklung bevorzugt erweist, in Fig. 45 c hat dagegen die oberste schon einen jungen zweikernigen Embryosack geliefert. Die zwei chalazalen Makrosporen können aber auch nicht selten etwas heranwachsen und sich lange erhalten; am häufigsten dürften sie

aber bald desorganisiert und von den grösseren Zellen verdrängt werden (Fig. 45 a und c). Die Bevorzugung der obersten Tetradenzelle wurde schon von STRASBURGER (1878) bei *R. livida* (= *rubrifolia*) beobachtet.

Die Eizellen der *Caninae*-Rosen besitzen also in der Regel eine Chromosomenzahl, die nur um 7 kleiner ist als die somatische Zahl. Bei den tetraploiden Formen sind also die weiblichen Gameten am häufigsten 21-chromosomig, bei den pentaploiden 28-chromosomig und bei den hexaploiden 35-chromosomig. Dass Eizellen, die mit bzw. $\frac{3}{4}$, $\frac{4}{5}$ und $\frac{5}{6}$ der somatischen Chromosomenanzahl ausgestattet sind, in der Tat auch befruchtungsfähig sind, beweisen die Chromosomengarnituren zahlreicher Bastarde, die durch die Befruchtung solcher Eizellen erzeugt sein müssen. Wie schon erwähnt, gibt es aber auch Fälle, wo einige Einzelchromosomen während der heterotypen Anaphase dem chalazalen Pole zugeteilt werden. In Fig. 41 a und b sind ein paar solche Fälle abgebildet, und noch ein Fall ist in Fig. 44 c dargestellt. Ich habe im ganzen 10 derartige Fälle beobachtet, während 30 Fälle gefunden wurden, wo genau alle univalenten Chromosomen dem mikropylen Pol zugeführt wurden. Diese Ziffern beziehen sich aber nicht nur auf die studierten heterotypen Metaphasen- und Anaphasenstadien, sondern auch auf die Interkinesen und die übrigen meiotischen Stadien, wo eine genaue Zählung der Chromosomen möglich war. Zahlreiche Fälle wurden observiert, wo die Anzahl der Chromosomen nicht sicher festgestellt werden konnte, wo die Teilungsbilder jedoch im grossen und ganzen dem beschriebenen Schema entsprachen. Nach den bis jetzt gemachten Zählungen zu urteilen, dürften also die Eizellen der Caninen in etwa 75 % der Fälle ausser den 7 Gemini-Abkömmlingen auch sämtliche Einzelchromosomen enthalten. Dass auch Eizellen, die nicht alle univalenten Chromosomen besitzen, befruchtungsfähig sind, beweisen ein paar von mir untersuchte Bastarde, deren Chromosomengarnituren nicht ohne eine solche Annahme erklärt werden können (No. 287 und 291).

Eine solche eigentümliche exzentrische Verteilung der univalenten Chromosomen, wie sie fast regelmässig bei diesen Rosen vorkommt, ist bis jetzt bei anderen Pflanzen nicht beschrieben worden. In Ausnahmefällen dürfte aber ein derartiges Verhalten der Einzelchromosomen auch bei Bastarden vorkommen können, bei welchen diese Chromosomen sonst eine mehr gleichmässige Verteilung auf die Pole erfahren. So z. B. erwähnt VAN OVEREEM (1920), dass bei der triploiden *Oenothera Lamarckiana semigigas* die ungepaarten Chromosomen in einigen Fällen sämtlich dem einen Pol zugeführt werden dürften.

9. Typ: 14 Gemini + 7 Einzelchromosomen. Som. Zahl 35.

Zu dieser Kategorie gehören vier verschiedene Formen in meinem Material. 14 ist die höchste aber nicht die niedrigste Anzahl Gemini, die in den Diakinese-kernen derselben zum Vorschein kommen. Die Affinität kann nämlich bei einigen Chromosomenpaaren abgeschwächt sein, so dass eine niedrigere Anzahl Doppelchromosomen und eine höhere Anzahl univalenter Chromosomen auftreten. Von dieser Schwankung in der Anzahl gepaarter Chromosomen ab-

gesehen, kann der zytologische Typus, den diese Formen vertreten, als *Drosera*-Schema rubriziert werden. In den Fällen, wo die Affinität nicht geschwächt ist, stellt sich die Anzahl der bivalenten Chromosomen als doppelt so gross wie die der univalenten heraus. Diese Rosen sind als Bastarde aufzufassen, deren Eltern in ihren Gameten 14 bzw. 21 Chromosomen gehabt haben. Eine dieser Formen (Nr. 274) stellt sicher eine Hybride zweier normalgeschlechtlicher Arten dar, die eine tetraploid, die andere hexaploid. Eine andere (Nr. 275) ist sicher ein Bastard einer solchen tetraploiden Spezies (Vater) mit einer hybriden tetraploiden Spezies der *Canina*-Sektion (Mutter); die Eizelle der letzteren Stammart hat aber 21 Chromosomen gehabt. Sie ist also eigentlich als ein Tripelbastard zu bezeichnen. Welche die Erzeuger der zwei übrigen Bastarde dieser Gruppe gewesen sind, ist nicht völlig klar.

274. *R. nutkana* × *pendulina* (H. B.: U 31). Beide Stammarten gehören der Sektion *Cinnamomeae* an. ALMQUIST glaubt, dass dieser Strauch, dessen Ursprung unbekannt ist, als ein Bastard der *pendulina* mit *acicularis* oder eventuell mit *nutkana* zu deuten ist. Meiner Meinung nach stellt sie die Verbindung *nutkana* × *pendulina* dar. Ich kann keine deutlichen *acicularis*-Merkmale bei dem Individuum finden. Auch vom zytologischen Gesichtspunkte aus stimmt diese Deutung am besten, denn die untersuchten Formen der *nutkana* sind alle hexaploid, die typische *acicularis* ist dagegen oktoploid. Ich will hier die äusseren Merkmale des Strauches kurz beschreiben.

Das Individuum ist ungefähr 1,5 m hoch. Zweige gewöhnlich unbewaffnet; nur die kräftigeren vegetativen Langtriebe haben bis 1 cm lange, gerade, stark zusammengedrückte, unter den Blättern gepaarte Stacheln. Borstenförmige Stacheln fehlen, ausgenommen an den Erdschösslingen, die mit zahlreichen Borsten bekleidet sind. Nebenblätter breit; Blattstiel dicht behaart, drüsig. Blättchen gewöhnlich zu 7, oben dunkelgrün, kahl, unten grau, spärlich behaart oder (die älteren) nahezu völlig kahl; am Mittelnerv der Unterseite können einige kurze Drüsen vorhanden sein. Die Form der Blättchen ungefähr wie bei *pendulina*. Zahnung einfach aber unregelmässig. Blüten einzeln. Blütenstiel mit langgestielten Drüsen bekleidet. Kelchbecher ründlich, kahl, drüsenlos; Kelchblätter dicht mit Stieldrüsen besetzt, an den Rändern wollig behaart, ganzrandig, lang mit verbreiterten Spitzen. Blumenblätter rosa. Griffel kurz, wollig. Scheinfrucht ründlich mit kurzem Hals, von den aufgerichteten Kelchblättern gekrönt. In den beiden letzten Jahren haben jährlich zwei Scheinfrüchte volle Reife erreicht. Diese enthielten je ein oder ein paar ausgebildete Nüsschen.

Das Aussehen der Chromosomengarnitur dieses Individuums stimmt sehr gut mit der Deutung desselben als Bastard zwischen *pendulina* und *nutkana*. Die erstere Spezies ist nämlich tetraploid und die letztere, wie soeben erwähnt, hexaploid. Da ich die Absicht habe, die Pollenentwicklung dieses Bastardes in einer späteren Arbeit ausführlicher zu beschreiben, beschränke ich mich hier darauf, den Verlauf der Teilungen nur kurz anzudeuten.

In somatischen Platten beträgt die Chromosomenzahl 35. Die Bindung der Chromosomen ist während der Diakinese gut, denn in den studierten Kernen kamen 14 oder 13 Gemini zum Vorschein. Fig. 46 a zeigt einen Kern

mit 13 bivalenten und 9 univalenten Chromosomen. Das späte Metaphasenstadium der heterotypen Teilung zeigt ziemlich regelmässige Äquatorialplatten. Einige Einzelchromosomen liegen jedoch nicht selten ein wenig ausserhalb der letzteren. Während der Anaphase ist das Schicksal der 7 ungepaarten Chromosomen verschieden. Einige derselben, zuweilen alle, werden ungeteilt den Polen zugeführt; andere werden im Äquator halbiert, ihre Hälften wandern ein wenig später als die übrigen nach den Polen und werden in die Tochterkerne aufgenommen. Während der homotypen Teilung kommen in der Regel keine Zwergspindeln vor. Auch in den Anaphasen- und Telophasenstadien dieser Teilung beobachtet man eine verspätete Längsteilung einzelner Chromosomen. Die Tetraden sind regelmässig. Wie ich schon früher (1920) erwähnt

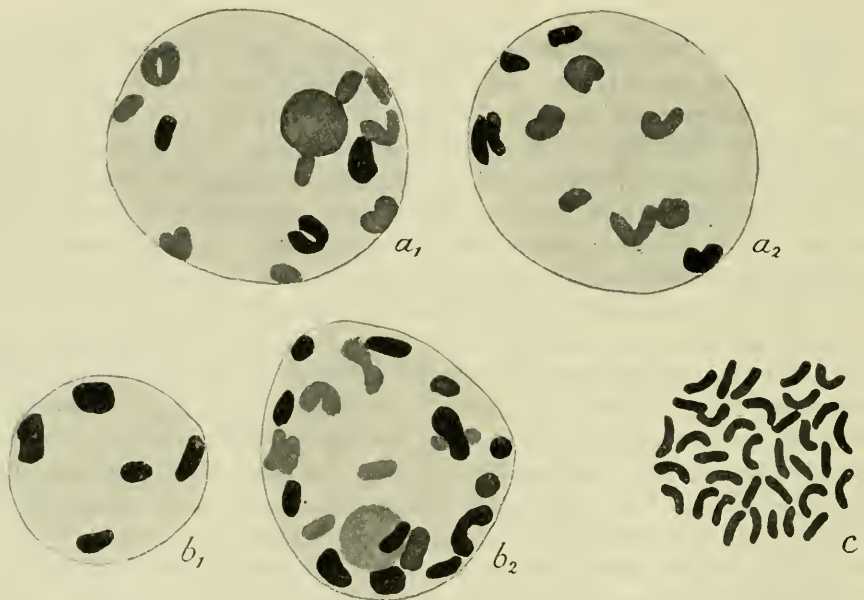


Fig. 46. a_1 – a_2 *nutkana* × *pendulina*. Diak. mit 13 bival. und 9 univ. Chromosomen. b – c *mollis* × *pimpinellifolia*. b_1 – b_2 Diak. mit 10 bival. und 15 univ. Chrom. c Somat. Platte mit 35 Chrom.

habe, findet bei dieser Form eine dritte Teilung unmittelbar nach der homotypen sehr häufig statt.

275. *R. mollis* × *pimpinellifolia* (H. B.: *R. involuta* SM. Norge, Mosterhavn 1891). *R. involuta* ist ein älterer Name der Verbindung der *pimpinellifolia* mit *mollis* und *tomentosa*. Über die Verbreitung der *involuta*, siehe S. 232. ALMQUIST det. *R.* (Vill.) *Grenieri* × *pimp.* Das Individuum stammt aus dem in Skandinavien einzigen bekannten Fundorte dieses Bastardes, nämlich den Inseln in dem südlichsten Teil des Stiftes Bergens im westlichen Norwegen. Dass *mollis* und nicht *tomentosa* die eine Stammform ist, darauf deuten u. a. der stark gedrungene Wuchs, die kurzen Zweige und die sehr breiten, sichelförmig gegen den Blattstiel gekrümmten Nebenblätter. Ich habe auch ein paar *involuta*-Formen untersucht, die zweifellos *tomentosa*-Hybriden darstellen. Diese haben ein vom vorhandenen Individuum recht abweichendes Aussehen.

Die bei dieser Form gefundene Chromosomenzahl 35 ist gerade die bei dem Kreuzungsprodukt der *mollis* und *pimpinellifolia* in erster Linie erwartete. Die Gameten der letzteren Spezies haben nämlich 14 Chromosomen und die Eizellen der ersteren wahrscheinlich in der Regel 21 (siehe S. 220). Die Chromosomengarnitur der *mollis* ist $7_{II} + 14_I = 35$. Da die Pollenkörner dieser Art zweifelsohne eine erheblich niedrigere Chromosomenzahl haben, müssen bei der Erzeugung des vorhandenen Bastardes aus zytologischen Gründen *mollis* die Mutter und *pimpinellifolia* der Vater gewesen sein.

Fig. 46 c zeigt eine somatische Platte mit 35 Chromosomen. In den Diakinesekernen findet man eine wechselnde Anzahl Doppelchromosomen. Bei dieser Form habe ich niemals eine durchgängige Bindung der 14 *pimpinellifolia*-Chromosomen mit der entsprechenden Anzahl *mollis*-Chromosomen beobachtet. Die höchste Anzahl bivalenter Chromosomen, die ich in den studierten Diakinesekernen fand, war nämlich 11. In diesem Fall beträgt die Anzahl der Einzelchromosomen 13. Fig. 46 b zeigt einen Kern mit 10 Gemini und 15 univalenten Chromosomen. Es gibt auch Kerne, wo 9 bivalente und 17 univalente Chromosomen auftreten. Der Umstand, dass sich bei diesem Bastard mehr als 7 Gemini finden, muss so gedeutet werden, dass auch einige der bei *mollis* konstant vorkommenden univalenten Chromosomen hier von *pimpinellifolia*-Chromosomen gebunden werden (siehe weiter Kap. 1). Das Verhalten der Einzelchromosomen während der meiotischen Teilungen wurde nicht studiert. Die Tetraden enthalten in der Regel einige überzählige Zellen; sie sind jedoch nicht so unregelmässig wie bei *mollis*.

276. *R. britzensis* KOEHNE (H. B.: *R. britz.* Späth 2192. H. B. 1918). Das Individuum ist ein vegetativer Abkömmling des im Spätschen Arboret kultivierten Strauches, auf den die Spezies von KOEHNE (in FEDDE Rep. 8. 1910; vgl. Mitt. Deutsch. Dendr. Ges. 1910, S. 93) gegründet wurde. Die Merkmale des bergianschen Exemplars stimmen völlig mit den Beschreibungen und Figuren in den erwähnten Arbeiten überein. Nach ALMQUIST ist die Art in seine neue Artengruppe der *Primicaninae* einzureihen.

Bei der zytologischen Untersuchung wurde diese neue Spezies sofort als Bastard erkannt. In den PMZ, wo die Affinität der Chromosomen am stärksten ist, wurden 14 bivalente und 7 univalente Chromosomen getroffen. Es ist daher höchst wahrscheinlich, dass wir es hier mit einer Kreuzung zu tun haben, deren Erzeuger in ihren Sexualzellen 14 bzw. 21 Chromosomen hatten. Wie stimmte nun dieses zytologische Ergebnis mit dem, was man von dem Ursprung der *R. britzensis* kennt? In der Beschreibung dieser Spezies in Mitt. Deutsch. Dendr. Ges. 1910 finden wir, dass der Mutterstrauch aus Samen gezogen worden ist, die auf dem Kob Dagh in Kurdistan gesammelt wurden. KOEHNE schreibt weiter: »Aus den von Kronenburg eingesandten Samen erwachsen Pflanzen, die zum grössten Teile viel kleinere, nur 5—6 cm breite Blüten mit kürzeren Blütenstielen und karminrosa, zuletzt hellrosa gefärbten Blumenblättern besaßen; sie konnten recht gut mit *R. glauca* VILL. var. *caballicensis* PUGET verglichen werden und wurden von Herrn SPÄTH nicht weiter kultiviert. Nur eine, der obigen Beschreibung entsprechende Pflanze mit ungewöhnlich grossen, fast nur einzeln stehenden Blüten, längeren Blütenstielen und grossen, dunkel braunroten Früchtchen, wurde weiterer Züchtung gewürdigt.

Ob sie nun ihren Ursprung einer schon auf dem Kob Dagh stattgefundenen Bastardierung verdankt, oder ob sie als eine Mutation, in ihrer Entwicklung vielleicht durch die veränderten Lebensbedingungen begünstigt, zu betrachten ist, muss vorläufig dahingestellt bleiben. Jedenfalls stellt sie eine auffällige Erscheinung dar, die fürs erste, da ihre Abstammung unklar bleibt, nur mit binärer Benennung veröffentlicht werden kann. In ihren vegetativen Teilen unterscheidet sie sich kaum von den oben erwähnten *glauca*-artigen Pflanzen mit kleineren Blüten.«

Wir finden also, dass die auf die Chromosomengarnitur gegründete Deutung der *britzensis* als einer Hybride sehr gut zu der Geschichte dieser Spezies passt. Die einfachste Erklärung der Entstehung dieser neuen Rose wäre, dass eine Blüte einer auf dem Kob Dagh wachsenden *glauca*-artigen Form von einer tetraploiden Rose befruchtet wurde und dass aus einem in solcher Weise erzeugten Samen die neue Spezies gezogen wurde. Die *glauca*-ähnlichen Schwesterindividuen könnten als reine Abkömmlinge der Mutter-Spezies be-

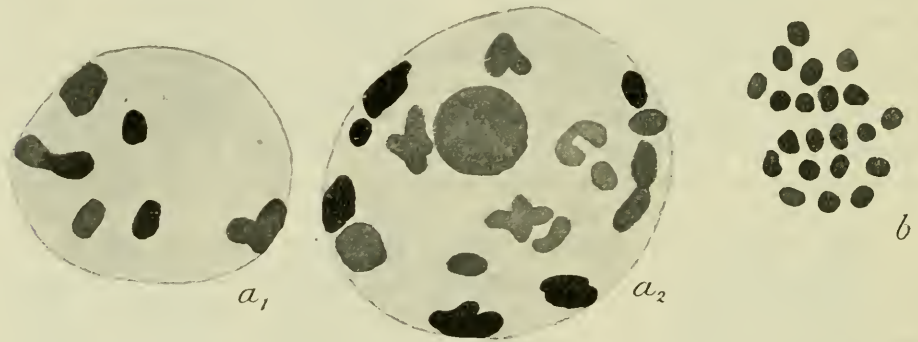


Fig. 47. a_1 — a_2 *britzensis*, Diak. mit 13 bival. und 9 univ. Chromosomen. b *damascena*, heterot. Metaph. mit 21 Chrom.

trachtet werden. Die Eizelle, aus welcher der *britzensis*-Strauch stammt, hatte sehr wahrscheinlich 21 Chromosomen. Die untersuchten europäischen *glauca*-Formen sind ohne Ausnahme pentaploid ($7_{II} + 21_I = 35$). Ich habe bei den Kleinarten dieser Spezies die Reduktionsteilung in den EMZ nicht untersucht, aber bei den verwandten pentaploiden Spezies besitzen die sich weiter entwickelnden Makrosporen am häufigsten 28 Chromosomen (S. 220), seltener eine niedrigere Zahl. Wenn die betreffende kurdistanische *glauca*-Form wie die europäischen pentaploid wäre, hätte somit die Chromosomenverteilung bei der Reduktionsteilung diesmal darin resultiert, dass die Eizelle nicht 28, sondern zufälligerweise 21 Chromosomen bekam. Es ist aber auch möglich, dass die fragliche Rose eine tetraploide *Caninae*-Spezies ($7_{II} + 14_I = 28$) war; in diesem Fall wären 21-chromosomige Eizellen zu erwarten und *britzensis* könnte somit mit der soeben beschriebenen *involuta* (*mollis* $\times$ *pimpinellifolia*) verglichen werden. Ich habe jedoch keine andere tetraploide, der *Canina*-Sektion angehörende Spezies getroffen als *mollis*, *pomifera* und *rubrifolia*. Auch *omissa* gehört nach BLACKBURN und HARRISON (1921) diesem zytologischen Typ an. Vielleicht gibt es noch andere solche Formen in Vorderasien. Noch eine

Möglichkeit wäre, dass es im Orient *Caninae*-ähnliche Rosen gäbe, welche, wie die Spezies der übrigen Sektionen, ausschliesslich gepaarte Chromosomen während der Reduktionsteilung besässen und zwar in diesem Fall 21 Gemini. Unten beschreibe ich eine andere Hybride (*damascena*), die wahrscheinlich auch durch die Befruchtung einer 21-chromosomigen Eizelle einer *Caninae*-Form mit einer 14-chromosomigen Gamete erzeugt ist. Die Frage, welche die andere Stammart der *britzensis* gewesen ist, mögen die Systematiker entscheiden. Ich kenne bis jetzt nur eine weissblütige tetraploide Rose aus diesen Gegenden, nämlich *fedtschenkoana* (Sekt. *Cinnamomeae*).

Nur eine Scheinfrucht des vorhandenen Individuums erreichte im Jahre 1920 volle Reife. Sie enthielt 16 dem Anscheine nach wohlentwickelte Nüsschen, die ausgesät wurden.

Ich habe bis jetzt nur das Diakinesestadium studiert. Die Affinität der Chromosomen stellt sich als variabel heraus. In einigen Kernen konnten 14 Gemini beobachtet werden, in anderen kam eine niedrigere Zahl derselben zum Vorschein, aber in diesen PMZ war statt dessen die Zahl der Einzelchromosomen in entsprechendem Grade erhöht. Fig. 47 a zeigt einen Kern mit 13 bivalenten und 9 univalenten Chromosomen. In den Kernen, wo die Bindung am meisten geschwächt war, fanden sich 10 Gemini und 15 Einzelchromosomen. Die Gestalt der Doppelchromosomen variiert sehr. Die Tetraden scheinen regelmässig zu sein und überzählige Kerne kommen demnach nur spärlich vor.

277. *R. damascena* MILL. (Kew: *R. dam.* From Omar Khayyam's grave). Nach ALMQUIST ist das Individuum ein Bastard der *R.* (Gall.) *kewensis* AT. (siehe Nr. 195) mit einer unbekannten Rose. Wie über die systematische Stellung der Damaszenerrose verschiedene Ansichten herrschen, hat auch die zytologische Untersuchung gezeigt, dass diese orientalische Gartenspezies heterogen ist. Die drei oben (Nr. 109—111) beschriebenen tetraploiden Formen ($x = 14$) entsprechen sehr gut der Deutung der *damascena* als einer blossen Abart der *gallica*. Vorhandenes Individuum kann weder bezüglich der Aussenmerkmale noch bezüglich der Chromosomengarnitur zu Gunsten dieser Auffassung gedeutet werden. Es ist statt dessen als ein Bastard aufzufassen, dessen Erzeuger 14- bzw. 21-chromosomige Gameten produzierten. Die tetraploide Stammform war unzweifelhaft eine *gallica*, die andere dürfte, nach den äusseren Merkmalen des Bastardes zu urteilen, eine der *Canina*-Sektion angehörende Form gewesen sein. Ich will hier daran erinnern (vgl. S. 126), dass CRÉPIN die Damaszenerrose eben auf eine Kreuzung der *canina* mit *gallica* zurückführte. Würde es sich nun so verhalten, dass die 21-chromosomige Gamete einer *Caninae*-Form entstammt, dann fragt es sich, welche die letztere war. Vom zytologischen Gesichtspunkt aus haben wir es hier mit demselben Problem zu tun wie bei der Bestimmung des *Caninae*-Erzeugers der *R. britzensis*. Ich habe schon oben (S. 128) in bezug auf die vorhandene *damascena*-Form diese Frage ausführlich erörtert. Dort sind auch einige äussere Merkmale dieses Individuums angegeben.

In somatischen Platten beträgt die Chromosomenzahl 35. Das fixierte Material war für das Studium der Pollenentwicklung wenig geeignet. In bezug auf die Bindung der Chromosomen verhält sich die Form wie *R. britzensis*. Die heterotypen Metaphasenplatten waren in Seitenansicht ziemlich regelmässig

und liessen in einigen Fällen in Polansicht 21 Chromosomen erkennen (Fig. 47 b). Die bivalente bzw. univalente Natur der Chromosomen kommt in der abgebildeten Platte nicht klar zum Vorschein; in Seitenansicht aber zeigen die Spindeln besser den verschiedenen Wert der Chromosomen.

10. Typ: 14 Gemini + 14 Einzelchromosomen. Som. Zahl 42.

Nahezu alle untersuchten Formen dieser Kategorie sind, wenn auch nur die äusseren Merkmale in Betracht kommen, sichere Bastarde zwischen der *Canina*-Sektion angehörenden Spezies und zu anderen Sektionen (*Gallicae*, *Cinnamomeae*, *Pimpinellifoliae*) gestellten Arten. Sie sind zwar nicht durch Experimente hergestellt, sie haben aber ein so unverkennbar bastardartiges Aussehen, dass alle neueren Autoren über die Deutung derselben einig sind. Besonders unter Hinweisung auf den unregelmässigen und eigentümlichen Verlauf der meiotischen Teilungen bei den Caninen, dürfte es verständlich sein, dass sich hier eine gute Gelegenheit bietet, zu prüfen, inwieweit bei vorliegenden Bastarden die Zytologie mit den Deutungsversuchen der Systematiker übereinstimmt. Wir werden dann finden, dass die Übereinstimmung vollständig ist. Die Chromosomengarnitur dieser Rosen besitzt gerade den Charakter, den man bei solchen Tripelbastarden zunächst erwarten sollte.

Wie oben (S. 220) beschreiben worden ist, besitzen die Eizellen der 35-chromosomigen Caninen, dank der eigentümlichen Verteilung der Einzelchromosomen während der heterotypen Teilung der EMZ, am häufigsten 28 Chromosomen. Würde eine solche Eizelle von einem 14-chromosomigen *gallica*-, *pimpinellifolia*- oder *pendulina*-Spermakern befruchtet werden, so wäre ein 42-chromosomiger Bastard zu erwarten. Alle untersuchten 9 Specimen vorliegender Gruppe haben gerade diese Anzahl Chromosomen. Wenn weiter im Einklang mit dem *Drosera*-Schema jedes der 14 *gallica*-Chromosomen während der Reduktionsteilung bei einem solchen Bastard ein *Caninae*-Chromosom bände, würden 14 Gemini und 14 Einzelchromosomen in den Diakinesekernen auftreten. Auch diese Bindung ist in der Mehrzahl der PMZ der verschiedenen Formen dieser Gruppe gefunden. Wir finden also, dass die untersuchten Individuen, sowohl in bezug auf die Anzahl der Chromosomen, als auch auf die Bindung derselben, mit dem übereinstimmt, was man in erster Linie bei solchen Kreuzungen erwarten sollte. In den Fällen, wo bei diesen Hybriden die Anzahl der Gemini der haploiden Anzahl der Chromosomen des sexuellen tetraploiden Erzeugers gleich ist, muss man im Einklang mit dem *Drosera*-Schema annehmen, dass der eine Paarling jedes Doppelchromosoms eben von diesem sexuellen Erzeuger stammt.

Wie aus der Beschreibung der Reduktionsteilung bei den pentaploiden Caninen hervorgeht, zeigen die 21 Einzelchromosomen niemals die geringste Affinität zu einander, es gibt bei diesen hybriden Caninen vom F_1 -Typus keine Fälle von 8 oder mehr bivalenten Chromosomen. Es ist unter solchen Umständen interessant zu konstatieren, dass, bei den vorhandenen Produkten 28-chromosomiger *Caninae*-Eizellen mit 14-chromosomigen männlichen

Gameten anderer Spezies, die Chromosomen der letzteren die sonst als univalent auftretenden *Caninae*-Chromosomen binden. Dadurch entstehen 14 Gemini, also doppelt so viel Chromosomen dieser Kategorie, als man bei den *Caninae*-Spezies selbst trifft. Wir haben hier mit derselben Erscheinung zu tun, die FEDERLEY (1913) bei dem Schmetterlingsbastard *Pygaea (anachoreta × curtula) × anachoreta* und ROSENBERG (1917) bei einigen *Hieracium*-Bastarden gefunden haben. In beiden Fällen werden Chromosomen, die bei dem einen Erzeuger als univalente auftreten, von den Chromosomen des anderen Erzeugers gebunden. Der oben (S. 222) beschriebene Bastard *mollis × pimpinellifolia* verhält sich in bezug auf die Chromosomenaffinität in derselben Weise, und dies gilt auch von den unten (S. 234) zu beschreibenden aneuploiden Rosen.

Fälle von geschwächter Affinität, wo eine etwas geringere Anzahl Doppelchromosomen, 13, 12 oder 11, gebildet wird, kommen bei den Bastarden dieser Gruppe auch vor. Solche Fälle einer herabgesetzten Affinität können aber bei zahlreichen anderen *Rosa*-Bastarden getroffen werden, sogar bei den Caninen selbst.

Ich habe oben nur mit dem Fall gerechnet, dass bei vorliegenden Kreuzungen die *Caninae*-Form die Mutter war. Wie aus Experimenten hervorgeht (S. 211), gelingen nämlich Kreuzungen mit einer *Caninae*-Form als Vater und einer sexuellen Spezies als Mutter fast niemals. Für die untersuchten Individuen kann aber als Beweis für meine Deutung die Chromosomenzahl derselben herangezogen werden. Die hier in Betracht kommenden sexuellen Arten, *gallica*, *pimpinellifolia* und *pendulina*, müssen den Bastarden 14 Chromosomen geliefert haben. Die übrigen 28 stammen also von den *Caninae*-Formen. Nun geht aber aus der Pollenentwicklung der Caninen hervor, dass der Mikrosporenkern nie eine so hohe Anzahl der Chromosomen wie 28 bekommt. Diese Zahl ist aber gerade diejenige, welche die sich weiter entwickelnden Makrosporen am häufigsten besitzen.

Bei den Bastarden dieser Kategorie wurden nur die Teilungen der PMZ studiert.

R. dumetorum × gallica.

(*R. alba* L.)

Nach KELLER (1900, S. 384) ist die Herkunft dieser seit langer Zeit kultivierten Rose unbekannt. Als Gartenflüchtling findet sie sich hin und wieder verwildert. Sie galt lange als eine selbständige Spezies. Der erste, der auf den mutmasslich hybriden Ursprung der *R. alba* hinwies, war CHRIST (1873, S. 207), und CRÉPIN (Prim. S. 603) und FOCKE (1881) schlossen sich dieser Auffassung an. KELLER und andere neure Autoren deuten auch diese alte Art in derselben Weise. Nach FOCKE und KELLER ist in diesem Bastard die *Canina*-Gruppe durch *R. dumetorum* vertreten. Die zytologische Untersuchung bestätigt, wie erwähnt, die Bastardhypothese. Aus der Chromosomenzahl kann ausserdem gefolgert werden, dass *R. dumetorum* die Mutter und *R. gallica* der Vater war.

In der Diakinese treten bei *R. alba* in der Regel 14 Gemini und 14 Einzelchromosomen auf (Fig. 48 b). Fälle, wo die Affinität bei einem oder bei zwei

Paaren geschwächt war, wurden auch observiert. Wie aus der Figur erhellt, ist die Gestalt der Gemini viel mehr variabel als bei den Rosen der *Canina*-Sektion. Jedes Doppelchromosom muss aus einem *dumetorum*- und einem *gallica*-Komponenten bestehen. Die Teilungen der PMZ verlaufen in derselben Art und Weise wie bei den *Caninae*-Rosen. Nur ist, wie erwähnt, die Anzahl der gepaarten Chromosomen doppelt so gross wie bei diesen. Während der

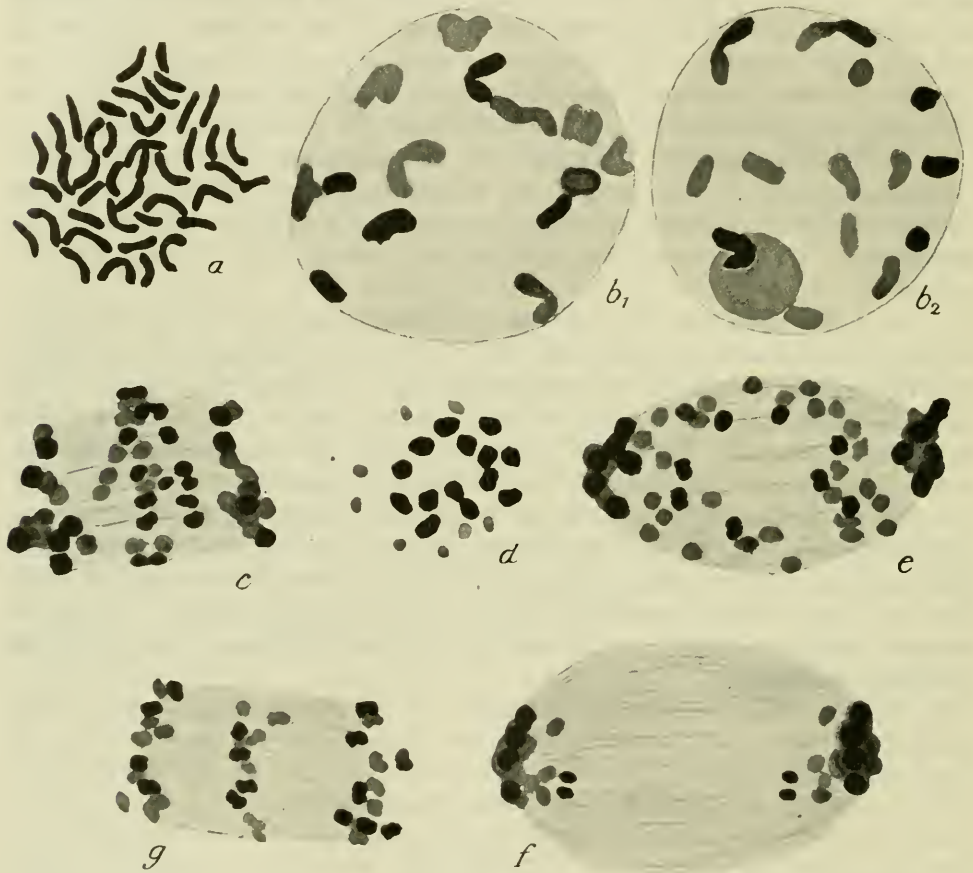


Fig. 48. *alba* (= *dumetorum* $\times$ *gallica*). *a* Som. Platte mit 42 Chrom. *b*₁–*b*₂ Diak. mit 14 bival. und 14 univ. Chrom. *c* Heterot. Anaph.; die Gemini-Abkömmlinge an den Polen, die Einzelchromosomen spalten sich im Äquator. *d* Dasselbe Stad. in Polansicht; nur 8 der Spalthälften der Einzelchromosomen sichtbar. *e* Späte Anaph.; die Gemini-Abkömmlinge an den Polen, die Spalthälften der Univalenten gehen dorthin. *f* Teloph.; fast alle Univalenten-Abkömmlinge an den Polen angelangt. *g* Homot. Anaph.; die Gemini-Abkömmlinge an den Polen, die Univalenten-Abkömmlinge spalten sich im Äquator.

frühen Metaphase liegen die Chromosomen also zertreut in der Spindel. Später bilden sie eine ziemlich regelmässige Platte. Die Anaphase geht in zwei Tempos vor sich. Zunächst weichen die Paarlinge der Gemini auseinander und wandern nach den Polen. Dann wiederholen die Einzelchromosomen dasselbe Manöver. Die Figuren 48 c, e und f zeigen drei verschiedene Stadien des Auseinanderweichens der Spalthälften der Univalenten. In Fig. 48 d, die

ein Anaphasenstadium in Polansicht darstellt, können 14 Gemini-Abkömmlinge und einige Hälften der Einzelchromosomen beobachtet werden. Es scheint, als ob nicht selten alle Chromosomen in die Tochterkerne aufgenommen werden, denn während der Interkinese sind in zahlreichen PMZ keine überzähligen Kerne oder Sonderchromosomen zu finden. Die homotype Teilung ist, wie bei den *Caninae*-Rosen, der heterotypen gleich. In der späten Metaphase bilden die Chromosomen ziemlich regelmässige Platten. Die Hälfte der Gemini-Abkömmlinge werden zunächst nach den Polen geführt, während die Abkömmlinge der ungepaarten Chromosomen im Äquator verweilen. In Fig. 48 g ist dieses Stadium abgebildet. In dieser Spindelfigur kommt weder an den Polen noch im Äquator die volle Anzahl der verschiedenen Chromosomenkategorien zum Vorschein. Dies mag auf Unregelmässigkeiten während des ersten Teilungsschritts zurückzuführen sein; in den betreffenden PMZ fanden sich nämlich mehrere Chromosomen im Plasma ausserhalb der beiden homotypen Spindeln. In dieser Figur tritt die beginnende Halbierung der Äquator-Chromosomen zu Tage. Wie bei den Rosen der *Caninae*-Sektion spalten sich nämlich die Einzelchromosomen während der Meiosis zweimal. Die Spalthälften der Äquator-Chromosomen weichen in einigen Fällen ein wenig auseinander, in der Mehrzahl der Fälle aber scheint die Trennung derselben nicht durchgeführt zu werden. In Fig. 49 b, die die entsprechende Teilung bei dem Bastard *canina* $\times$ *pimpinellifolia* zeigt, kommt das Auseinanderweichen der Hälften einiger Äquator-Chromosomen deutlich zum Vorschein. Die meisten der Univalenten-Abkömmlinge scheinen nicht in die Tochterkerne aufgenommen zu werden. Es findet also in der zweiten Teilung eine mehr oder minder durchgreifende Chromosomenelimination statt. Die Tetraden werden, wie erwartet, unregelmässig, mit überzähligen Kernen und Zellen.

BLACKBURN und HARRISON (1921) haben die Pollenentwicklung des auch von mir untersuchten Bastards *tomentosa* $\times$ *pimpinellifolia* (Nr. 284—285) beschrieben, und bei derselben einen ähnlichen Verlauf der Meiosis beobachtet. Ihre Fig. 33 entspricht meiner Fig. 48 e und ihre Fig. 34 meiner Fig. 48 d. Die Verfasser erwähnen bei dieser Form einen Fall, wo die beiden homotypen Spindeln zusammenliegen (ihre Fig. 40). Diese Erscheinung habe ich zwar nicht bei den Formen der vorhandenen Bastardkategorie gefunden, aber wohl bei einigen Rosen der hybriden *Canina*-Sektion, z. b. bei *R. rubrifolia* und *R. fungzillii*. LJUNGDAHL (1922) hat in einer soeben erschienenen Abhandlung dieser Erscheinung ein detailliertes Studium gewidmet.

Drei Individuen wurden untersucht:

278. *R. alba* L. (H. B.: *R. a.* var. *graveolens*. 1893). ALMQUIST det. *R. alba* = *R.* (Gall.) *francofurtana* $\times$ *R.* (Can. gl.) *besseriana* BLOCKI. Meine *alba*-Individuen sind einander nicht völlig gleich. Dieser Strauch hat stark bläulich bereifte Kelchblätter, die nur am Grunde von Stieldrüsen bekleidet sind. Die Kelchzipfel sind kurz ohne laubartig verbreiterte Anhängsel. Im Herbst 1920 trug der Strauch eine grosse Anzahl reifer Scheinfrüchte, jede mit einigen anscheinend wohl entwickelten Nüsschen. Ich habe eine Anzahl derselben gesät. Die obige Beschreibung von der Meiosis bezieht sich hauptsächlich auf dieses Individuum. Fig. 48 c—f.

279. *R. alba* L. (Kew: *R. a.* Europe & C. 545—91 Barron). ALMQUIST confirm. Bei diesem Individuum ist der ganze Kelchbecher drüsenborstig. Die Kelchblätter sind lang und haben laubartig verbreiterte, gefiederte Anhängsel. Fig. 48 b zeigt einen Diakinesekern.

280. *R. alba* L. (Uppsala: *R. a.* = *R. dumet.* × *gall.*) ALMQUIST confirm. Dieser Strauch hat nur am Grunde drüsenborstige Kelchbecher; Kelchblätter ziemlich lang. Nur die somatische Chromosomenzahl gezählt (Fig. 48 a).

R. canina × *pimpinellifolia*.

(*R. hibernica* TEMPL.)

R. hibernica wurde zum ersten Mal in der Nähe von Belfast, Irland, gefunden und von dem Entdecker im Jahre 1803 als eine selbständige Spezies beschrieben.

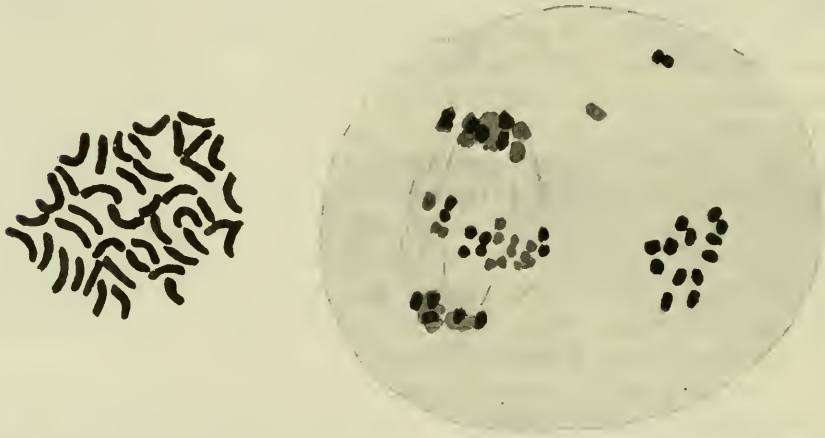


Fig. 49. *hibernica* (= *can.* × *pimp.*). a Som. Platte mit 42 Chromosomen. b Homot. Anaph.; die Univalenten-Abhömmlinge spalten sich im Äquator; von der anderen Spindel nur eine Gruppe von Pol-Chromosomen sichtbar.

ben. Sie wurde seitdem an zahlreichen Orten der Britischen Inseln getroffen. Im Jahre 1875 äusserte CHRIST die Meinung, dass diese Spezies nichts als die Hybride *canina* × *pimpinellifolia* wäre, und heutzutage ist diese Deutung allgemein anerkannt. Die Chromosomengarnitur spricht auch zu Gunsten dieser Auffassung. Aus der Chromosomenzahl ist ausserdem zu ersehen, dass bei dieser Kreuzung die *canina*-Form die Mutter und *pimpinellifolia* ($x = 14$) der Vater war.

281. *R. hibernica* TEMPL. f. *glabra* BAKER (Kew: *R. h.* Britain). ALMQUIST det. *R.* (Can. gl.) *glauco-colpogena* AT. × *R. pimpinellifolia*. Fig. 49 a zeigt eine somatische Platte mit 42 Chromosomen. In einigen Diakinesekernen kommen 14 Gemini und 14 Einzelchromosomen vor, in anderen ist die Affinität schwächer, so dass die Anzahl der Doppelchromosomen niedriger, die Anzahl der univalenten Chromosomen aber erhöht ist. In den Kernen, wo sich die Affinität als am meisten abgeschwächt herausstellte, fanden sich 11 Gemini und 20 Einzelchromosomen. Die Gestalt der Gemini ist wie bei *alba* sehr

verschieden. Die Teilungen verlaufen wie bei letzterem Bastard. Die Einzelchromosomen spalten sich also sowohl in dem heterotypen als auch in dem homotypen Teilungsschritt. Fig. 49 b zeigt die homotype Anaphase. Von der einen Spindel kommen nur 13 an dem einen Pol gesammelte Gemini-Abkömmlinge zum Vorschein; die andere Spindel zeigt zwei Gruppen von Gemini-Abkömmlingen an den Polen und 11 am Äquator verweilende Abkömmlinge der Einzelchromosomen. Die letzteren sind gespaltet, und ihre Hälften sind auseinandergewichen. Einige frei im Plasma liegende Chromosomen sind auch in der Figur sichtbar. Es scheint, als ob die Abkömmlinge der univalenten Chromosomen nur zum Teil in die grösseren Tetradenkerne aufgenommen werden. Die übrigen bilden Zwergkerne. Die Tetraden sind daher von demselben Aussehen, wie bei *alba*, d. h. sie haben überzählige Zellen und Kerne.

282. *R. hibernica* TEMPL. f. *glabra* BAKER (Kew: *R. h.* var. *Grovesii*). Var. *Grovesii* BAKER = f. *glabra* BAKER. Nach ALMQUIST dieselbe Kombination wie voriges Individuum. Der vorhandene Strauch unterscheidet sich von

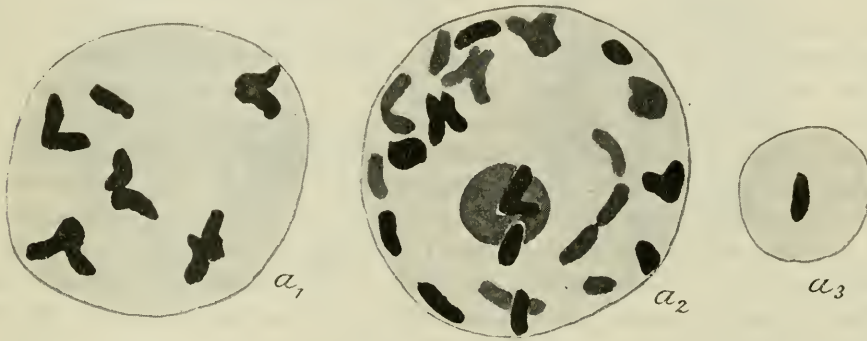


Fig. 50. a_1 — a_3 Diakinesekern von *canina* $\times$ *pendulina* mit 14 bival. und 14 unival. Chromosomen.

dem letzteren durch ein wenig grössere Blättchen, die unten nicht so bläulich bereift sind. Die Blättchenpaare sind ausserdem von einander mehr entfernt. In somatischen Platten 42 Chromosomen. Nur die homotype Teilung studiert; diese verläuft wie beim vorigen Individuum.

R. canina $\times$ *pendulina*.

283. *R. canina* $\times$ *pendulina* (Uppsala). ALMQUIST und MATSSON confirm. Nach ALMQUIST ist *canina* hier von *glauco-colpogena* AT. repräsentiert. Die Chromosomengarnitur stimmt mit der Beschreibung überein, denn *pendulina* hat die haploide Zahl 14.

Zweige lang ausgezogen; Bewaffnung derselben schwach oder fehlend (= *pendulina*). Nebenblätter und Blätter in allen Einzelheiten wie bei der ALMQUIST'schen *canina*-Form *glauco-colpogena*. Blüten einzeln (= *pendulina*); Blütenstiele mit vereinzelter Stieldrüse (= *pendulina*). Kelchbecher drüsenlos, Kelchblätter am Rücken mit zahlreichen Stieldrüsen bekleidet. Die äusseren Kelchblätter wie bei *canina* stark gefiedert. Die reife Scheinfrucht länglich mit herablaufendem Grunde, von den bleibenden, aufgerichteten Kelchblättern gekrönt (= *pendulina*).

In den studierten Diakinesekernen fanden sich 14 Gemini und 14 Einzelchromosomen (Fig. 50). Die Teilungen verlaufen genau wie bei den oben beschriebenen Vertretern dieser Bastardkategorie. Die späten Metaphasen der beiden Teilungen zeigen demnach ziemlich regelmässige Platten, die Anaphasen gehen in zwei Tempos vor sich, und die Einzelchromosomen spalten sich in beiden Teilungsschritten. In der heterotypen Telophase werden in der Regel sämtliche Hälften der ungepaarten Chromosomen den Tochterkernen einverleibt, in der homotypen findet aber eine Elimination der Chromosomenelemente dieses Ursprungs statt, indem die meisten derselben in der Teilungsfigur zurückbleiben und zur Entstehung von Zwergkernen Anlass geben.

R. tomentosa × pimpinellifolia.

(*R. involuta* SM.)

R. involuta wurde im Jahre 1800 auf den Hebriden entdeckt und einige Jahre später von SMITH als eine selbständige Spezies beschrieben. Sie ist hauptsächlich über die Britischen Inseln verbreitet, kommt aber auch in Norwegen und auf dem Kontinent spärlich vor. Auch betreffs dieser Rose war CHRIST der erste, der ihre Bastardnatur erkannte (1884). CRÉPIN und alle neueren Autoren haben sich derselben Ansicht angeschlossen. Heutzutage wird der Name *R. involuta* als ein Sammelname verschiedener Formen der Bastarde *R. tomentosa* × *pimpinellifolia* und *R. mollis* × *pimpinellifolia* gebraucht.

Die Ergebnisse der zytologischen Untersuchung stehen mit der modernen Auffassung dieser alten Spezies in voller Übereinstimmung. Eine der untersuchten Abarten der *R. involuta*, nämlich die norwegische Form (Nr. 274), stellt unzweifelhaft die Verbindung *mollis* × *pimpinellifolia* dar. Unter der Voraussetzung, dass die Kleinarten der *mollis* durchgehend dieselbe Chromosomenzahl wie die bis jetzt untersuchten Formen besitzen, können die hier vorliegenden zwei *involuta*-Individuen unmöglich als dieselbe Verbindung gedeutet werden. Die Chromosomenzahl ist nämlich dazu zu hoch: 42. Die höchste Chromosomenzahl, die die Eizelle einer tetraploiden *mollis*-Form haben kann, ist 21. Nach der Befruchtung mit einem 14-chromosomigen Spermakern der *R. pimpinellifolia* würde eine 35-chromosomige *involuta* entstehen. Gerade diese Zahl besitzt, wie oben beschrieben worden ist, die norwegische Form. Die vorhandenen hexaploiden *involuta*-Spezimen müssen einer 28-chromosomigen Eizelle ihren Ursprung verdanken, denn nach der Befruchtung einer solchen mit *pimpinellifolia*-Pollen würde ein 42-chromosomiger Bastard entstehen. Nun haben wir bereits gefunden, dass bei pentaploiden *Caninae*-Spezies die Eizellen am häufigsten 28 Chromosomen haben. Da nun *tomentosa* pentaploid ist, dürfte die Deutung dieser zwei 42-chromosomigen *involuta*-Individuen als die Kreuzung *tomentosa* ♀ × *pimpinellifolia* ♂ sehr wahrscheinlich erscheinen. Es dürfte aus dem Gesagten hervorgehen, dass die zytologische Untersuchung für das Unterscheiden der *mollis*-Bastarde von den oft sehr ähnlichen *tomentosa*-Bastarden gute Hilfe leisten kann.

284. *R. involuta* SM. (Kew: *R. inv.* var. *Wilsonii*). ALMQUIST det. *R.* (Tom.) *glauco-pellita* AT. × *R. pimp.* Dieses Individuum stimmt nicht völlig

mit der Beschreibung von var. *Wilsonii* BAKER. Die Blätter sind beiderseits behaart; die Zähne sind teils einfach, teils doppelt. Blütenstiele und Kelchbecher stieldrüsig. Die äusseren Kelchblätter schwach gefiedert.

Von diesem Individuum wurde nur die Diakinese studiert. Fig. 51 zeigt einen Kern dieses Stadiums mit 14 Gemini und 14 Einzelchromosomen. Es muss angenommen werden, dass die Doppelchromosomen je aus einem *tomentosa*- und einem *pimpinellifolia*-Chromosomom zusammengesetzt sind. Die Tetraden haben häufig einige überzählige Zellen. Sie sind regelmässiger als diejenigen der *tomentosa* aber unregelmässiger als diejenigen der *pimpinellifolia*. Von BLACKBURN und HARRISON ist die dem Formenkreis der *involuta* angehörende *R. Sabini* (tom. var. *sylvestris* × *pimp.*) zytologisch studiert. Die Anzahl und die Affinität der Chromosomen sind bei dieser Form dieselben wie

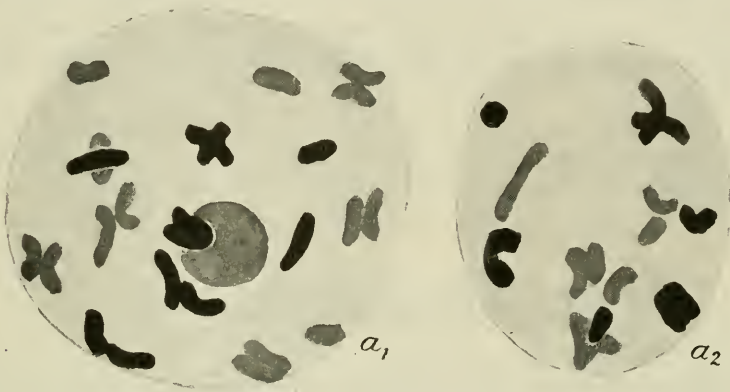


Fig. 51. a_1 — a_2 Diakinesekern von *involuta* (= *tomentosa* × *pimpinellifolia*) mit 14 bival. und 14 unival. Chromosomen.

bei dem vorhandenen Individuum und die Teilungen verlaufen wie bei *R. alba* und *R. hibernica* (siehe oben).

285. *R. involuta* SM. (Kew: *R. involuta* var. *Sabini*). ALMQUIST det. *R.* (Tom.) *glauco-pellita* AT. × *R. pimp.* Stimmt nicht völlig mit der Beschreibung von var. *Sabini* (WOODS.). Die Blätter sind nämlich nicht durchgehend doppelgezähnt, sondern die meisten Zähne sind einfach. Blätter beiderseits behaart. Auch in übrigen Merkmalen stimmt das Spezimen mit dem vorigen überein. Die somatische Chromosomenzahl beträgt 42. Die Diakinesekerne zeigen dieselben Bedingungsverhältnisse der Chromosomen wie bei vorigem Individuum.

***R. rubiginosa* × *gallica*.**

286. Das untersuchte Individuum dieser Kombination ist ein sehr stattlicher Strauch (etwa 3,5 hoch), der bei dem Hafenbahnhof der Stadt Visby (Prov. Gotland) angepflanzt ist. Es macht den Eindruck einer riesigen *rubiginosa*. Die Blütenkrone bis 7 cm im Durchmesser; die Blättchen an den blütentragenden Sprossen bis 5 cm lang und 4 cm breit. Stimmt mit der Beschreibung dieses Bastardes bei KELLER (1900) und zeigt auch Übereinstimmung mit

dem Material dieser Kreuzung, das mir Herr Pfarrer R. MATSSON freundlichst gegeben hat.

In einigen Diakinesekernen finden sich 14 Gemini und 14 Einzelchromosomen, in anderen ist die Affinität abgeschwächt, so dass eine niedrigere Anzahl der bivalenten und eine höhere Anzahl der univalenten Chromosomen auftreten. Die Teilungen verlaufen wie bei *alba* und den übrigen Bastarden dieser Gruppe. In vielen Staubblättern treten eigentümliche Unregelmässigkeiten auf, die ich in einer späteren Arbeit beschreiben werde.

Die in meiner vorliegenden Mitteilung als *R. omissa* bezeichnete Rose ist ein hexaploider Bastard dieser Gruppe. Da ich sie noch nicht habe bestimmen können, die Form sich jedoch in mehreren Hinsichten als interessant herausstellt, verschiebe ich die Beschreibung derselben auf eine spätere Gelegenheit.

III. Aneuploide Bastarde.

Die dieser Kategorie angehörenden Rosen stellen Bastarde zwischen verschiedenen *Caninae*-Formen dar. Ihre Chromosomengarnituren weisen nicht die in der Sektion sonst regelmässigen Zahlenverhältnisse auf. Die bivalenten und univalenten Chromosomen kommen nicht in geraden Multipeln von 7 vor, und in den meisten Fällen ist auch die somatische Zahl kein Vielfaches der Grundzahl. Da eine Bezeichnung für diejenigen Chromosomenzahlen notwendig ist, die keine geraden Multipeln der Grundzahl ausmachen, habe ich sie hier aneuploid genannt. Aneuploidie ist also ein gemeinsamer Name für die hyper- und die hypoploiden Chromosomenzahlen. Euploid nenne ich alle Zahlen, die gerade Multipeln der Grundzahl darstellen, wenn es eine solche gibt. In meiner vorläufigen Mitteilung wurden die aneuploiden Formen als anorthoploid bezeichnet, aber dies beruhte darauf, dass ich die Bedeutung dieses von WINKLER (1916, S. 422) vorgeschlagenen Namens missverstanden hatte. Aneuploide Formen gibt es besonders zahlreich unter den späteren Generationen von Bastarden verschiedenchromosomiger Eltern. Auch die Rosenbastarde dieser Gruppe können als die Bastardnachkommenschaft einer jüngeren Generation als F_1 aufgefasst werden. Die »reinen« *Caninae*-Spezies selbst sind ja in zytologischer Hinsicht als F_1 -Bastarde anzusprechen, und die vorhandenen Formen stellen Kreuzungsprodukte solcher Caninen dar. Dass sich die Chromosomenzahlen bei diesen sekundären Bastarden als unregelmässig herausstellen, ist auf den Umstand zurückzuführen, dass den Gameten der *Caninae*-Eltern, besonders den Pollenkörnern, bei der Meiosis eine verschiedene Anzahl der Chromosomen zugeteilt wird. Wie aus dem oben (S. 206) dargelegten hervorgeht, besitzen

nämlich die Pollenkörner in der Regel eine höhere Chromosomenzahl als 7. Solche überschüssige Chromosomen können bei dem Bastard eine Anzahl der bei der Mutterform auftretenden Einzelchromosomen binden, und die Zahl der Gemini kann daher bei dem Bastard über 7 erhöht werden. In dieser Hinsicht erinnern diese Formen an die Rosenbastarde vorhergehender Kategorie und noch mehr an gewisse, von ROSENBERG (1917) beschriebene *Hieracium*-Kreuzungen (siehe weiter unten Kap. 1). Unter den vorhandenen *Caninae*-Bastarden gibt es aber auch eine Form, die durch stark abgeschwächte Chromosomen-Affinität charakterisiert ist. Einige der betreffenden Formen sind zwar nicht hinsichtlich der somatischen Chromosomenzahl als aneuploid anzusprechen, die bivalenten und univalenten Chromosomen kommen jedoch nicht in geraden Multiplen von 7 vor.

287. *R. coriifolia* **Matssonii* var. *firmula* $\times$ *glauca* **contracta* (Spont. in H. B.: virf. Nr. 54). Das Individuum bei ALMQUIST 1907 S. 51 unter dem Namen *R. solstitialis* sect. *virentiformis* **Matssonii* var. *firmula* γ beschrieben. ALMQUIST betrachtet jetzt (det. 1917 und 1920) die Form als den oben angegebenen Bastard und nennt sie mit dem synonymen Namen *R. contracta* $\times$ *hirti-grossidens*. Unter den benachbarten Sträuchern finden sich mehrere Individuen der Elterformen. Wie bekannt, hat *glauca* kahle, *coriifolia* haarige Blätter; bei dem vorhandenen Bastard sind nur die grösseren Nerven, häufig nur der Mittelnerv, behaart.

In Übereinstimmung mit allen von mir — 25 an der Zahl — und von BLACKBURN und HARRISON (1921) — 6 an der Zahl — untersuchten Formen und Individuen der *glauca* und der *coriifolia* sind auch die hier als Elternformen des vorhandenen Bastards angegebenen *gl.* **contracta* und *coriif.* **Matssonii* var. *firmula* pentaploid ($7_{II} + 21_I = 35$). Vertreter gerade dieser Kleinspezies befinden sich nämlich unter meinem aus demselben Fundorte stammenden Untersuchungsmaterial (Sie oben Nr. 227 und Nr. 231).

Bei der zytologischen Untersuchung stellte sich sogleich heraus, dass dies vorhandene Individuum erheblich von den Elternformen abwich. Die somatische Chromosomenzahl beträgt nämlich nur 28 (Fig. 52 a). Auch in verschiedenen Stadien der Meiosis kommen auffallende Abweichungen von dem bei den oben beschriebenen Rosen der *Canina*-Sektion vorkommenden regelmässigen Schema zum Vorschein. Dieses gilt z. B. für die Affinität der Chromosomen während der heterotypen Teilung. Bei den *Caninae*-Rosen treten, wie erwähnt, im ersten Teilungsschritt in der Regel 7 Gemini auf; das Vorkommen von nur 6 Doppelchromosomen ist als Ausnahme zu bezeichnen. Bei dem vorhandenen Bastard ist aber die Affinität der Chromosomen erheblich vermindert. In den Diakinesekernen sind gewöhnlich nur einige wenige gepaarte Chromosomen zu entdecken. In dem in Fig. 52 b abgebildeten Kern sind nur 3 Chromosomen deutlich bivalent. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass noch einige Chromosomen in diesem Kern, nach ihrer gegenseitigen Lage zu urteilen, eine schwache Affinität zu einander besitzen. In keinem der studierten Diakinesekerne waren jedoch mehr als 5 Paare zu beobachten. Die Gestalt dieser bivalenten Chromosomen variiert viel stärker, als sonst bei *Caninae*-Rosen der Fall ist.

In den heterotypen Metaphasen findet man ungefähr dieselben Bindungsverhältnisse. Fig. 52 c zeigt eine Spindel, wo nur 2 Chromosomen sicher als

Gemini angesprochen werden können, und in Fig. 52 d wird ein anderer Fall dargestellt, wo die Anzahl der sicheren Doppelchromosomen 4 beträgt. In bezug auf die schwache Bindung erinnert dieser Bastard sehr an *Hieracium boreale* (ROSENBERG 1917). Es verdient erwähnt zu werden, dass die Chromosomen während der heterotypen Metaphase nicht immer so zerstreut in der Spindel liegen, wie in den abgebildeten Fällen. Es gibt auch Pollenfächer, wo die Chromosomen ziemlich regelmässig im Äquator gelagert sind. Der letztere Metaphasentyp ist wahrscheinlich hier, wie sonst bei den *Caninae*-Rosen, als ein späteres Stadium aufzufassen. In der Anaphase werden zunächst die Paarlinge der bivalenten Chromosomen den Polen zugeführt, dann teilen sich die

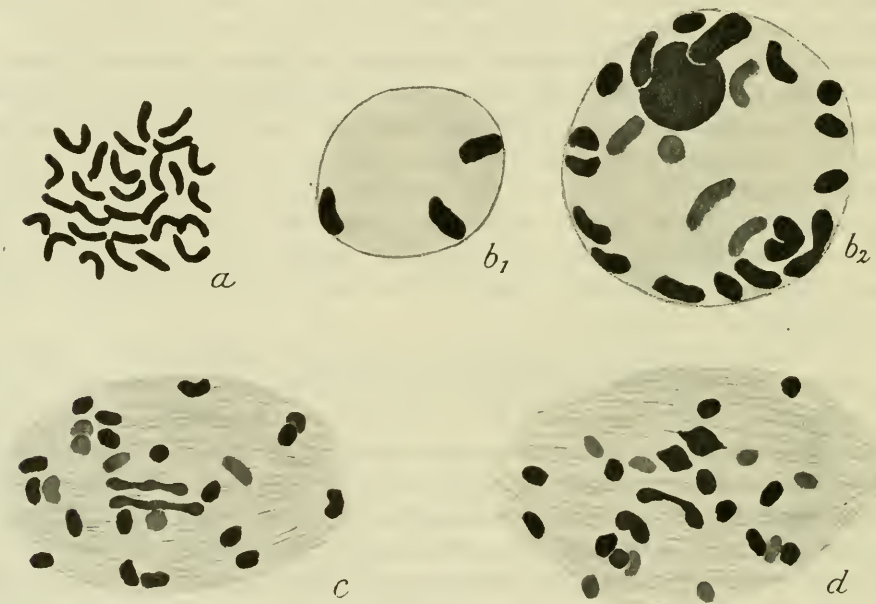


Fig. 52. *coriifolia* **Matsonii* var. *firmitula* × *glauca* **contracta*. a Somat. Platte mit 28 Chrom. b₁—b₂ Diak. mit 3 deutlichen Paaren. c Heterot. Metaph. mit 2 Gemini. d Dasselbe Stad. mit 4 Gemini.

Einzelchromosomen im Äquator und die Hälften derselben wandern gleichfalls zu den Polen. Häufig werden nicht alle Chromosomen in die Tochterkerne aufgenommen, denn Zwergspindeln treten im zweiten Teilungsschritt sehr oft auf. Das Verhalten der Chromosomen während dieser Teilung wurde nicht untersucht. Sämtliche PMZ mehrerer Pollenfächer liessen deutliche Anzeichen einer in verschiedenen Stadien der Meiosis einsetzenden Degeneration des Inhalts erkennen. Allerlei Anomalien wurden auch beobachtet, z. B. PMZ, die schon während des Diakinestadiums mehrkernig waren.

Welche Chromosomenzahlen die bei der Entstehung dieses Bastards beteiligten Gameten besaßen, geht aus der Chromosomengarnitur des Kreuzungsproduktes nicht klar hervor. Aus der verhältnismässig niedrigen Chromosomenzahl des letzteren kann jedoch geschlossen werden, dass die weibliche Gamete nicht wie in der Regel bei den Rosen dieser Gruppe 28-chromosomig war. Ohne Zweifel besaß nämlich die männliche Gamete mindestens 7 Chromosomen. Während

des heterotypen Anaphasenstadiums der betreffenden EMZ kann daher die Verteilung der Chromosomen nicht von dem bei den *Caninae*-Rosen gewöhnlichsten Typus gewesen sein, d. h. nicht alle Einzelchromosomen wurden dem mikropylaren Pol zugeteilt, sondern viele derselben in die entgegengesetzte Richtung geführt.

288. *R. coriifolia* **solanifolia* ♀ × *glauc*a **concolor* ♂. Dieser Bastard stellt also eine Verbindung derselben Kollektivspezies wie im vorhergehenden Fall dar und ist wie dort zwischen den Eltern intermediär. Er ist jedoch nicht wildwachsend angetroffen, sondern von Herrn Pfarrer R. MATSSON experimentell erzeugt worden und wächst jetzt in seinem Garten in Hälsingtuna, Prov. Hälsingland. Die 37 aus derselben Saat hervorgegangenen Schwesterindividuen waren reine **solanifolia* und können also als durch apomiktische Samenbildung entstanden betrachtet werden. Vertreter beider Stammformen sind in meinem Material repräsentiert (Nr. 229 und Nr. 238). Die von mir untersuchte **concolor* war gerade das bei dieser Kreuzung als Vater verwendete Individuum.

Mehr als 20 somatische Platten wurden genau studiert. In den meisten derselben scheint die Chromosomenzahl 36–38 zu sein. In den deutlichsten Platten fand ich 37 Chromosomen, welche Zahl wahrscheinlich die richtige ist (Fig. 53 a). Die Entstehung dieser Chromosomenzahl kann dadurch ihre Erklärung finden, dass eine 9-chromosomige männliche Gamete der **concolor* eine normale 28-chromosomige Eizelle der **solanifolia* befruchtet hatte. Die PMZ waren wegen schlechter Fixierung für das Studium der Meiosis wenig geeignet.

289. *R. Pokornyana* KMET.' Syn. *R. canina* × *rubrifolia* (Kew. *R. Pokornyana* = *canina* × *rubrifolia*). *R. Pokornyana*, mit welcher vorliegendes Spezimen übereinstimmt, ist eine ungarische Form, die im Jahre 1883 beschrieben wurde. Sowohl der Autor als auch andere Rhodologen, wie BORBAS und KOEHNE, sehen in ihr die Hybride *canina* × *rubrifolia*. MATSSON betrachtet vorliegendes Spezimen als denselben Bastard. ALMQUIST det. *R. glauc*a POURR. × *R.* (Afz. gl.) *rufula* MATSS., d. h. nach gewöhnlicher Bezeichnungsweise *rubrifolia* VILL. × *glauc*a VILL.

Von den Elternspezies ist *canina* pentaploid ($7_{II} + 21_I = 35$) und *rubrifolia* tetraploid ($7_{II} + 14_I = 28$). In mehreren somatischen Platten des Bastards wurde die Chromosomenzahl 40 konstatiert (Fig. 53 b). In einigen andern schienen nur 39 vorzukommen; ich glaube jedoch, dass erstere Zahl die richtige ist. Die meiotischen Stadien waren nicht gut fixiert. In den Diakinesekernen scheint indessen die Anzahl bivalenter Chromosomen recht gross zu sein, denn die Summe der bivalenten und univalenten ist verhältnismässig niedrig. In einem Kern fanden sich z. B. 11 Gemini und 18 Einzelchromosomen. Häufig war die Anzahl der Gemini noch grösser. Das Vorkommen von mehr als 7 Doppelchromosomen zeigt, dass einige Chromosomen, die während der Reduktionsteilung der einen Elternspezies als univalent auftraten, sich bei dem Kreuzungsprodukt mit Abkömmlingen der univalenten Chromosomen der anderen Stammform binden. Die wahrscheinlichste Erklärung der Chromosomenzahl des Bastards ist, dass eine *canina*-Eizelle mit, wie normal, 28 Chromosomen von einer 12-chromosomigen männlichen Gamete der *rubrifolia* befruchtet wurde. Die Tetraden sind bei diesem Bastard ungewöhnlich

regelmässig; überzählige Kerne und Zwergzellen sind nämlich nur spärlich vorhanden.

290. *R. coriifolia* **Matsonii* $\times$ *coriifolia* **incrassata* det. ALMQUIST, also ein Bastard zwischen zwei, oben beschriebenen Kleinarten der *coriifolia* (Spont. in H. B.: virf. Nr. 18). Der Strauch wird von ALMQUIST 1907 S. 49 unter dem Namen *R. solstitialis* sect. *virentiformis* **Matsonii* AT. var. *canula* AT. beschrieben. MATSSON, dem ich die gepressten Blütenzweige zeigte, ist der Meinung, dass das Specimen im grossen und ganzen gut mit der *R. *Matsonii* var. *canula* übereinstimmt; nur die Blättzähne sind denjenigen der *R. *incrassata* ähnlich.

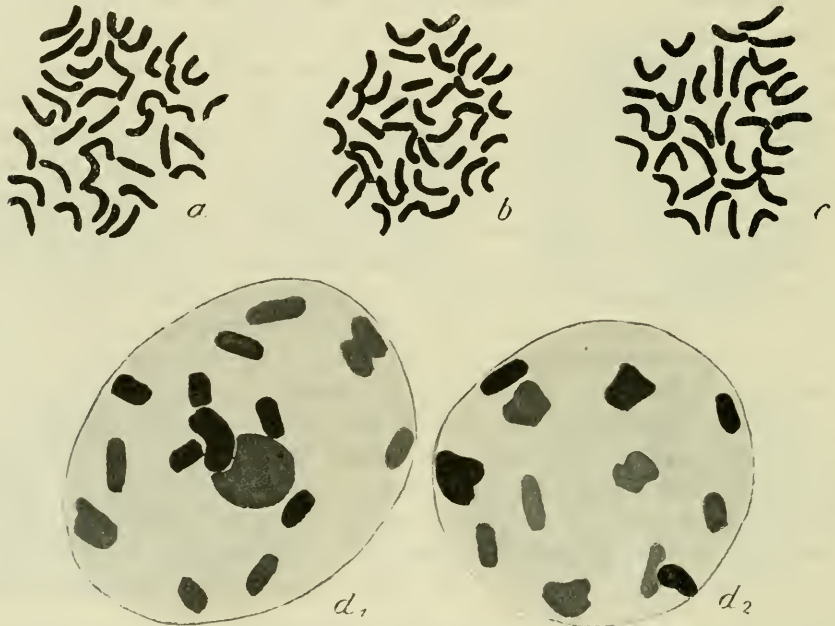


Fig. 53. a *coriifolia* **solaniifolia* $\times$ *glaucia* **concolor*. somat. Platte mit 37 Chrom. b *Pokornyana* (= *can.* $\times$ *rubrif.*), somat. Platte mit 40 Chrom. c—d *alba* $\times$ *canina*. c₁ Somatische Platte mit 34 Chrom. d₁—d₂ Diak. mit 8 bival. und 18 univ. Chrom.

In mehreren Diakinesekernen stellt sich die Chromosomensumme als 36 heraus, denn die Garnitur ist entweder aus 7 Gemini + 22 Einzelchromosomen oder aus 8 Gemini + 20 Einzelchromosomen zusammengesetzt. Leider fand ich keine für eine Kontrollzählung geeigneten somatischen Platten. Die meiotischen Teilungen der PMZ verlaufen sehr regelmässig nach in der Sektion gewöhnlichem Typus. Auch die heterotype Anaphase der EMZ folgt dem in der Gruppe herrschenden Schema.

291. *R. alba* $\times$ *canina* nach der Etikette in Kew. ALMQUIST sieht in dem Specimen die häufig angetroffene *R. (Can.) Desvauuxii* *(glf.) *glauci-dumetorum* AT., also eine zu der alten Sammelart *R. dumetorum* gehörende Rose. Nach MATSSON ist die ursprüngliche Bezeichnung als die wahrscheinlich richtige zu betrachten. Ich selbst wage es nicht, mich über die systematische Stellung dieser Form zu äussern. Die gepressten Blütenzweige, die unbewaffnet sind,

erinnern durch die Grösse der Blätter, Knospen und Blüten an *alba*. Blütenstiele und z. T. auch die Kelchbecher sind mit Stieldrüsen bekleidet. Die langen und mit wohl entwickelten Fiedern versehenen Kelchblätter sind mit zahlreichen Drüsen besetzt.

Von den angegebenen Eltern ist *canina* pentaploid ($7_{II} + 21_I = 35$), und *alba*, welche ihrerseits die Verbindung einer Rose der *Canina*-Gruppe mit *gallica* darstellt (S. 227), ist hexaploid ($14_{II} + 14_I = 42$). Dieser Bastard könnte demnach als eine Rückkreuzung mit *canina* betrachtet werden. Wird der Umstand in Betracht gezogen, dass die *Caninae*-Rosen selbst als Bastarde verschiedenchromosomiger Eltern aufgefasst werden müssen, stellt sich die vorhandene Form, wenn sie richtig bestimmt ist, als ein sehr komplizierter Bastard heraus: $(7 \times 28) \times [(7 \times 28) \times 14]$.

Die somatische Chromosomenzahl dieser Form beträgt 34 (Fig. 53 c). Wieviele Chromosomen von jeder der beiden Stammformen geliefert sind, ist schwer zu berechnen. Nach dem Auftreten von 8 Gemini in einigen Diakinesekernen (Fig. 53 d) zu urteilen, erscheint es wahrscheinlich, dass mindestens diese Anzahl Chromosomen von dem einen Erzeuger stammt. Die Affinität der Chromosomen während des Diakinesestadiums schwankt in verschiedenen Kernen; 5 bis 8 Chromosomenpaare wurden observiert. Die heterotype Teilung scheint ebenso regelmässig wie bei den *Caninae*-Rosen zu verlaufen.

An dieser Stelle mögen zuletzt zwei Individuen erwähnt werden, deren somatische Chromosomenzahlen zwar 35 betragen, bei denen aber in einigen Diakinesekernen deutlich mehr als 7 Gemini auftreten. Die letztere Erscheinung habe ich, wie erwähnt, nie bei den »reinen« Arten der *Canina*-Sektion getroffen. Dieses Abweichen in bezug auf die Affinität der Chromosomen steht wahrscheinlich mit der mutmasslichen Hybridität dieser Formen in Zusammenhang und kann dadurch seine Erklärung finden, dass die männliche Gamete eine höhere Chromosomenzahl als 7, die weibliche eine niedrigere als 28 besass.

292. *R. agrestis* $\times$ *canina* det. ALMQUIST (Upsala: *R. canina* $\times$ *rubiginosa*). ALMQUIST glaubt, dass die *canina* in diesem Bastard durch *R. (Can.) *tricho-colpogena* AT. vertreten ist. In somatischen Platten wurden 35 Chromosomen gefunden. Die Anzahl der im Diakinesestadium auftretenden Gemini schwankt in verschiedenen Kernen zwischen 7 und 9. Es mag erwähnt werden, dass die bivalenten Chromosomen auch in den Fällen, wo mehr als 7 derselben vorkommen, sich als deutliche Doppelchromosomen herausstellen; von einem gelegentlichen Zusammenliegen zweier Einzelchromosomen kann daher hier keine Rede sein.

293. *R. glutinosa* SIBTH & SM. (Kew.: *R. glutinosa*. Orient. 143—96 Darmstadt). ALMQUIST confirm. Das Individuum dürfte dasselbe sein, das ROLFE (1918, S. 155—156) erwähnt und als *glutinosa* var. *dalmatica* BORBAS bezeichnen will. Da das Spezimen in bezug auf die Chromosomenaffinität z. T. vom gewöhnlichen Schema abweicht, ist die Anmerkung ROLFE's interessant: »The question of hybridity is not excluded.« Da die Chromosomengarnitur

nicht immer den F_1 -Typ aufweist, handelt es sich wahrscheinlich hier entweder um eine *glutinosa* einer späteren Generation oder um einen Bastard der *glutinosa* mit einer anderen Spezies. Die somatische Chromosomenzahl beträgt 35. In den Diakinesen findet man, wie bei der vorigen Form, 7—9 Gemini.

IV. Verzeichnis der Chromosomenzahlen der untersuchten Rosen nebst einigen Bemerkungen.

In der folgenden Liste sind die Formen sektionsweise, nicht wie in der obigen Darstellung nach dem zytologischen Typ geordnet. Auch die Reihenfolge der Sektionen ist ein wenig verändert. Die wahrscheinlich jüngste Gruppe, die *Caninae*, habe ich z. B. am Ende placiert. Von den Hybriden sind nur die nach allem zu urteilen sicher bestimmten sowie die unter binärer Benennung bekannten aufgenommen. Die erste Chromosomenzahlenreihe bezeichnet die Anzahl der während der Reduktionsteilung auftretenden Doppelchromosomen, die zweite die in somatischen Zellen gefundene Zahl. Betreffs der Chromosomengarnituren der Bastarde sind die Anzahl der während der heterotypen Teilung auftretenden Einzelchromosomen durch ein + mit der Geminizahl verbunden. Nur die maximale Bindung ist in der Regel angegeben.

Untergattung <i>Hultheimia</i>		Sektion <i>Banksiae</i>	
<i>persica</i>	14	<i>Banksiae</i>	14
Untergattung <i>Eurosa</i>		Sektion <i>Microphyllae</i>	
Sektion <i>Systylae</i>		<i>microphylla</i> v. <i>hirtula</i>	7 14
<i>arvensis</i>	7 14	Sektion <i>Sericeae</i>	
<i>sempervirens</i>	14	<i>sericea</i>	14
<i>phoenicea</i>	14	» v. <i>pteracantha</i>	14
<i>moschata</i>	14	<i>omeiensis</i>	14
» v. <i>nastarana</i>	7	» f. <i>inermis glandulosa</i>	14
<i>Helenae</i>	7	Sektion <i>Indicae</i>	
<i>Rubus</i>	7 14	<i>chinesis</i> f. <i>viridiflora</i>	7 14
<i>lucens</i>	7 14	» α <i>indica</i>	28
<i>anemoniflora</i>	14	» β <i>semperflorens</i>	7 + 7 _I 21
<i>multiflora</i>	14	Sektion <i>Carolinae</i>	
» v. <i>cathayensis</i>	14	<i>carolina</i>	14
<i>Kelleri</i>	7	<i>nitida</i>	7
<i>Jackii</i>	14	<i>lucida</i>	14 28
<i>wichuraiana</i>	14	<i>humilis</i>	28
<i>setigera</i>	7 14		

Sektion <i>Cinnamomeae</i>			<i>pimpinellifolia</i> , v. <i>Ripartii</i> ..		14 28
<i>cinnamomea</i>	7	14	» v. <i>hirsuta</i> ..		28
» f. <i>foecundissima</i> ..		14	Sektion <i>Luteae</i>		
» v. <i>glabrifolia</i>	7	14	<i>lutea</i> v. <i>punica</i>		28
<i>davurica</i> v. <i>lancifolia</i>	7		<i>hemisphaerica</i> «Persian Yel-		
<i>beggeriana</i> v. <i>typica</i>		14	low»	14	28
» v. <i>Silverhjelmi</i> ..		14	Sektion <i>Gallicae</i>		
» v. <i>glabrata</i>	7		<i>gallica</i> , verschied. Garten-		
<i>rugosa</i> α <i>ferox</i>	7	14	formen	14	28
» β <i>kamtschatica</i>		14	<i>gallica</i> , v. <i>pumila</i>		28
» γ <i>chamissoniana</i>		14	» v. <i>provincialis</i>	14	
<i>coruscans</i>		14	» v. <i>conditorum</i>		28
<i>persetosa</i>		14	» v. <i>nana</i>		21
<i>macrophylla</i>	7		<i>francofurtana</i> det. ALMQU.		28
<i>elegantula</i>	7		» (cinn. × gall.)	7 + 7 _I	21
<i>Moyesii</i>	42		<i>damascena</i>	14	28
» f. <i>rosea</i>	28		»	14 + 7 _I	35
<i>Sveginzowii</i>	21		» v. <i>trigintipetala</i> ..	14	28
<i>Davidi</i>	14		» v. <i>variegata</i> ..		28
<i>setipoda</i>	14		<i>centifolia</i> v. <i>muscosa</i>		28
<i>hemsleyana</i>	21		» v. <i>major</i> hort. ...	7 + 7 _I	21
<i>webbiana</i> f. <i>microphylla</i> ..		14	Sektion <i>Caninae</i>		
<i>sertata</i>	7	14	Untersektion <i>Funzilliae</i>		
<i>Willmottiae</i>		14	<i>Funzillii</i> v. <i>typica</i>	7 + 28 _I	42
<i>multibracteata</i>	14		Untersektion <i>Rubrifoliae</i>		
<i>elymaica</i>		14	<i>rubrifolia</i>		28
<i>bella</i> v. <i>Wulffii</i>		28	» v. <i>glaucescens</i> ..	7 + 14 _I	28
<i>pendulina</i>	14	28	Untersektion <i>Vestitae</i>		
» v. <i>pyrenaica</i>		28	<i>mollis</i>		
<i>acicularis</i> α <i>fennica</i>	28		* <i>hesslensis</i> v. <i>inversifolia</i> ..	7 + 14 _I	28
<i>gymnocarpa</i>		14	» v. <i>correctellidens</i> ..		28
<i>californica</i>	7	14	<i>pomifera</i>		
<i>pisocarpa</i>	7	14	* <i>recondita</i>	7 + 14 _I	28
<i>nutkana</i>	21	42	* <i>Grenieri</i>		
<i>Woodsii</i>	7		<i>tomentosa</i>		
<i>Macounii</i>	7		* <i>umbelliflora</i>	7 + 21 _I	
<i>Fendleri</i>	7	14	* <i>cuspidatoides</i>		35
<i>hypoleuca</i>		14	* <i>coronifera</i>		
<i>manca</i>	21		* <i>Rostafinski</i>		35
<i>blanda</i>	14		Untersektion <i>Rubiginosae</i>		
<i>suffulta</i>	14		<i>rubiginosa</i> , verschied. For-		
Sektion <i>Pimpinellifoliae</i>			men	7 + 21 _I	
<i>Hugonis</i>		14			
<i>Ecae</i>		14			
<i>pimpinellifolia</i> , verschied.					
Formen	14	28			

<i>rubiginosa</i> v. <i>comosa</i>	7 + 2I _I	35	<i>glauc</i>		
<i>sicula</i>	»		* <i>dilatans</i> <i>lati-f.</i>	7 + 2I _I	
<i>glutinosa</i>	»	35	» <i>sub-f.</i>	»	
» v. <i>lioclada</i>	7 + 28I _I		* <i>cuneatula</i>	»	
<i>elliptica</i>	7 + 2I _I		* <i>uncigera</i>	»	35
<i>inodora</i>		42	* <i>plebeja</i>	»	
<i>ferox</i>		35	* <i>contracta</i> v. <i>crisatella</i>	»	
<i>Seraphini</i>	7 + 2I		* <i>placida</i>	»	
<i>agrestis</i>	»		* <i>concolor</i>	»	
Untersektion <i>Eucaninae</i>			<i>coriifolia</i>		
<i>stylosa</i> , 2 verschied. Formen	7 + 2I _I	35	* <i>Matssonii</i>	7 + 2I _I	
» v. <i>evanida</i>	7 + 28I _I		» v. <i>firmula</i>	»	
<i>tomentella</i> * <i>obtusifolia</i>	7 + 2I _I		» v. <i>lactula</i>	»	
» , andere Form	»		» v. <i>Wittrockii</i>	»	
<i>canina</i>			* <i>bergiana</i>	»	
* <i>salifolia</i> v. <i>plumbatella</i>	7 + 2I _I		* <i>incrassata</i>	»	35
* <i>tornata</i>	»		» <i>per-f.</i>	»	
* <i>acututula</i>	»		* <i>tenuata</i>	»	
* <i>allodonta</i> v. <i>brachyodonta</i>	»		* <i>solanifolia</i>	»	
* <i>Desvauxii</i>	»		* <i>helsingica</i>	»	
* <i>camuridens</i>	»		* <i>holmensis</i>	»	
* <i>sarmentacea</i>	»		* <i>vanescens</i>	»	
			» v. <i>frondescens</i>	»	
<i>dumetorum</i>			* <i>coriifolia</i>	»	
* <i>Thedenii</i>	7 + 2I _I		* <i>maelarensis</i>	»	
			* <i>indutula</i>	»	

Bastarde.

<i>chinensis</i> × <i>multiflora</i> (<i>R. polyantha</i> hort.). Verschied. Form.	7	14
<i>chinensis</i> × <i>moschata</i> (<i>R. noisettiana</i>)	7	
<i>multiflora</i> × <i>wichuraiana</i>		14
<i>cinnamomea</i> × <i>rugosa</i>	7	
<i>macrophylla</i> × <i>rugosa</i>	7	
<i>microphylla</i> × <i>rugosa</i>	7	14
<i>calocarpa</i> (<i>chinensis</i> × <i>rugosa</i>)?	7	
<i>Boursaultii</i> (<i>chinensis</i> × <i>pendulina</i>)?	7	
<i>heterophylla</i> (<i>rugosa</i> × <i>lutea</i>)?		14
<i>chinensis</i> × <i>gallica</i> , verschiedene Remontanten	14	28
» » Teehybriden	14	
(<i>chinensis</i> × <i>gallica</i>) × <i>hemisphaerica</i> , Pernetiana-Rose		28
» × <i>rugosa</i> »K. F. Meyer«		28
<i>macrantha</i> (<i>gallica</i> × ?)		28
<i>Dupontii</i> (<i>gallica</i> × ?)	14	28
<i>pendulina</i> × <i>pimpinellifolia</i> , verschied. Formen	14	28
<i>cinnamomea</i> × <i>pendulina</i>	7 + 7I	21
<i>pendulina</i> × <i>nutkana</i>	14 + 7I	35

<i>britzensis</i>	14 + 7 _I	
<i>mollis</i> × <i>pimpinellifolia</i> (<i>R. involuta</i>)	9 - 11 + 17 _I - 13 _I	35
<i>tomentosa</i> × <i>pimpinellifolia</i> (<i>R. involuta</i>)	14 + 14 _I	42
<i>canina</i> × <i>pimpinellifolia</i> (<i>R. hibernica</i>)	14 + 14 _I	42
<i>canina</i> × <i>pendulina</i>	14 + 14 _I	
<i>dumentorum</i> × <i>gallica</i> (<i>R. alba</i>)	14 + 14 _I	42
<i>rubiginosa</i> × <i>gallica</i>	14 + 14 _I	
<i>coriifolia</i> * <i>Matssonii</i> × <i>glauca</i> * <i>contracta</i>	3 - 5 + 22 _I - 18 _I	28
<i>coriifolia</i> * <i>solanifolia</i> × <i>glauca</i> * <i>concolor</i>		37
<i>coriifolia</i> * <i>Matssonii</i> × <i>coriifolia</i> * <i>incrassata</i>	7 - 8 + 22 _I - 20 _I	(36)
<i>canina</i> × <i>rubrifolia</i> (<i>R. Pokornyana</i>)	etwa 11 + etwa 18 _I	40
<i>alba</i> × <i>canina</i>	5 - 8 + 24 _I - 18 _I	34
<i>agrestis</i> × <i>canina</i>	7 - 9 + 21 _I - 17 _I	35
<i>glutinosa</i> × ?	7 - 9 + 21 _I - 17 _I	35

Bemerkungen.

Über die bei den Rosazeen und speziell bei den Rosen gefundenen Chromosomenzahlen.

Die Anzahl der auf die Chromosomenzahl hin geprüften Rosazeen-Gattungen ist nicht gross. Bei *Mespilus* (1 Art) und *Crataegus* (1 Art) hat MEYER (1915) die haploide Zahl 16 getroffen. In der Gattung *Potentilla* gibt es 8- und 16-chromosomige Spezies (TISCHLER 1907, 1908, FORENBACHER 1914) und in *Alchemilla* 16- und 32-chromosomige (MURBECK 1901, STRASBURGER 1904). Diese Zahlen vertreten somit eine 8er Reihe. Auch bei *Prunus jedoensis* kommt nach ISHIKAWA (1916) eine Zahl dieser Reihe vor, nämlich 16. Bei mehreren anderen *Prunus*-Formen hat aber DORSEY (1919) die Zahl 10 nachgewiesen. Nach MURBECK (1916) beträgt die haploide Zahl bei *Neurada* 6. Dieselbe Zahl kommt nach STRASBURGER (1904) in der Gattung *Rubus* (3 Arten) vor. Die Angabe STRASBURGER's dass bei einigen Rosen die Zahl 8 vorkäme, hat sich als unrichtig herausgestellt; die von ihm genannten Spezies haben verschiedene andere, der 7er Reihe angehörige Zahlen (siehe S. 108 und 171). In *Fragaria* (1 Form) fand VALLEAU (1918) 26 Chromosomen (haploid).

Nach den vorliegenden Studien über die Chromosomenzahlen zahlreicher *Rosa*-Spezies zu urteilen, scheint es wenigstens, dass es in dieser Gattung nur eine einzige Grundzahl gibt, nämlich 7. Nur bei einigen wenigen Formen ist die somatische Chromosomenzahl kein Vielfaches von 7, nämlich bei den hier als aneuploid bezeichneten Rosen. Die abweichenden Chromosomenzahlen derselben lassen sich aber leicht dadurch erklären, dass die betreffenden Rosen Bastarde verschiedenchromosomiger Eltern darstellen und eine spätere Bastardgeneration als F₁ repräsentieren. Die Gattung *Rosa* gehört demnach in bezug auf die Zahlenverhältnisse der Chromosomen demselben Typ wie z. B. *Chrysanthemum* (TAHARA 1921) an, in welcher Gattung die Chromosomenzahlen aller untersuchten Spezies eine 9er Reihe bilden. Andererseits kennt man schon lange Gattungen (z. B. *Crepis*), bei denen die Zahlenverhältnisse

einen ziemlich regellosen Eindruck machen. In der jüngsten zytologischen Litteratur sind ein paar neue typische Beispiele solcher Gattungen erwähnt, nämlich *Campanula* (MARCHAL 1920) und *Lactuca* (ISHIKAWA 1921).

Ein Vergleich zwischen den verschiedenen *Rosa*-Sektionen in bezug auf die Verteilung der in der Gattung getroffenen verschiedenen Chromosomenzahlen bietet viel Interessantes. Es stellt sich erstens heraus, dass die monotypen oder fast monotypen Sektionen asiatischer Rosen *Microphyllae*, *Banksiae*, *Sericeae* und *Hulthemia* niedrigchromosomig sind ($x=7$). Dieselbe Chromosomenzahl findet sich auch bei allen untersuchten Spezies der artenreichen, in vier Weltteilen repräsentierten Sektion *Systylae* (vgl. jedoch das über *R. Davidi* Gesagte, S. 131). Im Gegensatz zu dieser Reihe wärmeliebender Rosen umfasst die ebenfalls zirkumpolare, aber bis in die arktischen Gebiete reichende Sektion *Cinnamomeae* Arten mit sehr verschiedenen Chromosomenzahlen, nämlich 7, 14, 21 und 28. Am höchsten in den Norden geht diejenige Spezies, welche die höchste in der Gattung angetroffene Zahl ($x=28$) hat, nämlich *acicularis*. Was die übrigen Sektionen anbetrifft, kommen sowohl diploide als auch tetraploide Spezies bei den *Indicae*, *Pimpinellifoliae* und *Carolinae* vor. Die kleinen Sektionen *Luteae* und *Gallicae* scheinen nur aus tetraploiden Formen zu bestehen. Die *Caninae* schliesslich unterscheiden sich scharf von allen übrigen Sektionen durch ihre eigentümlichen hybriden Chromosomengarnituren. Eine monotype und zwei sehr artenarme Sektionen sind unter den untersuchten Formen nicht vertreten.

Kommen innerhalb einer und derselben Rosa-Spezies verschieden-chromosomige Formen vor?

Diese Frage ist nicht leicht zu beantworten, denn die Antwort hängt davon ab, was man in jedem speziellen Fall unter einer Art versteht. Wie es bei so vielen anderen Pflanzengattungen der Fall ist, gehen nämlich die Meinungen der verschiedenen Autoren darüber weit auseinander, wie die Spezies dieser Gattung zu begrenzen sind. Dies gilt nicht bloss für die trostlos polymorphe *Canina*-Reihe, sondern auch für die Mehrzahl der anderen Sektionen. Ich will nur ein Beispiel anführen. Es gibt in Japan und Nordamerika einige dem Verwandtschaftskreise der soeben erwähnten arktischen *acicularis* angehörende Formen, nämlich *nipponensis*, *Engelmanni* und *bourgeauiana*. Diese werden von einigen Autoren als selbständige Spezies aufgefasst, von anderen nur als geographische Rassen der *acicularis* betrachtet. Stellt man sich jetzt vor, dass dieselben nicht wie die typische *acicularis* oktoploid wären — ich habe sie noch nicht untersucht — sondern andre Chromosomenzahlen hätten, sollen wir dann mit einem Falle verschiedenchromosomiger Rassen innerhalb derselben Spezies rechnen oder nicht?

Es kann auch vorkommen, dass man als zytologisches Untersuchungsobjekt eine Anzahl Formen hat, die einer mannigfach abändernden aber von systematischem Gesichtspunkt wenig studierten Art angehören. Dieser bisher als eine und dieselbe Spezies behandelte Formenkomplex müsste vielleicht bei genauerer Analyse in eine Anzahl wohl zu unterscheidender Arten zerlegt werden. Führt man nun die zytologische Prüfung an einem Material aus, das vor

der systematischen Bearbeitung der fraglichen Formengruppe bestimmt wurde, würde man vielleicht neue Fälle der hier erwähnten Erscheinung erhalten; warten wir jedoch mit den Chromosomenzählungen, bis die verschiedenen Formen in eine Anzahl neuer Arten aufgeteilt wurden, erhalten wir vielleicht keinen solchen Fall. Die Frage, ob wir es mit einer Spezies zu tun haben, die verschieden-chromosomige Rassen umfasst, ist in diesem Fall tatsächlich nur eine Zeitfrage. Prinzipiell kann die Frage natürlicherweise in diesem wie in allen andern Fällen erst entschieden werden, nachdem das Material einer gründlichen systematischen Bearbeitung unterworfen wurde.

Soll man bei der systematischen Bewertung der Formen auch auf die zytologischen Merkmale Rücksicht nehmen? In den genannten Fällen darf das natürlich nicht geschehen, denn dadurch würde man ja gleichzeitig von der Lösung des Problems Abstand nehmen. Um eine Antwort auf die Frage zu erhalten, ob eine Art mehrere verschiedene Chromosomenzahlen haben kann, muss man ja erst, geleitet von den äusseren morphologischen Merkmalen, feststellen, was als eine Art zu betrachten ist. Noch weiss man zu wenig über die Konstanz der Chromosomenzahlen innerhalb der systematischen Einheiten, über die Bedingungen für eine Veränderung der Chromosomenzahl, und in wie weit eine solche Veränderung auf die äusseren Merkmale einwirkt, als dass man umgekehrt die Chromosomenzahlen direkt als systematische Indikatoren verwenden könnte. Erweist es sich bei der zytologischen Untersuchung einer Art, dass derselben angehörige Formen verschiedene Chromosomenzahlen aufweisen, darf an und für sich dieser Umstand selbst natürlich die Aufteilung dieser Art in eine Anzahl neuer Arten nicht veranlassen. Die Möglichkeit ist nämlich nicht ausgeschlossen, obgleich sie meines Wissens noch nicht erwiesen ist, dass einander äusserst nahe verwandte Rassen ein und derselben wildwachsenden, systematisch und pflanzengeographisch wohl abgegrenzten Art verschiedene Chromosomenzahlen aufweisen könnten. Durch experimentelles Verfahren oder sonstige Kultureinwirkung hat man bekanntlich aus diploiden tetraploide Rassen erhalten, welche sich bezüglich der Aussenmerkmale eng an das diploide Ausgangsmaterial anschliessen (die aposporen bivalenten und tetravalenten Moosrassen, die *gigas*-Formen verschiedener *Oenothera*-Arten, die fertile *Primula kewensis*, die *gigas*-Formen von *Primula sinensis*, *Solanum lycopersicum* und *S. nigrum*). WINKLER (1916, 1920) hat die Frage, ob solche tetraploide Rassen als Arten anzusehen sind, eingehend und anregend behandelt.

Die auf die äusseren morphologischen Merkmale gegründete systematische Betrachtungsweise muss also bei der Klassifizierung der Formen den Ausschlag geben. Damit will ich jedoch durchaus nicht gesagt haben, dass ich die zytologischen Untersuchungsergebnisse als völlig wertlos für die systematische Analyse ansehe. Einerseits kann nämlich die Konstatierung verschiedener Chromosomenzahlen innerhalb eines Formenkreises, der früher in systematischer Hinsicht nicht genug bearbeitet wurde, eine Revision des Materials in dieser Richtung veranlassen, andererseits kann die Bastardzytologie wertvolle Fingerzeige für die Deutung kritischer Formen liefern, oder zur Bekräftigung der hybriden Natur gewisser Formen dienen.

Ich komme nun auf die Frage zurück, ob sich unter meinem Material Beispiele für Arten verschieden-chromosomiger Rassen finden. In meiner vorläu-

figen Mitteilung gab ich an, dass dieses der Fall sei, u. a. bei *cinnamomea*, *acicularis* und *nutkana*. Wie im beschreibenden Teil der vorliegenden Arbeit bereits bemerkt wurde, hat es sich bei erneuter Prüfung des die erwähnten Arten umfassenden Materials erwiesen, dass ganz verschiedenartige Dinge unter einem jeden dieser Namen zusammengeführt waren. Nach der Kontrollbestimmung hat es sich gezeigt, dass alle unstreitig echten Formen der *cinnamomea* diploid sind, während die typische *acicularis* oktoploid und *nutkana* hexaploid sind. Es ist jedoch noch folgender Fall zu erwähnen. Von zwei als *laxa* bezeichneten Individuen ist das eine diploid, das andre tetraploid. Die Bestimmungen sind jedoch noch immer unsicher, da das gepresste Material sehr unvollständig ist. *R. Moyesii* ist hexaploid, die Form *rosea* derselben stellt sich jedoch als nur tetraploid heraus. Diese Spezies scheint demnach verschiedenchromosomige Abänderungen einzuschliessen. Es fragt sich aber, ob die f. *rosea* nicht einen höheren systematischen Wert verdiene (vgl. S. 130). Unter meinem Kewer Material von *R. setipoda* fanden sich sowol eine tetraploide als auch eine hexaploide Form. Die letztere zeigt aber so grosse morphologische Abweichungen von der wahrscheinlich als typisch zu betrachtenden, tetraploiden Rasse, dass ich sie hier als eine neue Art betrachtet habe (*R. hemsleyana*). Innerhalb der alten Gartenspezies *R. chinensis* gibt es sowohl diploide als auch tetraploide (und triploide) Formen. Indessen ist diese Art kein gutes Beispiel für die hier erörterte Erscheinung, denn erstens stellt sie eine alte, wahrscheinlich heterophyletische Kulturpflanze dar, und zweitens wird sie von vielen Verfassern in wenigstens zwei verschiedene Spezies geteilt. Auf den Fall *damascena* ($2x = 28$ bzw. $2x = 35$) und *centifolia* ($2x = 28$ bzw. $2x = 21$) brauche ich in diesem Falle nicht einzugehen, denn einerseits sind auch diese Spezies seit uralter Zeit kultivierte Rosen, andererseits besitzen die pentaploide Abart der *damascena* und die triploide der *centifolia* hybride Chromosomengarnituren. Von solchen Abweichungen in der Chromotomenzahl, die offenbar durch die gelegentliche Bastardierung verschiedenchromosomiger Spezies (oder Gameten) herbeigeführt worden sind, rede ich hier nicht, denn Abweichungen dieser Art würden bei den Nachkommen der betreffenden Formen, falls sie normalgeschlechtlich sind, wahrscheinlich in der Regel bald verschwinden (vgl. WINKLER 1922). Hier muss jedoch die Anmerkung gemacht werden, dass HOLMGREN (1919, S. 37), gestützt auf ROSENBERG's (1917) Beobachtungen über die Chromosomenaffinität bei gewissen *Hieracium*-Bastarden, ausführlich geschildert hat, wie ein triploider Bastard in seiner Nachkommenschaft stabile Formen mit neuen verschiedenen Chromosomenzahlen und genereller Chromosomenbildung erzeugen könnte. Das was uns hier vor allem interessiert, ist ja gerade die Frage, ob es im Formenkreise einer Art verschiedene konstante Chromosomenzahlen gibt.

Endlich sind in der Sektion *Caninae* einige Beispiele von Kollektivarten vorhanden, die Elementararten mit verschiedenartigen Chromosomenzahlen umfassen. Ich habe diese Fälle oben ausführlich erörtert (Nr. 271—273) und darauf hingewiesen, dass die betreffenden Kleinspezies mit abweichenden hexaploiden Chromosomenzahlen *glutinosa* var. *lioclada*, *stylosa* var. *evanida* und *elliptica* var. *inodora* vielleicht vom morphologischer, nicht aber vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus als Abänderungen der pentaploiden Typen dieser

Sammelspezies zu betrachten sind. Sie müssen nämlich völlig unabhängig von den typischen Formen dieser Arten entstanden sein. In der Tat stellen sie auch in bezug auf die Aussemmerkmale höchst aberrante Formen derselben dar (siehe den speziellen Abschnitt); eine derselben ist von vorherein als selbständige Spezies beschrieben (*inodora*), und die beiden anderen verdienen ohne Zweifel ebenfalls diesen systematischen Wert.

Wir finden also, dass es unter den untersuchten *Rosa*-Formen keinen deutlichen Fall gibt, wo zwei in den äusseren Merkmalen sehr nahe übereinstim-

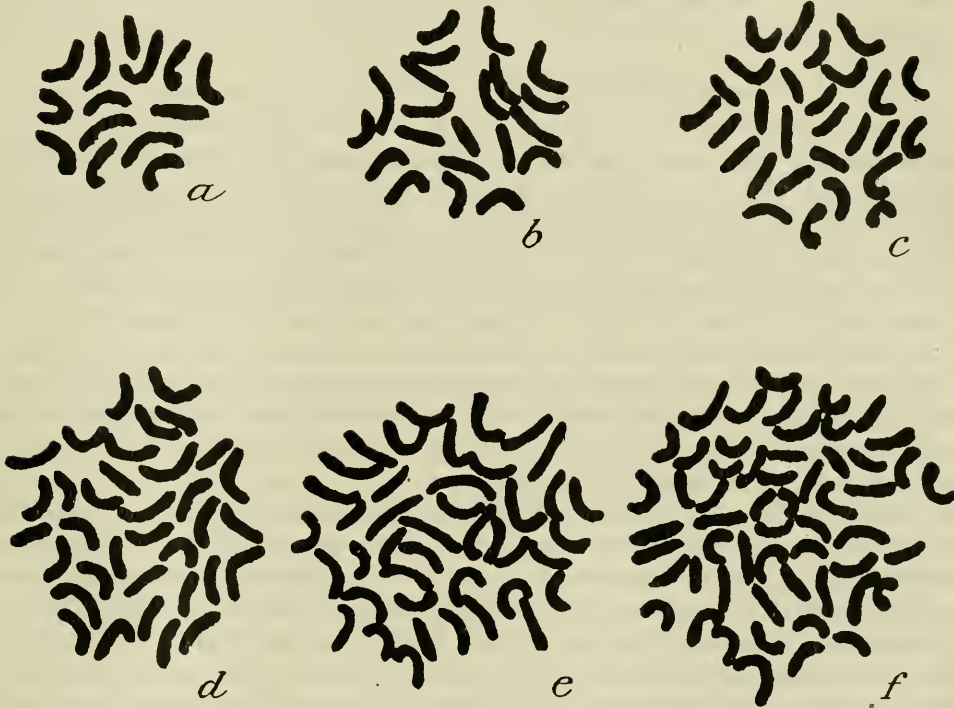


Fig. 54. Somatische Platten verschiedenchromosomiger Formen. *a webbiana* ($2x = 14$). *b chinensis* ($2x = 21$). *c* »Konrad Ferdinand Meyer« ($2x = 28$). *d tomentosa *cuspidatoides* ($2x = 35$). *e nutkana* ($2x = 42$). *f* Oktoploider Bastard ($2x = 56$).

mende Formen ein und derselben Spezies verschiedene Chromosomenzahlen haben. Vielmehr geht aus der Untersuchung hervor, dass Rosen mit verschiedenen, konstanten Chromosomenzahlen in keinem Falle so grosse äussere Übereinstimmung aufwiesen, dass sie in derselben Spezies placiert werden müssten.

Über die Beziehungen zwischen der Anzahl und der Grösse der Chromosomen bei den Rosen.

Es ist bekannt, dass ein Vergleich zwischen verschiedenchromosomigen, derselben Zahlenreihe angehörigen Spezies einer Gattung in bezug auf die Dimensionen der Kerne und der Chromosomen nicht immer dasselbe Resultat ergibt. Sogar innerhalb ein und derselben Gattung können die Verhältnisse sich verschieden gestalten. Die untersuchten Objekte lassen sich in zwei Kate-

gorien einteilen. Entweder ist die Erhöhung der Chromosomenzahl von einer Kern- und Zellvergrößerung begleitet, wobei die Grösse der Chromosomen dieselbe bleibt, oder aber ist bei gleichbleibender Kern- und Zellgrösse die Erhöhung der Anzahl der Chromosomen mit einer Grössenverminderung derselben verbunden. Fälle des ersteren Typus sind u. a. bei den apospor erzeugten Moosen, bei Arten der Gattungen *Drosera*, *Alchemilla*, *Wikstroemia*, *Oenothera*, *Musa*, *Primula*, *Taraxacum*, *Solanum*, *Erigeron* (HOLMGREN 1919), *Paspalum* und *Crepis* (MARCHAL 1920), *Morus* (OSAWA 1920) und *Chrysanthemum* (TAHARA 1921) zu finden. Beispiele für letzteren Typus finden wir u. a. bei den Gattungen *Rumex*, *Primula*, *Erigeron* (HOLMGREN 1919) und *Campanula* (MARCHAL 1920).

Bei den untersuchten Rosenarten kommen sechs verschiedene, die 7er Reihe repräsentierende Chromosomenzahlen vor, nämlich (somatisch) 14, 21, 28, 35, 42 und 56. Ich habe die Kern- und Chromosomen grösse der verschiedenen Typen noch nicht durch direkte Messungen mathematisch verglichen (in Zukunft beabsichtige ich solche Messungen auszuführen), aber eine Zusammenstellung von in demselben Gewebe gefundenen somatischen Platten verschiedenchromosomiger Formen (Fig. 54) — die Platten sind natürlich in gleicher Vergrößerung gezeichnet — scheint vorläufig darauf hinzuweisen, dass wir es hier mit einem neuen Beispiel für den obengenannten Fall zu tun haben, dass die Chromosomengrösse bei Erhöhung der Zahl unverändert bleibt. Ein Vergleich zwischen Diakinesekernen verschiedenchromosomiger Arten scheint Obiges zu bestätigen, indem eine Erhöhung der Chromosomenzahl von einer Vergrößerung der Kerne begleitet ist (z. B. Fig. 25).

Da zwischen einander sehr unähnlichen *Rosa*-Arten in der Regel Bastarde leicht zustande zu kommen scheinen, kann man mit der Möglichkeit rechnen, Kreuzungsprodukte zu erzeugen, die numerisch noch andere Chromosomengarnituren aufweisen als die von mir nachgewiesenen. Bei dem Bastard *Funzillii* ♀ × *gallica* ♂, welcher übrigens bereits beschrieben ist (KELLER 1896), wird man wahrscheinlich die Garnitur $14_{II} + 21_I = 49$ finden, bei *acicularis* × *nutkana* $21_{II} + 7_I = 49$, bei *Funzillii* ♀ × *nutkana* ♂ $21_{II} + 14_I = 56$ und bei *Funzillii* ♀ × *acicularis* ♂ $28_{II} + 7_I = 63$, alles das jedoch unter der Voraussetzung, dass die Chromosomenaffinität bei diesen Bastarden ebenso stark ist wie bei der Mehrzahl der oben beschriebenen Bastarde.

ALLGEMEINER TEIL.

Kap. 1. Über die meiotischen Teilungen bei Bastarden verschiedenchromosomiger Eltern und bei anderen Pflanzen, die während der Reduktionsteilung sowohl bivalente als auch univalente Chromosomen aufweisen.

Seit ROSENBERG (1903, 1904, 1909) das erste, jetzt klassisch angesehene Beispiel eines Pflanzenbastards verschiedenchromosomiger Eltern beschrieb, sind, namentlich in den allerletzten Jahren, mehrfach Arbeiten veröffentlicht worden, die neue Beiträge zur Kenntnis der Zytologie derartiger Bastarde geliefert haben. Durch die Studien, die diesem Gegenstand gewidmet wurden, in erster Linie durch ROSENBERG's eigene Studien (vgl. auch 1917), ist unsere Kenntnis der Natur der Chromosomen nach gewissen Seiten in beträchtlichem Masse erweitert worden. Die Untersuchungen solcher Bastarde haben insbesondere das Studium der gegenseitigen Affinität der Chromosomen und der Teilungsvorgänge derselben bezweckt, doch wurde auch die Frage nach der Ursache der verschiedenen Befruchtungsfähigkeit der Gametenzellen, sowie nach der Entstehungsweise der Rassen mit neuen und abweichenden Chromosomenzahlen damit verbunden. Vorliegendes Kapitel bildet in der Hauptsache eine Zusammenstellung der Beobachtungen, die über die Affinität der Chromosomen und über das Verhalten derselben während der meiotischen Teilungen bei Bastarden der genannten Art gemacht worden sind.

Indessen gibt es andere Pflanzenkategorien, die, von zytologischem Gesichtspunkte betrachtet, in mehr als einer Hinsicht mit den genannten Bastarden verglichen werden können. Durch detaillierte Analysen der Chromosomenverhältnisse während der Pollenentwicklung einiger apogamer Pflanzen, *Hieracium* (ROSENBERG 1917), *Erigeron* und *Eupatorium* (HOLMGREN 1919) hat es sich gezeigt, dass die Übereinstimmung, die man schon früher zwischen vielen hybriden und apogamen Pflanzen bezüglich gewisser Unregelmässigkeiten im Verlaufe der Pollenentwicklung beobachtet hat, sich in gewissen Fällen auch auf die Zahlenverhältnisse und die Zusammensetzung der Chromosomengarnituren und auf das Verhalten der Chromosomen während der verschiedenen Teilungsphasen erstreckt. Anlässlich dieser Übereinstimmung haben die angeführten Autoren auch die Ansicht geäußert, dass die fraglichen apogomen Formen als

Produkten verschiedenchromosomiger Gameten entstanden seien, eine Ansicht, die zweifelsohne die beste Erklärung für die eigenartigen zytologischen Verhältnisse dieser Pflanzen liefert.

Was in erster Linie die Meiosis bei den genannten zwei Pflanzengruppen charakterisiert, ist das Auftreten sowohl bivalenter, als auch univalenter Chromosomen während des ersten Teilungsschritts. Dieselbe Erscheinung lässt sich jedoch auch bei einer Reihe von Pflanzen beobachten, die weder apogam sind, noch als Bastarde verschiedenchromosomiger Eltern gedeutet werden können. Ich denke zunächst an solche Fälle, wo in einigen PMZ eine durchgängige Bindung der Chromosomen stattfindet, während sich in anderen die Affinität als mehr oder weniger geschwächt herausstellt. Fälle letzterer Art erboten auch darin grosse Übereinstimmung mit den Teilungsvorgängen bei den oben erwähnten Pflanzenkategorien, dass das Auftreten ungepaarter Chromosomen häufig von weiteren Komplikationen des meiotischen Teilungsverlaufs begleitet ist. Bei einigen Untersuchungsobjekten ist es nur eine geringe Anzahl PMZ, die Unregelmässigkeiten dieser Art aufzuweisen haben. Wahrscheinlich würde man, wenn dieser Sache besondere Aufmerksamkeit geschenkt würde, bei manchen als gute Arten betrachteten Formen auf solche Fälle, wenn auch in begrenzter Anzahl, stossen. Selbst habe ich ein wenn auch spärliches Vorkommen derartiger Störungen bei *R. setigera* (S. 106) und in etwas höherem Masse bei *R. blanda* (S. 133) beobachtet. Die Frage nach der Ursache des Auftretens solcher Unregelmässigkeiten lasse ich hier vollständig dahingestellt. Bei den 4-chromosomigen *Crepis*-Arten (z. B. bei *C. parviflora*) ist ROSENBERG (1918), wenn auch nur selten, derselben Erscheinung begegnet, aber bei der 3-chromosomigen *C. reuteriana* kommt lose Bindung häufig vor und ist in zahlreichen Fällen von weiteren Komplikationen im Teilungsverlauf begleitet. Bei mehreren Gartenrosen, die sicher als Bastarde gleichchromosomiger Spezies oder wenigstens als Kreuzungsprodukte verschiedener Rassen aufgefasst werden können, sind derartige Fälle keine Seltenheit (vgl. oben z. B. Nr. 83, 89, 106, 151 u. 160). Neuerdings hat BREMER (1921) für mehrere Kulturrassen von *Saccharum officinarum* angegeben, dass die Bindung der Chromosomen während der Reduktionsteilung nicht durchgängig ist und dass als Folgeerscheinung hiervon allerlei Unregelmässigkeiten während der folgenden Entwicklung auftreten. Einen ausführlichen Bericht über die Störungen der meiotischen Teilungsvorgänge bei *Callitriche verna* hat WINGE (1917) gegeben; der anomale Verlauf der Pollenentwicklung ist auch hier auf eine partielle Schwächung der Chromosomenaffinität zurückzuführen. WINGE glaubt, dass die Ursache der Unregelmässigkeiten in diesem wie in anderen Fällen, wo man bei »guten Arten« dieselbe Erscheinung antrifft, in dem Umstande zu suchen seien, das extreme, derselben Spezies angehörende Formen bei Kreuzung mit einander eine Nachkommenschaft geben, bei welcher die Elternchromosomen nicht imstande sind, eine normale Bindung zu erzeugen. Für eine Rasse von *Erigeron macranthus* fand HOLMGREN (1919) das Auftreten einer beschränkten Anzahl Einzelchromosomen während der Reduktionsteilung charakteristisch. Nach seiner Ansicht ist jedoch diese Erscheinung hier nicht auf direkte Schwächung der Affinität gewisser Chromosomen einer normalen Garnitur zurückzuführen; er sieht vielmehr in der untersuchten Rasse einen Abkömmling einer triploiden Form, die

eine droseroide Chromosomengarnitur hatte (vgl. oben S. 246). Bei einem Teil der EMZ einer kultivierten *Carica*-Art hat HEILBORN (1921 a) beobachtet, dass die Chromosomenkonjugation nahezu vollständig ausbleibt; er hält es indessen nicht für unwahrscheinlich, dass diese Zellen Ursprungszellen für apospore Embryosäcke sind. In der zytologischen Litteratur findet man auch zahlreiche andere Fälle, wo es sich um Unregelmässigkeiten während der meiotischen Teilungen bei Pflanzen handelt, die weder sichere Bastarde verschiedenchromosomiger Eltern, noch auch nachweislich apogam sind. In den meisten dieser Fälle werden jedoch gar keine, oder nur sehr unbestimmte Angaben über den Grad der Chromosomenaffinität und über das Verhalten der univalenten Chromosomen während der verschiedenen Teilungsphasen gemacht.

Die Chromosomenaffinität bei Bastarden verschiedenchromosomiger Eltern.

Die einzige annehmbare Erklärung für das Auftreten von 10 bivalenten und 10 univalenten Chromosomen bei dem *Drosera*-Bastard findet ROSENBERG (1909) in der Annahme, dass ein jedes der ersteren durch die Konjugation eines *rotundifolia*-Chromosoms mit einem homologen *longifolia*-Chromosom entstanden ist, während die 10 Einzelchromosomen alle der *longifolia* entstammen. ROSENBERG hebt die Übereinstimmung dieser seiner Deutung mit den zuerst von MONTGOMERY aufgestellten Satz, dass der Reduktionsakt in einer Vereinigung von je zwei homologen Elternchromosomen besteht. Diese Deutung der Chromosomenaffinität bei dem *Drosera*-Bastard besagt also, dass keinerlei Konjugation zwischen den Chromosomen stattfindet, die dem Bastard von einer und derselben Gamete zugeführt werden, sondern einzig und allein zwischen den Chromosomen die von verschiedenen Gameten herkommen. Wie ROSENBERG selbst hervorhebt, würde eine in numerischer Hinsicht identische Chromosomengarnitur entstehen, wenn die 20 *longifolia*-Chromosomen sich je zwei mit einander verbänden; solchenfalls würden alle *rotundifolia*-Chromosomen als univalent auftreten. Diese Deutung, die ROSENBERG aus gewissen Gründen verwirft, wird indessen von STRASBURGER (1910, S. 417) verteidigt, indem er die Meinung ausspricht, dass zwischen den zwei 10-Sätzen der *longifolia*-Chromosomen eine vollkommenere Homologie zu finden sein müsste, als zwischen dem einen dieser Sätze und den 10 *rotundifolia*-Chromosomen. Er ist nämlich der Ansicht, dass der Grad von Homologie und nicht die Abstammung vom Spermakern und Eikern über die Paarung entscheidet. STRASBURGER fügt jedoch hinzu: »Doch erscheint die Möglichkeit der Annahme auch nicht ausgeschlossen, dass ein wechselnder Teil der Gemini *D. longifolia* $\times$ *rotundifolia*, ein anderer *D. longifolia* darstellt«.

Ich habe nicht die Absicht, die sehr bedeutungsvolle aber auch äusserst komplizierte Frage nach den Bedingungen der Chromosomenaffinität zu diskutieren, sondern will mich im folgenden darauf beschränken, zu prüfen, ob die rein numerischen Merkmale der Chromosomengarnituren bei dem in der Litteratur beschriebenen und von mir selbst untersuchten Bastarden dieser Art, ihre natürlichste Erklärung in ROSENBERG's oder in STRASBURGER's Deutung des

Drosera-Falles finden. Es wäre nämlich denkbar, dass die Anzahl der bivalenten und univalenten Chromosomen bei andern Bastarden eine derartige wäre, dass nur die eine dieser beiden Deutungen zur Anwendung kommen könnte.

Bei *Drosera* haben wir es mit einem triploiden Bastard zu tun, bei welchem die Zahl der Gemini der haploiden Zahl der einen Elternspezies gleich war. Sollte bei einem Bastard die Zahl der Doppelchromosomen diese letztere übersteigen, so müsste die von STRASBURGER verfochtene Meinung als die richtigere erscheinen, denn dann müsste man ja unter allen Umständen eine Bindung solcher Chromosomen, die von derselben Gametenzelle mitgebracht wurden, annehmen. Sollte sich jedoch die Zahl der Gemini als geringer erweisen als die haploide Zahl der einen Stammart, könnte kein positives Urteil über die Wahrscheinlichkeit der einen oder der anderen Deutung gefällt werden. Wie wir aus einigen unten angeführten Beispielen ersehen werden, können die Zahlenverhältnisse der Chromosomengarnituren jedoch auch derartige sein, dass die konjugierenden Chromosomen mit Notwendigkeit als aus verschiedenen Keimzellen herstammend betrachtet werden müssen.

Ein Beispiel schwacher Affinität bietet der Bastard *Polypodium aureum* $\times$ *P. vulgare* var. *elegantissimum*. Die haploiden Chromosomenzahlen der Eltern waren nach FARMER und DIGBY (1910) 34 (*aur.*) und wenigstens 90 (*vulg.*). Die somatische Zahl des Bastards war also wenigstens 124. Gewöhnlich traten nach den genannten Verfassern 95—105 Chromosomen bei der Reduktionsteilung auf, bisweilen aber die volle vegetative Zahl. In letzterem Falle fand gar keine Konjugation statt, im ersteren muss die Geminizahl 29 bis 19 gewesen sein. Wenn die Paarung zwischen aus verschiedenen Gameten stammenden Chromosomen hier zustande kommt, muss die höchste mögliche Anzahl Doppelchromosomen bei diesem Bastard 34 sein; nach STRASBURGER's Deutung der Affinität dürfte aber in diesem Falle die Bildung einer noch höheren Anzahl bivalenter Chromosomen möglich sein.

Triploide *Oenothera*-Bastarde wurde mehrfach untersucht, nämlich *gigas* $\times$ *lata* (GATES 1909, GEERTS 1911), *gigas* $\times$ *Lamarckiana* (GEERTS 1911) und *gigas* var. *rubricalyx* $\times$ *lata* (GATES 1915). Der letztgenannte Bastard ist jedoch hypertriploid ($2 \times = 22$); bei den anderen ist die somatische Zahl 21. Die Diakinesestadien dieser beiden Bastarde sind nicht genau beschrieben, doch scheinen beide Verfasser die Auffassung zu haben, dass während dieses Stadiums die Chromosomen keine deutliche Paarung aufweisen, sondern vielmehr in der vegetativen Zahl hervortreten. Hinsichtlich des Metaphasenstadiums sind die Angaben verschieden. GEERTS findet in bezug auf die Bindung der Chromosomen vollständige Übereinstimmung mit dem *Drosera*-Bastard: »Nach der Auflösung der Kernmembran zeigen sie den Anfang der paarweisen Anordnung, aber es entstehen nur 7 Paare, während 7 Chromosomen ungepaart bleiben«. GATES kann in der heterotypen Spindel keine derartige Affinität zwischen den Chromosomen antreffen, sondern findet dagegen 21 ungepaarte Chromosomen »scattered for a considerable distance along the long axis of the spindle, so that is usually no metaphase, strictly speaking.« Diese verschiedene Auffassung dürfte wohl zum grössten Teil auf der Deutung des Präparats beruhen, denn die zu einem Paare vereinigten Chromosomen scheinen auch sonst innerhalb dieser Gattung mit einander nur sehr lose verbunden zu sein. GEERTS

gibt auch zu, dass die Bindung der einem Doppelchromosom angehörenden Paarlinge in der Metaphase bei *gigas* $\times$ *lata* sehr lose ist. Es scheint also, dass die *Oenothera*-Bastarde, wegen der speziellen Geminiform dieser Gattung kein geeignetes Material für das Studium der Affinitätsfrage erbieten. Aber wie GATES zu behaupten «there is not here a pairing and separation of homologous chromosomes of maternal and paternal origin,» scheint eine unberechtigte Schlussfolgerung. STRASBURGER (1910, S. 419) lässt betreffs der Deutung der Chromosomengarnitur bei *gigas* $\times$ *lata* die Frage offen, ob die Paarung zwischen den gleichwertigen Chromosomen der beiden 7er Sätze der *gigas* oder zwischen den homologen Chromosomen der *lata* und *gigas* zu stande kommt, oder endlich ob nicht unter den Gemini beide Kombinationen, sowohl *lata* mit *gigas*, als auch *gigas* mit *gigas* vertreten sein können.

Während demgemäss die Fälle *Polypodium* und *Oenothera* keine bestimmten Aufschlüsse über die Abstammung der konjugierenden Chromosomen geben, hat ROSENBERG selbst (1917) bei der Untersuchung gewisser *Hieracium*-Bastarde Fälle angetroffen, welche einen schönen Beweis der Richtigkeit seiner Deutung der Bindungsverhältnisse bei *Drosera* ausmachen. Die Neigung homologer Chromosomen, sich zu deutlichen Gemini zu vereinigen, ist innerhalb der betreffenden Untergattung, *Pilosella*, sehr stark. Einige dieser Bastarde stellen Verbindungen der 9-chromosomigen *auricula* mit *aurantiacum* dar. Die männlichen Gameten der letzteren Spezies besitzen normalerweise 18 Chromosomen, aber aus Anlass von Unregelmässigkeiten während der Meiosis treten häufig auch andere Zahlen auf. Die untersuchten Bastard-Individuen der genannten Verbindung haben auch verschiedene Chromosomensummen. Bei einem war die Gesamtzahl 27 oder 26, bei einem anderen 24, und noch andere Zahlen kamen bei den verschiedenen Rassen vor. Was in allen diesen Fällen nun ROSENBERG's in betreff des *Drosera*-Bastards dargelegte Deutung der Chromosomenaffinität zulässt, ist der Umstand, dass die Geminizahl immer 9 war, also mit der haploiden Zahl der *auricula* übereinstimmte. Besonders belehrend ist dabei das Individuum, bei welchem die Chromosomensumme 24 war und also aus 9 *auricula*- und 15 *aurantiacum*-Chromosomen bestand. In diesem Fall besaßen nämlich die beiden Gameten, die den Bastard erzeugten, nur je einen vollständigen Satz von 9 Chromosomen, und die Konjugation muss daher zwischen diesen beiden Sätzen stattgefunden haben.

Bei einigen Individuen der Kreuzung *H. excellens* $\times$ *aurantiacum* fand ROSENBERG Chromosomengarnituren, die ihre natürlichste Erklärung durch die Annahme erhalten, dass es sich um Paarung artfremder Chromosomen handelt. Die Keimzellen beider Eltern können je für sich eine sehr wechselnde Chromosomenzahl aufweisen. Häufig besitzen sie ausser den 18 »Grund«-Chromosomen eine grössere oder geringere Anzahl extra Chromosomen, welche Abkömmlinge der während der Teilungen auftretenden univalenten Chromosomen sind. Bei den betreffenden Bastard-Individuen wird nun eine grössere Zahl Gemini als 18 gebildet. Diesen Umstand deutet ROSENBERG auf solche Weise, dass sie als Bastarde vom Typus $(2x + y + n) \times (2x + y)$ aufzufassen seien, m. a. W. unter den extra Chromosomen jeder der befruchtenden Keimzellen waren einige homolog, d. h. sie konnten mit einander Gemini bilden. Bastarde, deren Bindungsverhältnisse man sich in derselben Art denken kann, gibt es auch in

anderen Gattungen (vgl. unten *Triticum* und *Rosa*). Für das Zustandekommen der Chromosomengarnitur von *Erigeron macranthus* (siehe oben S. 250) gibt HOLMGREN (1919) eine gleichartige Erklärung.

Bei triploiden *Morus*-Mutanten hat OSAWA (1920) 14 bivalente und 14 univalente Chromosomen getroffen, also eine Bindung derselben Art, wie bei dem *Drosera*-Bastard. Aus der rein numerischen Zusammensetzung der Chromosomengarnitur geht nicht direkt hervor, ob die konjugierenden Chromosomen einer und derselben oder verschiedenen Gameten entstammen.

Dasselbe gilt von der F_1 -Generation der *Triticum*-Bastarde, die KIHARA (1919) beschrieben hat. Die Eltern sind hier tetraploid ($x = 14$) und hexaploid ($x = 21$) und die Bastarde pentaploid ($2x = 35$). Die Chromosomengarnitur der letzteren besteht aus 14 gepaarten und 7 ungepaarten Chromosomen, und die Chromosomenaffinität stimmt also mit ROSENBERG's *Drosera*-Deutung vollkommen überein. Doch würden auch dieselben Bindungsverhältnisse eintreten können, wenn die Konjugation hier zwischen den vollständigen, derselben befruchtenden Gamete angehörenden 7er Sätzen stattgefunden hätte. Auch in diesem Fall würden 7, dem einen Erzeuger entstammende univalente Chromosomen auftreten. Anders verhält es sich jedoch mit den Abkömmlingen dieser Bastarde. Aus den Tabellen und Figuren der späteren *Triticum*-Arbeit KIHARA'S (1921) geht hervor, dass die Geminizahl bei den meisten Individuen der Generationen F_2 , F_3 und F_4 erhöht war. Diese Erscheinung spricht entschieden zu Gunsten der Auffassung ROSENBERG's, dass die überschüssigen Chromosomen der einen Gamete sich mit homologen Chromosomen der anderen paaren (vgl. oben *Hieracium excellens* $\times$ *aurantiacum*).

Bei einer südamerikanischen Kulturrasse von *Ananas sativus* hat HEILBORN (1921 b) eine hybride Chromosomengarnitur getroffen. Die vegetative Zahl dieser Rasse ist 75, und bei der Reduktionsteilung treten bivalente und univalente Chromosomen, wahrscheinlich in einer Anzahl von 30 bzw. 15 auf. HEILBORN deutet diese Form als einen Bastard zwischen einer 30- und einer 45-chromosomigen Rasse. Über die Abstammung der konjugierenden Chromosomen lässt sich in diesem Falle, ebenso wie in mehreren der vorigen Fälle, nichts mit Sicherheit aussagen.

Dagegen können die Bindungsverhältnisse bei dem künstlich hergestellten Bastard *Papaver somniferum* $\times$ *orientale* (YASUI 1921, LJUNGDAHL 1922) nur auf eine einzige Weise gedeutet werden, und zwar zu Gunsten der Anschauung ROSENBERG's über Konjugation von Chromosomen aus fremden Gameten. Die haploide Zahl von *somniferum* ist 11, und diejenige von *orientale* 21. Die letztere Spezies ist als hexaploid anzusprechen, denn die Chromosomenzahlen der meisten untersuchten Arten der Gattung lassen sich in eine 7er Reihe einordnen (LJUNGDAHL 1922). Die Garnitur des Bastards besteht aus 11 Gemini und 10 Einzelchromosomen. Dieses Zahlenverhältnis zeigt klar, dass die Bindung nur auf die eben erwähnte Weise zustande gekommen sein kann. Bei dem von LJUNGDAHL ebenfalls untersuchten triploiden Bastard *P. atlanticum* $\times$ *dubium* ($2x = 21$) zeigen die Chromosomen dagegen nur sehr schwache oder gar keine gegenseitige Affinität.

Auf eine Besprechung der von BALLY (1919) gewonnenen Resultate bei der Untersuchung von *Aegilops ovata* $\times$ *Triticum vulgare* verzichte ich hier,

da die zytologischen Verhältnisse des Bastards durchaus nicht als aufgeklärt angesehen werden können. SAKAMURA (1918) hat z. B. beim Weizen eine ganz andere Chromosomenzahl gefunden, als die von BALLY und anderen Verfassern angegebene.

Bei den reziproken Verbindungen der *Digitalis lutea* mit *D. purpurea* bleibt nach Frau G. HAASE-BESSELL (1916) die Chromosomenkonjugation während der Reduktionsteilung ganz aus. Die 72 Chromosomen (24 der *purpurea* und 48 der *lutea*) liegen auf dem Höhepunkt der Diakinese ungepaart nebeneinander. Dagegen treten bei den reziproken Verbindungen das ebenfalls 72-chromosomigen Bastards *D. lanata* $\times$ *lutea* (HAASE-BESSELL 1921) eine wechselnde aber immer geringe Anzahl von Paaren auf. Wir haben es hier also mit einem Seitenstück zu dem Verhalten gewisser Schmetterlingsbastarde zu tun, bei welchen die Affinität der artfremden Chromosomen sehr gering ist (FEDERLEY 1916, S. 3). Einen totalen Verlust der Affinität zeigt, wie bekannt, häufig der Bastard *Pygaera anachoreta* $\times$ *curtula* (FEDERLEY 1913). Wie soeben erwähnt, kommt dieselbe Erscheinung bei *Papaver atlanticum* $\times$ *dubium* vor.

Alle die oben aufgeführten Bastarde verschiedenchromosomiger Eltern haben das Gemeinsame, dass die numerischen Verhältnisse der Chromosomen während der Reduktionsteilung der nun wohl ausnahmslos anerkannten Auffassung von dem Zustandekommen der Konjugation zwischen den homologen paternellen und maternellen Chromosomen nicht das geringste Hindernis in den Weg legen. Inbetreff gewisser von diesen Fällen (besonders gewisser *Hieracium*-Bastarde, *Papaver somniferum* $\times$ *orientale*, der späteren Generationen der *Triticum*-Bastarde, vgl. auch unten einige *Rosa*-Bastarde) ist man sogar gezwungen, diesen Schluss zu ziehen. Indessen sind neulich ein paar Fälle beschrieben worden, wo die Paarung zwischen den von derselben Gamete gelieferten Chromosomen vor sich gehen soll.

Bei einem der von Frau HAASE-BESSELL (1921) untersuchten *Digitalis*-Bastarde, *D. lutea* $\times$ *micrantha*, der von *lutea* 48, von *micrantha* 24 Chromosomen erhalten hat, »tritt der unerwartete Fall ein, dass sich in der Diakinese 36 gut konjugierende Chromosomenpaare zeigen. Die heterotypen Teilungen selbst gehen verhältnismässig gut von statten, wenn es auch oft nachklappende Chromosomen gibt. Die sichtbare Degeneration setzt nach der Spezialzellenbildung ein, ist dann aber schnell vollständig. Ich habe gerade hier sehr viele Zählungen vorgenommen, da mir das Resultat überraschend kam, ich vielmehr das Droseraschema mit 24 Chromosomenpaaren und 24 Einzelchromosomen erwartete.« Da dieses der erste Fall ist, wenigstens innerhalb des Pflanzenreiches, wo man auf Grund der Zahlenverhältnisse der hybriden Chromosomen-garnitur gezwungen ist, anzunehmen, dass beide Paarlinge einiger (hier 12) Gemini von derselben Gametenzelle mitgebracht wurden, muss man der Hoffnung Ausdruck geben, dass die Verfasserin, die eine Fortsetzung ihrer Untersuchungen in gerade dieser Frage in Aussicht stellt, in Zukunft diesen Fall durch grössere und deutlichere Bilder beleuchten wird.

Im demselben Jahre (1921) erschien auch eine Arbeit von BREMER über die Zytologie zahlreicher *Saccharum*-Rassen. Der Verfasser hat u. a. bei mehreren Individuen der Kreuzung *S. officinarum* $\times$ *spontaneum* eine aus ungefähr 68 Gemini bestehende Chromosomengarnitur getroffen. Diese Zahl war

nicht die erwartete, denn die haploide Zahl der ersteren Spezies ist laut seiner Angabe 40 und diejenige der letzteren 56 (vgl. KUWADA 1919, S. 35, der für beide Arten die somatische Zahl 68 angibt). Um die Chromosomenzahl des Bastards zu erklären, nimmt BREMER an, dass die 40 *officinarum*-Chromosomen sich durch eine in der Zygote stattgefundene Längsteilung verdoppelt haben. Die durchgängige Konjugation während der Reduktionsteilung ist nach dem Verfasser vermutlich auf die Weise vor sich gegangen, dass sich die 56 *sontanum*-Chromosomen mit einer gleichgrossen Anzahl *officinarum*-Chromosomen gepaart, und dass sich die übrigen 24 *officinarum*-Chromosomen zu 12 Paaren vereinigt haben. Bei dieser Annahme entsprechen die konjugierenden Chromosomen jedoch nicht verschiedenen ganzen *officinarum*-Chromosomen, sondern durch Spaltung der letzteren entstandenen Geschwisterchromosomen. Dieser Fall, der von BREMER mit dem von WINGE (1917) beschriebenen hypothetischen «indirect chromosome union», verglichen wird, ist auf Grund dieser Deutung dem bei *Digitalis* beschriebenen Fall nicht völlig analog. Es erscheint immerhin eigentümlich, dass nur ein Teil und nicht alle Chromosomen sich in der Zygote teilen.

Bei den untersuchten *Rosa*-Bastarden verschiedenchromosomiger Eltern scheint fast überall die Neigung der Chromosomen sich zu Paaren zu vereinigen stark ausgeprägt zu sein. In keinem einzigen Fall jedoch überschreitet die Anzahl der Gemini diejenige Zahl, die man auf Grund der Annahme, dass nur Chromosomen verschiedener Gameten konjugieren, zu erwarten berechtigt ist. Die Bindungsverhältnisse bei allen diesen hybriden Formen sprechen also zu Gunsten der Deutung ROSENBERG's von der Affinität bei *Drosera*. Die Zahlenverhältnisse der Chromosomengarnituren bei zwei von diesen Bastardgruppen liefern jedoch ebenso wenig wie eine Reihe der oben angeführten Fälle einen positiven Beweis dafür, dass die Paarung wirklich auf diese Weise vor sich gegangen ist. Ich denke dabei an die triploiden Bastarde des Typus $7_{II} + 7_I = 21$ oder an die pentaploiden des Typus $14_{II} + 7_I = 35$. Die ersteren können, was die numerische Beschaffenheit ihrer Chromosomengarnituren betrifft, z. B. mit *Drosera* und *Morus* verglichen werden, die letzteren haben genau dieselbe Anzahl gepaarter und ungepaarter Chromosomen wie die F_1 -Generation der oben erwähnten *Triticum*-Kreuzungen.

Hingegen scheint mir die Zusammensetzung der Chromosomengarnituren bei den Bastarden zwischen der *Canina*-Sektion angehörnden Arten einerseits und tetraploiden Spezies verschiedener anderer Gruppen andererseits nur eine einzige Deutung zuzulassen, nämlich dass die Konjugation zwischen den artfremden Chromosomensätzen stattfindet. Die betreffenden Bastarde sind *dumetorum* $\times$ *gallica*, *rubiginosa* $\times$ *gallica*, *canina* $\times$ *pimpinellifolia*, *canina* $\times$ *pendulina* und *tomentosa* $\times$ *pimpinellifolia*. Die Chromosomenzahl bei allen diesen Hybriden ist 42 ($2 \times$). Zu dieser Zahl haben in eines jeden der aufgeführten Verbindungen die ersteren, d. h. die der *Canina*-Sektion angehörigen mit 28 Chromosomen, und die letzteren mit 14 Chromosomen beigetragen. Die *Caninae*-Spezies stellen die Mutterpflanzen dar, denn nur die weibliche Gamete dieser Rosen kann eine so hohe Chromosomenzahl besitzen ($\frac{4}{5}$ der somatischen Zahl, siehe S. 220). Von besonderem Interesse ist hierbei die Beobachtung, dass von diesen 28 Chromosomen bei der Reduktionsteilung der Mutterarten

21 Chromosomen immer als univalent auftreten ($7_{II} + 21_I = 35$). Es findet also bei den Mutterarten niemals eine Konjugation zwischen den Chromosomen dreier vollständiger 7er Sätze statt. Wird aber eine solche Spezies von einer 14-chromosomigen männlichen Gamete einer ganz anderen, wie es scheint beliebigen Art befruchtet, so entstehen bei dem Bastard 14 Doppelchromosomen; die Geminizahl der Mutterart beträgt aber nur 7. Von den 14 Chromosomen der befruchtenden Spezies werden also zwei 7er Sätze gebunden, obgleich nur einer derselben bei der Mutter selbst gepaart werden kann. In diesem Fall scheint also die Abstammung von der fremden Gameten über die Paarung zu entscheiden und nicht die vollkommenere Homologie, die wohl eher bei den verschiedenen 7er Sätzen der Mutter zu finden ist. Auch bei den Bastarden zwischen verschiedenen *Caninae*-Spezies tritt uns dieselbe Erscheinung entgegen. Die Geminizahl kann nämlich bei solchen Bastarden über die gewöhnliche 7er Zahl erhöht werden, was auf die Paarung der überschüssigen Chromosomen der männlichen Gamete mit sonst univalenten Chromosomen der Mutter zurückzuführen ist (vgl. oben *Hieracium excellens* $\times$ *aurantiacum*). Diese beiden Gruppen hybrider Rosen sind also von dem Typus $(x + y + n) \times (x + y)$, wo x immer 7 beträgt. Bei der ersteren Gruppe (z. B. *tomentosa* $\times$ *pimpinellifolia*) ist auch $y = 7$; n beträgt aber 14. Die Chromosomengarnitur ist also $14_{II} + 14_I = 42$. Bei den Rosen der zweiten Gruppe ist y eine wechselnde Zahl. Dass Chromosomen, die bei einer Form univalent auftreten, von homologen Chromosomen einer anderen gebunden werden können, wurde zuerst von FEDERLEY (1913) nachgewiesen. Bei dem primären Schmetterlingsbastard *Pygaera anachoreta* $\times$ *curtula* treten nämlich während der Reduktionsteilung gewöhnlich nur univalente Chromosomen auf, aber wird dieser Bastard mit *anachoreta* rückgekreuzt, entstehen 30 Gemini, die aus den homologen *anachoreta*-Chromosomen beider Eltern gebildet sind.

Wir kommen nun zu den Chromosomengarnituren der *Caninae* selbst. Wie ist das regelmässige Auftreten bivalenter und univalenter Chromosomen in geraden Vielfachen von 7 zu erklären? Ich habe schon in meiner vorläufigen Mitteilung die Ansicht ausgesprochen, dass dieses Verhalten nicht auf andere Weise erklärt werden kann, als dass diese Rosen hybriden Ursprungs sind. Es gibt keine normalen »reinen Arten« mit solchen Chromosomengarnituren. Dagegen zeigen die oben angeführten Fälle von zytologisch untersuchten Bastarden verschiedenchromosomiger Eltern, dass solche Chromosomengarnituren gerade für Bastarde dieses Typs als charakteristisch angesehen werden können. Eigentlich kann nach dem Aussehen dieser Garnituren zunächst nur gefolgert werden, dass die befruchtenden Gameten verschiedenchromosomig waren. Welche Chromosomenzahlen besaßen nun diese Gameten? Geleitet von unserer Kenntnis der Bindungsverhältnisse bei den sicheren Bastarden dieses Typs können wir diese Frage unschwer beantworten. Oben wurde gezeigt, dass bei den meisten untersuchten derartigen Bastarden sämtliche Chromosomen, die von der einen Gamete mitgebracht wurden, mit einer gleichgrossen Anzahl aus der anderen Gamete stammender Chromosomen konjugieren. Da bei einem Teil dieser Bastarde die Affinität stark vermindert war, erübrigt hier nochmals zu erwähnen, dass die zahlreichen untersuchten *Rosa*-Bastarde sich fast durchgängig durch eine starke gegenseitige Affinität der artfremden Chromosomen

auszeichneten. Aus dem konstanten Auftreten von 7 Gemini bei allen *Caninae*-Rosen folgere ich also, dass die eine bei der Erzeugung solcher Rosen beteiligte Gamete 7 Chromosomen besass. Die andere Gamete muss dann entweder 21, oder 28, oder aber 35 Chromosomen gehabt haben, je nachdem von welchem der drei Typen der Chromosomengarnituren die Rede ist. Im ersten Falle entstand die Garnitur $7_{II} + 14_I = 28$ (z. B. *pomifera*), im zweiten Falle $7_{II} + 21_I = 35$ (z. B. *canina*) und im dritten Falle $7_{II} + 28_I =$ (z. B. *fungisilli*). Dass diese verschiedenchromosomigen Gameten auch von verschiedenchromosomigen Formen, wahrscheinlich Spezies, produziert wurden, wird im Kap. 3 auseinandergesetzt werden.

Die in der obigen Darstellung besprochenen Bastarde verschiedenchromosomiger Eltern werden in dem Schema auf S. 261 nach dem Grade der Affinität eingeteilt. Diejenigen Fälle, wo alle von der einen Gamete mitgebrachten Chromosomen mit derselben Anzahl Chromosomen der anderen Form konjugieren, werden wie bisher als *Drosera*-Schema bezeichnet, und die betreffenden Bastarde droseroid genannt. Die nächste Affinitätsstufe wird als *Hieracium boreale*-Schema angesprochen; bei dieser triploiden apogamen Form ist die Affinität mehr oder weniger stark herabgesetzt und die Anzahl der Gemini schwankt in verschiedenen PMZ. Für die letzte Gruppe ist ein totaler Verlust der Affinität bezeichnend. Da das bekannteste Beispiel eines solchen Bastards die Schmetterlingskreuzung *Pygaera anachoreta* $\times$ *curtula* sein dürfte, konnte der Fall *Pygaera*-Schema benannt werden. Es dürfte überflüssig sein, ausdrücklich hervorzuheben, dass ein Bastard selten einem dieser Typen ganz angehört, denn die Affinität erweist sich ja häufig in verschiedenen Zellen verschieden stark. Bei dem soeben erwähnten *Pygaera*-Bastard können z. B. in einigen Zellen vereinzelte Chromosomenpaare auftreten.

Ich bin oben nicht auf die Bindungsverhältnisse derjenigen apogamen Pflanzen eingegangen, die in zytologischer Hinsicht mit Bastarden verschiedenchromosomiger Keimzellen vergleichbar sind. Sichere Fälle solcher apogamer Pflanzen sind die triploiden *Archieracium*-Formen (ROSENBERG 1917) mit der Chromosomenzahl 27 ($2 \times$) und die ebenfalls triploiden *Erigeron annuus* ($2 \times = 27$) und *Eupatorium glandulosum* ($2 \times = 51$), die beiden letzteren von HOLMGREN (1920) beschrieben. Auch einige der aposporen *Hieracium*-Rassen müssen durch die Vereinigung verschiedenchromosomiger Gameten entstanden sein (ROSENBERG 1917). Ob *Taraxacum albidum* (OSAWA 1913) und die von CARANO (1920) und TAHARA (1921) untersuchten *Erigeron*-Formen dieser Kategorie anzuschliessen sind, geht aus den Chromosomengarnituren dieser Pflanzen nicht klar hervor. Was die erstgenannten sicheren Fälle anbetrifft, so finden wir bei ihnen ebenso wie bei den sexuellen Hybriden verschiedene Affinitätsstufen repräsentiert. Die aposporen Hierazien (Untergattung *Pilosella*) unterscheiden sich, wie ROSENBERG hervorhebt, wesentlich von den apogamen Formen derselben Gattung durch die sehr starke gegenseitige Affinität der Chromosomen. Bei den apogamen Archierazien ist nämlich die Affinität mehr oder weniger abgeschwächt oder auch, und zwar in der Regel, ganz verloren gegangen. Dieses gilt nach ROSENBERG auch für die tetraploiden Archierazien. Bei *Erigeron annuus* treten nach HOLMGREN nur wenige Chromosomenpaare auf, und bei *Eupatorium glandulosum* in den weitaus meisten Fällen gar keine. Siehe weiter das Schema S. 261.

Über das Verhalten der univalenten Chromosomen während der meiotischen Teilungen.

In der zytologischen Litteratur der letzten Jahre über hybride und apogame Pflanzen ist der Analyse der bei solchen Pflanzen während der Meiosis sehr häufig auftretenden »Unregelmässigkeiten« wachsende Aufmerksamkeit zugewandt worden. Besonders hat man es sich angelegen sein lassen, das Verhalten der Chromosomen während der verschiedenen Teilungsphasen zu studieren. Von besonderem Gewicht ist in dieser Hinsicht die 1917 von ROSENBERG veröffentlichte Arbeit »Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*«. Sehr eingehend hat auch HOLMGREN (1919) die meiotischen Vorgänge bei zwei apogamen Kompositen geschildert. Da in diesen Publikationen die ältere einschlägige Litteratur zusammengestellt ist, verzichte ich hier auf eine ausführliche Besprechung der letzteren. Ich werde mich darauf beschränken, dem hier mitgeteilten Schema einige Kommentare beizufügen.

Das auf S. 261 dargestellte Schema gibt eine Gruppierung der verschiedenen Arten von Unregelmässigkeiten, die man beim Studium der ersten meiotischen Teilung bei solchen Pflanzen gefunden hat, die durch die Vereinigung verschiedenchromosomiger Keimzellen entstanden sind. Dieser Einteilung sind zwei der für den Charakter dieser Teilungen am meisten entscheidenden Faktoren zu Grunde gelegt worden, nämlich der Affinitätsgrad und der Einfluss, dem die univalenten Chromosomen seitens derjenigen Kräfte ausgesetzt sind, welche auf die in der Äquatorialregion der Spindel befindlichen Chromatinelemente spaltend wirken. ROSENBERG (1917) lenkt die Aufmerksamkeit auf den Umstand, dass die Lage der Einzelchromosomen in der Spindel dabei den Ausschlag zu geben scheinen. Wenn sie im Äquator liegen, werden sie, wie die Doppelchromosomen, halbiert, liegen sie dagegen ausserhalb der Äquatorplatte, so werden sie als ganze Chromosomen nach den Polen geführt. Andere Vorgänge, die der Reduktionsteilung solcher Formen ihren Stempel aufdrücken, wie z. B. das definitive Zurückbleiben ungepaarter Chromosomen in der Spindel und die davon bedingte Entstehung von Zwergkernen sind dagegen in dem Schema nicht berücksichtigt worden. Mit drei verschiedenen Graden von jeder der beiden hier berücksichtigten Erscheinungen wird im Schema gerechnet. Die mittlere horizontale und vertikale Reihe umfasst selbstverständlich nur Übergänge zwischen den extremen Typen. Wie aus dem Schema ersichtlich, können die Verhältnisse bei ein und derselben Pflanze sich verschieden gestalten (vgl. *Papaver atlanticum* $\times$ *dubium*). ROSENBERG (1917, S. 191) und HOLMGREN (1919, S. 74) haben Fälle hervorgehoben, wo der Verlauf der ersten Teilung in den peripheren Blüten der Köpfchen in etwas anderer Weise, als in den mittleren, vor sich ging. Aber es kann auch eintreffen, dass in demselben Pollenfach befindliche, benachbarte PMZ sich in bezug auf die Bindung und das Verhalten der Einzelchromosomen ein wenig verschieden verhalten. Das oberste linke Quadrat des Schemas enthält denjenigen Typus, der einer regelmässigen heterotypen Teilung am meisten nahe

kommt, während das diametral entgegengesetzte solche Fälle aufnimmt, die mit einer gewöhnlichen somatischen Teilung verglichen werden können. Das Schema führt nur solche Fälle an, für welche präzise Angaben in den uns interessierenden Richtungen vorliegen. Einige andere Fälle werden unten erwähnt. Die verschiedenen Typen sind nach dem ersten der beschriebenen typischen Fälle benannt. Es ist aber selbstverständlich, dass die meiotischen Vorgänge nicht bei z. B. allen *Triticum*-Bastarden von dem *Triticum*-Typ zu sein brauchen; die heterotype Teilung in den PMZ der *Caninae*-Rosen ist nicht vom *Rosa*-Typ sondern vom *Triticum*-Typ. Die Benennung selbst ist ja gleichgültig, wenn nur festgestellt wird, was die einmal gewählten Typenbenennungen bezeichnen.

Den *Drosera*-Typus findet man bei *Drosera longifolia* $\times$ *rotundifolia* (ROSENBERG 1909), bei den von OSAWA (1920) beschriebenen triploiden *Morus*-Mutanten, bei einer Rasse von *Ananas sativus* (HEILBORN 1921 b) und bei einer triploiden Form von *Rosa chinensis* (oben S. 159). Es ist möglich, dass die triploiden *Oenothera*-Bastarde diesen Fällen zuzurechnen wären, aber, wie oben bemerkt, haben GATES (1909) und GEERTS (1911) von einander abweichende Angaben über die Chromosomenaffinität bei diesen Formen gemacht.

Der *Rosa*-Typ ist oben S. 212, wie auch in meiner vorläufigen Mitteilung (1920) beschrieben. Ich habe S. 220 darauf aufmerksam gemacht, dass eine ähnliche eigentümliche Verteilung der Chromosomen wahrscheinlich in Ausnahmefällen auch bei gewissen anderen untersuchten Pflanzen zu finden sein dürfte. In den EMZ der Rosen der *Canina*-Sektion ist dieser Teilungsmodus der am häufigsten vorkommende.

Der hier als *Erigeron*-Typus bezeichnete Teilungsverlauf wurde 1919 von HOLMGREN bei dem apogamen *Erigeron* cfr. *annuus* gefunden. Im Diakinese-stadium wurden bei dieser 27-chromosomigen Form 3—5 Gemini beobachtet. Bisweilen kommen Metaphasen vor, die überhaupt keine Bindung zeigen. Der *Erigeron*-Typus geht also bei dieser Form in den semiheterotypen über. Bei *Hieracium laevigatum* und *lacerum* (ROSENBERG 1917) ist dagegen die Semiheterotypie die Regel, aber es kommen auch PMZ vor, bei denen eine schwache Affinität zum Ausdruck kommt (S. 202). Bei *Papaver atlanticum* $\times$ *dubium* (LJUNGDAHL 1922) weisen die meisten PMZ eine schwache Affinität auf. In ähnlicher Weise verhält sich *Digitalis lanata* $\times$ *lutea* (HAASE—BESSELL 1921). In dieser Gruppe gehört vielleicht der *Chrysanthemum*-Bastard «Shasta Daisy» (TAHARA 1921); die in den heterotypen Platten beobachtete Schwankung der Chromosomenzahl könnte nämlich auf eine schwankende Affinität zurückzuführen sein. Die Anaphase wird nicht beschrieben; TAHARA scheint jedoch anzunehmen, dass die Form sich in bezug auf das Verhalten der Univalenten wie der *Drosera*-Bastard verhält. Es dürfte nicht ausgeschlossen sein, dass auch bei *Taraxacum albidum* (OSAWA 1913, vgl. Fig. 56) der Teilungsverlauf zuweilen nach dem *Erigeron*-Typ erfolgt.

Die semiheterotype (halbheterotypische) Teilungsart wurde von ROSENBERG (1917) für *Hieracium laevigatum* und *lacerum* beschrieben und als der bei den untersuchten Archierazien am häufigsten vorkommende Typus bezeichnet. ROSENBERG ist der Meinung, dass diese Modifikation der Reduktionsteilung, nach Figuren und Angaben in älteren Arbeiten zu urteilen, auch bei

Alle Univalenten gehen als ganze Chromosomen nach den Polen	Ein Teil der Univalenten werden auf die Pole verteilt, ein anderer Teil im Äquator gespalten	Alle Univalenten werden im Äquator gespalten und ihre Spalthälften wandern nach entgegengesetzten Polen
Starke Affinität: Drosera-Schema	Alle Univalenten gehen nach dem einen Pol: Rosa-Typ EMZ der <i>Caninae</i> Rosen Die Univalenten werden auf beide Pole verteilt: Drosera-Typ <i>Drosera long. X rotundif.</i> Triploide <i>Morus</i>-Mutanten <i>Ananas sativus</i> (Eine Rasse) Triploide Form der <i>Rosa chinensis</i> EMZ der <i>Caninae</i>-Rosen (selten)	Pilosella-Typ <i>Hieracium</i> (Untergatt. <i>Pilosella</i>) <i>Rosa centifolia major</i> <i>Rosa nutkana</i> X <i>pendulina</i> <i>Papaver somniferum</i> X <i>orientale</i> (selten) Triticum-Typ Pentaploide <i>Triticum</i>-Bastarde <i>Caninae</i>-Rosen (PMZ) <i>Caninae</i> X normale, tetraploide Spezies <i>Papaver somniferum</i> X <i>orientale</i> <i>Hieracium excellens</i> (Grenzfall) <i>Pygaera</i> (<i>anachoreta</i> X <i>curtula</i>) X <i>anachoreta</i>
Schwache Affinität: Hieracium boreale-Schema	Erigeron-Typ <i>Erigeron annuus</i> nach HOLMGREN <i>Papaver atlanticum</i> X <i>dubium</i> <i>Digitalis lanata</i> X <i>lutea</i> <i>Archieracium</i> (selten)	Hieracium boreale-Typ <i>Hieracium boreale</i> <i>Rosa coriif.</i> * <i>Matsonii</i> X <i>glauca</i> * <i>contracta</i> Viele Schmetterlingsbastarde
Keine Affinität: Pygaera-Schema	Semiheterotypie <i>Hieracium laevigatum</i> und <i>lacerum</i> <i>Papaver atlanticum</i> X <i>dubium</i> <i>Digitalis lutea</i> X <i>purpurea</i> <i>Saccharum officinarum</i> (Eine Rasse) <i>Taraxacum albidum</i>? Apyrene Spermien von Schmetterlingen	Durchgängige Äquationsteilung Indirekt nach der Bildung einer semiheterotypen Spindel nach einem Kontraktionsstadium Direkt <i>Houttynia cordata</i> <i>Taraxacum albidum</i> <i>Hieracium pseudoillyricum</i> <i>Eupatorium glandulosum</i> EMZ der Apogamen <i>Pygaera anachoreta</i> X <i>curtula</i> <i>Hieracium laevigatum</i> und <i>lacerum</i> <i>Papaver atlanticum</i> X <i>dubium</i>

Die Affinität und das Verhalten der univalenten Chromosomen während der ersten Teilung.

anderen apogamen Pflanzen, z. B. *Taraxacum albidum* (OSAWA 1913, Fig. 57) vorkommen dürfte. Dass sich aber auch bei sexuellen Bastarden ähnliche Vorgänge abspielen können, geht aus der neuesten Litteratur hervor. Bei *Papaver atlanticum* $\times$ *dubium* (LJUNGDAHL 1922) erinnern die Teilungsvorgänge in verschiedenen Beziehungen stark an diejenigen der genannten *Hieracium*-Spezies. Im allgemeinen finden sich in später Diakinese 3—5, zuweilen mehr Chromosomenpaare, aber in gewissen Fällen bleibt die Affinität aus, und die Teilung wird demnach semiheterotyp. Nach BREMER (1921, S. 58) kann bei einer kultivierten *Saccharum officinarum*-Rasse, Groen Duitsch Nieuw Guinea, die heterotype Teilung in gewissen Fällen nach demselben Schema erfolgen. Auch die bei *Digitalis lutea* $\times$ *purpurea* (HAASE—BESSELL 1916) vorkommende Teilungsart kann als semiheterotyp bezeichnet werden. Nach ROSENBERG (1917, S. 203) scheint es, »als ob die Kernteilungen, die zur Bildung der sog. apyrenen Spermien der Schmetterlinge führen, noch dem halbheterotypischen Schema folgten (vgl. z. B. FEDERLEY [1913], Fig. 58)«.

Der *Pilosella*-Typ unterscheidet sich von dem *Drosera*-Typ nur dadurch, dass einige der univalenten Chromosomen im Äquator gespalten, und ihre Hälften als verspätete Chromosomen nach den Polen geführt werden. Bei zahlreichen *Hieracium*-Formen der Untergattung *Pilosella* wurde ein derartiges schwankendes Verhalten der Einzelchromosomen von ROSENBERG (1917) festgestellt. Ähnliche Teilungsbilder habe ich bei *Rosa centifolia major* und *R. nutkana* $\times$ *pendulina* gesehen (vgl. oben S. 164 und S. 221).

Bei dem triploiden und apogamen *Eupatorium glandulosum* beobachtete HOLMGREN (1919) alle Übergänge zwischen der semiheterotypen und der rein äquationellen Teilung. Doch wurde keine echte Semiheterotypie hier getroffen, denn einige der 51 Chromosomen erfuhren immer eine Spaltung. Eine solche Halbierung einiger Chromosomen kann auch in den sonst semiheterotypen Spindeln bei *Papaver atlanticum* $\times$ *dubium* (LJUNGDAHL 1922) erfolgen. Der häufigste Fall bei *Eupatorium* ist aber, dass die Mehrzahl der Chromosomen in der Äquatorialplatte gelangt und sich dort spaltet, während die übrigen ungeteilt nach den Polen gehen.

Bei beiden letzterwähnten Formen können Anzeichen einer schwachen Chromosomenaffinität zum Vorschein kommen. Bei *Eupatorium* war dies äusserst selten der Fall und zwar nur in peripheren Blüten (Fig. 17 f und g in der Arbeit HOLMGREN's).

Der *Triticum*-Typ wurde zuerst von KIHARA (1919) bei pentaploiden *Triticum*-Bastarden getroffen. Hier sind es 7 Einzelchromosomen, die sich regelmässig spalten, und die entstandenen Längshälften werden nach den Polen geführt. Bei den *Caninae*-Rosen (TÄCKHOLM 1920, BLACKBURN und HARRISON 1921, vgl. auch die Darstellung in dieser Arbeit) ist die Anzahl der sich im Äquator spaltenden Univalenten erheblich grösser, nämlich 14, 21 oder 28. Auch bei den Bastarden der *Caninae*-Rosen mit normalen tetraploiden Spezies verläuft die heterotype Teilung nach demselben Schema (siehe oben den Typus $14_{II} + 14_I = 42$; vgl. auch BLACKBURN und HARRISON (1921): *Rosa Sabina*). Bei dem Bastard *Papaver somniferum* $\times$ *orientale* (YASUI 1921, LJUNGDAHL 1922) spalten sich gewöhnlich sämtliche 10 Einzelchromosomen; mitunter werden aber einige derselben ungeteilt den Polen zugeführt. In gewissen Fällen

kann es auch bei den Pilosellen, z. B. bei *Hieracium excellens* (ROSENBERG 1917), eintreffen, dass alle ungepaarten Chromosomen schon in der ersten Teilung halbiert werden. Auch der Rückkreuzungsbastard *Pygaera (anachoreta × curtula) × anachoreta* (FEDERLEY 1913) gehört diesem Typus an.

Bei dem triploiden apogamen *Hieracium boreale* (ROSENBERG 1917) ist die Affinität erheblich abgeschwächt und alle ungepaarten Chromosomen spalten sich in vielen Fällen während des ersten Teilungsschritts. Indessen gibt es bei dieser Form auch PMZ, wo Gemini überhaupt nicht zu sehen waren. Solche Fälle leiten zum folgenden Typ über. In anderen Fällen wurden nicht alle univalenten Chromosomen im Äquator gesammelt, und die Längsspaltung der letzteren wurde daher auch nicht zur Trennung der Spalthälften gebracht. Bei *Rosa coriifolia* **Matssonii* × *glauca* **contracta* (vgl. oben S. 235) tritt gleichfalls nur eine geringe Anzahl von Gemini auf, und die Univalenten erfahren im Äquator eine regelmässige Spaltung. Nach diesem Schema erfolgt die heterotype Teilung bei den meisten beschriebenen Schmetterlingsbastarden, in gewissen Fällen sogar bei dem bekannten Bastard *Pygaera anachoreta × curtula*, bei welchem jedoch in Regel die Chromosomenaffinität ganz aufgehoben ist.

Eine reine Äquationsteilung kommt in dem EMZ der apogamen Pflanzen vor. Dass derselbe Vorgang auch in PMZ erfolgen kann, wurde zuerst bei *Houttuynia cordata* (SHIBATA und MIYAKE 1908) konstatiert. Auch bei einigen anderen apogamen Pflanzen wurde dieselbe Teilungsart in den PMZ beobachtet, nämlich bei *Taraxacum albidum* (OSAWA 1913), *Hieracium pseudoillyricum* (ROSENBERG 1917) und *Eupatorium glandulosum* (HOLMGREN 1917). Gewöhnlich erfolgt in diesen Fällen keine homotype Teilung. Bei dem Schmetterlingsbastard *Pygaera anachoreta × curtula* dagegen wird auch der zweite Teilungsschritt durchgemacht.

Bei *Hieracium laevigatum* und *lacerum* hat ROSENBERG (1917) einige eigentümliche Abänderungen des semiheterotypen Schemas beschrieben, die dadurch charakterisiert sind, dass nicht die heterotype, sondern nur die homotype Teilung ausgeführt wird. Entweder wird zuerst eine semiheterotype Spindel gebildet, »die Chromosomen werden aber nicht nach den Polen geführt, sondern die Spindelfigur wandelt sich in einen Kern um, wo die Chromosomen eine Längsspaltung beginnen, also eine Art Interkinese, um später in die homotype Teilung überzugehen«; oder auch tritt der Kern aus der Diakinese direkt ohne Spindelbildung durch ein Kontraktionsstadium in die Interkinese über. Ähnliche Vorgänge finden auch bei *Papaver atlanticum × dubium* (LJUNGDAHL 1922) statt. Nach ROSENBERG (1917, S. 203—205) dürfte die von JUEL (1905), SCHKORBATOW (1909) und OSAWA (1913) gegebenen Darstellungen über die Teilung der EMZ bei apogamen *Taraxaca* in der Art gedeutet werden können, dass auch hier ein ähnlicher Entwicklungsverlauf vorliegt. CARANO (1920) macht selbst darauf aufmerksam, dass die erste Spindelfigur in EMZ bei dem partiell apogamen *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* ein semiheterotypes Aussehen hat.

Ausser den oben angeführten Fällen sind noch viele andere beschrieben, wo während des ersten Teilungsschritts univalente Chromosomen auftreten, die entweder als ganze Chromosomen auf die Pole verteilt oder im Äquator gespalten werden. Diese Erscheinung kommt z. B. bei Pflanzen vor, bei welchen

die Affinität innerhalb einer sonst mehr oder weniger regelmässigen Chromosomengarnitur partiell abgeschwächt ist, sowie auch bei hyperploiden Pflanzen. Ich werde hier nicht auf alle diese Fälle eingehen; ich habe schon oben (S. 250) mehrere Beispiele der ersten Kategorie erwähnt: eine hyperploide Pflanze, die ähnliche Teilungsbilder zeigt, ist *Oenothera lata* (GATES 1915).

Der Verlauf der homotypen Teilung stellt sich in der Regel als weniger kompliziert heraus. Diejenigen von den univalenten Chromosomen, die in der ersten Teilung als ganze Chromosomen den Tochterkernen einverleibt wurden, teilen sich nämlich, soweit bekannt ist, sehr regelmässig während der homotypen. Der Grad der Unregelmässigkeit während des letzten Teilungsschritts ist daher nur vom Verhalten derjenigen Chromosomen abhängig, welche die Spalthälften, der in der heterotypen Teilung halbierten Einzelchromosomen darstellen. Diese werden jetzt entweder nur auf die Pole verteilt, oder auch führen sie im Äquator eine neue Spaltung aus, wonach ihre Längshälften als verspätete Chromosomen nach den Polen gehen. ROSENBERG (1917) hat über dieses verschiedene Verhalten der Abkömmlinge der Univalenten während der homotypen Teilung in bezug auf die Hierazien ausführlich berichtet. Als Beispiele des erstgenannten Vorgangs mögen hier nur die pentaploiden *Triticum*-Bastarde (KIHARA 1919) und *Papaver somniferum* $\times$ *orientale* (YASUI 1921, LJUNGDAHL 1922), und als Beispiel des letztgenannten Typus die *Caninae*-Rosen genannt werden.

Kap. 2. Über die apomiktische Fortpflanzung der *Caninae*-Rosen.

Dass die *Canina*-Sektion denjenigen polymorphen Verwandtschaftskreisen zuzuzählen ist, in welchen apomiktische Samenbildung vorkommt, kann nach den während des letzten Jahrzehnts ausgeführten experimentellen Untersuchungen nicht bezweifelt werden. Auch andere Umstände, namentlich die in der Natur beobachtete und durch Kulturversuche nachgewiesene Konstanz sogar sehr unbedeutender Merkmale bei den Kleinspezies dieser Sektion, sind als Beleg für diese Auffassung angeführt worden. Zu diesen Beweisen können noch diejenigen hinzugefügt werden, welche die zytologischen Verhältnisse dieser Formen liefern und welche ich als ganz unzweideutig bezeichnen muss. Meine Studien über die embryologischen Vorgänge sind noch nicht abgeschlossen.

Kastrationsversuche.

Nicht weniger als sechs verschiedene Forscher haben in grösserem oder geringerem Masse Kastrationsversuche an *Caninae*-Rosen vorgenommen. Das erste Experiment dieser Art stellte DINGLER (1906) mit *rubiginosa* an. Die behandelten Blüten brachten reichlich Samen hervor; doch hat DINGLER selbst das Resultat nicht als völlig gesichert bezeichnen wollen. LUNDSTRÖM

(1909) wählte als Versuchsobjekte zwei der im Bergianschen Garten wildwachsenden Sträucher, der eine der *coriifolia*, der andre der *glauca* angehörend (beide Individuen sind von mir in zytologischer Hinsicht untersucht). Der Versuch ergab ein positives Resultat, indem die Nüsschen, die in den behandelten Blüten zur Ausbildung kamen, in typischer Weise ausgebildete Embryonen enthielten. Die Versuchsmassregeln bei LUNDSTRÖM's Experiment sind jedoch von MATSSON (1912) kritisiert worden.

MATSSON (1912) selbst hat mit sehr gutem Erfolge Kastrationsversuche an mehreren der *R. coriifolia* und *glauca* angehörenden Formen vorgenommen, über die er in seiner inhaltsreichen Arbeit berichtet. Die kastrierten Blüten lieferten im allgemeinen einen hohen Prozentsatz wohlausgebildeter Nüsschen, und zwar in mehreren Fällen einen ebenso hohen wie derjenige, der bei Selbstbefruchtung erhalten wird. Die höchsten Zahlen waren 78 % und 71,7 %, die niedrigsten 6,7 % und 7,3 %. Dass solche ohne Befruchtung erzeugte Samen auch keimfähig waren, bewies MATSSON durch Aussaatsversuche. »Die Aussaat der so erhaltenen, voll entwickelten Samen hat ungefähr dieselbe Prozentzahl Pflanzen ergeben, wie andere Aussaat, obgleich diese Prozentzahl in allen Fällen sehr niedrig ist.« Mit einer der Formen, die nach der Kastrierung keimfähige Samen hervorbrachte, nämlich *R. coriifolia* **Matssonii* var. *firmula* — übrigens gerade die, welche beim Experiment die höchste Prozentzahl (78 %) wohlausgebildeter Nüsschen aufwies — wurden auch Hybridisierungsversuche unternommen. Dabei erwies es sich, dass dasselbe Individuum auch imstande war, nach Fremdbestäubung Speziesbastarde zu liefern. Aus diesem Umstande hat MATSSON den Schluss gezogen, dass bei diesen Rosen derjenige Typus apomiktischer Samenbildung vorliegen müsse, den ROSENBERG bei den partiell apomiktischen (aposporen) Pilosellen nachgewiesen hat.

Noch umfassendere Kastrationsversuche sind von SCHWERTSCHLAGER (1915) vorgenommen worden. Über das Resultat dieser Experimente schreibt er unter anderem: »Meine Versuche beweisen auch, wie dies analog R. MATSSON gefunden hat, dass zuweilen bei absoluter Verhinderung jeder Bestäubung in der Fruchtblöcher fertile Nüsschen sich entwickeln. Ich vermochte dies zu zeigen an Vertretern der Arten *R. pomifera*, *rubiginosa*, *micrantha*, *elliptica*, *agrestis*, *canina*, *glauca*« (S. 15). Er fand jedoch, dass die Bildungsenergie der nicht-sexuelle Nüsschen enthaltenden Scheinfrüchte stets hinter jener von befruchteten Rezeptakeln zurückblieb. »Die Fruchtblöcher blieben kleiner, färbten sich später und enthielten, wenn es vorkam, eine sehr beschränkte Zahl von dann allerdings grossen kugeligen Nüsschen, gewöhnlich eines oder zwei, im Höchsthall, bei einer *R. agrestis* var. *pubescens* vier Stück.« In bezug auf die Prozentzahl vollentwickelter Nüsschen gaben demgemäss diese Versuche ein bei weitem nicht so gutes Resultat wie MATSSON's. Dies ist möglicherweise darauf zurückzuführen, dass die Blüten durch SCHWERTSCHLAGER's bei der Kastrierung vorgenommenen gewaltsameren operativen Eingriff Schaden genommen hatten; er trug nämlich gleichfalls die Narben und die obersten Partien der Griffel ab.

Die Versuche, die HARRISSON (1921) auf diesem Gebiet gemacht hat, fasst er folgendermassen zusammen: »From these experiments we perceive that at least, *Rosa mollis* var. *caerulea*, *R. rubiginosa* var. *comosa*, *R. rubiginosa*, hybrid Lucy Ashton and *R. glauca* var. *subcristata* are apomictical. All of the other

microgenes tested would seem, at first sight, to depend for their successful seeding on pollination either by means of their own sound microspores or by foreign pollen conveyed by insects. However, experiments carried out during 1920 prove that all our local rose microgenes examined, save *Rosa arvensis* and *R. pimpinellifolia*, are to some extent facultatively apomictical.» (S. 276.) Über das Kastrierungsergebnis bei *R. mollis* var. *caerulea* sagt er: «the fruit contained eight seeds on the average against 20 in the case of those pollinated normally,» aber «the two *Rubiginosae* supplied perfect seeds not differing widely in numbers from those flowers left exposed to chance pollination, self, insect, or otherwise.» (S. 275.)

In einer soeben erschienenen Schrift von HURST (1921) findet sich die Angabe: «this summer, flower of *R. laxa* Hort., *R. andegavensis* BAST., *R. gallica* L. and others, have produced normal fruits and seeds notwithstanding the entire removal of the stamens and stigmas at an early stage.» Die beiden erstgenannten Formen gehören den *Caninae* an; überraschend ist jedoch die Mitteilung, dass auch *R. gallica*, eine der Stammarten unserer Gartenrosen, sich in dieselben Weise verhalten sollte. HURST macht geltend, dass noch andere, von mir vorläufig als normalgeschlechtlich bezeichnete Rosen, fakultativ apomiktisch seien: «There are also many indications this year of facultative apomixis in other sections of the genus, especially in the selfed garden hybrids of *R. indica* LINDL., *R. damascena* HERRM. and *R. lutea* MILL. In this respect TÄCKHOLM's (1920) assumption that the tetraploid Roses showing all the chromosomes in paired condition in diakinesis have exclusively sexual reproduction, is not confirmed.» Diese Angabe, dass fakultative Apomixis auch innerhalb anderer *Rosa*-Sektionen vorkommt, ist sehr interessant. Da indessen bis jetzt noch keine genauere Mitteilung über diese Sache vorliegt, so habe ich auch in gegenwärtiger Arbeit die Bezeichnung »sexuelle Rosen« als bequemen Sammelnamen für alle Sektionen ausser *Caninae* angewandt.

Die Konstanz der äusseren Merkmale der Kleinspezies.

Rosenkenner, die nicht nur an trockenem Material, sondern in der Natur selbst die formenreichen *Caninae*-Rosen zum Gegenstand eingehender Studien gemacht haben, sind überrascht über die Konstanz, mit welcher die Merkmale einer Sippe, sogar in bezug auf sehr unbedeutende Differenzen, bei verschiedenen Individuen auftreten. Unter den schwedischen Rhodologen haben MATSSON und ALMQUIST diese Erfahrung überall gemacht, wo sie die *Rosa*-Vegetation genau studierten. ALMQUIST fasste in seiner ersten *Rosa*-Arbeit (1907) seine Beobachtung über diese Erscheinung in den Satz: Was für das Individuum völlig konstant ist, kann auch für die Elementarart, der es angehört, als völlig konstant angesehen werden (S. 67). MATSSON (1912) gibt seinen Erfahrungen auf diesem Gebiet folgendermassen Ausdruck: »Je länger ich meine *Rosa*-Studien betreibe, desto mehr wird es mir klar, dass die Formenbegrenzung in der Natur ausserordentlich scharf ist. Dieses trifft sogar für solche Fälle zu, wo es sich wohl nur um lokale Rassen handeln kann. Es kann recht schwierig sein, zu erforschen, welche Charaktere mit einander verknüpft sind und eine

Einheit bilden, und man kann leicht betreffs eines weniger ausgeprägten Typs einen Irrtum begehen, hat man aber einmal die erwähnte Charaktereinheit, ich möchte sagen das Merkmalsbündel festgestellt, so wird man geradezu frappiert durch die Treue, mit welcher dasselbe bei allen neuen dazugehörigen Individuen, die man antrifft, zusammengehalten wird« (S. 590—591).

Sowohl MATSSON wie ALMQUIST haben ferner gefunden, dass die Konstanz, der man in der Natur begegnet, bei Kulturversuchen bekräftigt wird. MATSSON (1912, S. 591) berichtet, dass er 300 bis 400 Individuen, die aus Samen aufgezogen waren und verschiedenen Formen angehörten, untersucht habe, und dass er fast ausnahmslos dieselbe Form wiedergefunden habe. Bei einem seiner Versuche erhielt er jedoch auch einige abweichende Individuen. Von diesen wird in einem anderen Zusammenhange die Rede sein (Kap. 5). Die meisten dieser Saat entsprossenen Individuen (42 von 47) gehörten jedoch derselben Sippe an, wie der Mutterstrauch, der eine *tomentosa*-Form war (siehe oben Nr. 262). ALMQUIST (1912) erwähnt auch, dass er als Resultat einer recht grossen Aussaat Individuen erhielt, die in jeder Beziehung das Abbild des Mutterstrauchs (einer *coriifolia*-Form) waren; nur eine einzige der Samenpflanzen unterschied sich von letzterem, und zwar auch nur in bezug auf die Zahnung der Blättchen.

Der in der Litteratur am ausführlichsten beschriebene Aussaatversuch mit einer *Caninae*-Rose ist derjenige, den DINGLER (1907) mit *R. canina* var. *atrichostylis* vorgenommen hat. DINGLER wollte gleichzeitig durch seinen Versuch die Konstanz der Merkmale erforschen, die diese Form charakterisieren, und eine Antwort auf die Frage nach der Wahrscheinlichkeit und Häufigkeit von Bastardierung in der freien Natur erhalten. Die erwählte Form eignete sich ganz besonders gut für diese Zwecke, da sie einerseits genügend charakteristische Merkmale besass, um in ihren Nachkommen sicher wiedererkannt zu werden, und andererseits doch wieder einer Formengruppe angehört, welche ausserordentlich stark variiert, und in der gleichzeitig über den systematischen Wert der Formen sehr verschiedene Ansichten herrschen; DINGLER charakterisiert die betreffende Sippe als eine im Habitus und einigen anderen Merkmalen zu *R. glauca* neigende Varietät von *R. canina*. »Diese Form findet sich in etwa einem Dutzend, meist stärkeren Sträuchern über einen mit Äckern, Ödland und Steinbrüchen bedeckten Gneisrücken in der Nähe Aschaffenburgs verbreitet und zwar in der bei weitem grössten Mehrzahl der Individuen in vollkommen identischer Erscheinung und ebensolchem Verhalten. In nächster Nähe des Versuchsstrauchs, nur wenige Schritte entfernt, wachsen stattliche alljährlich reich blühende Sträucher verschiedener *canina*-Varietäten, sowie zwei Sträucher von *R. tomentella* LEM. Wenige Schritte weiter finden sich Formen von *R. glauca* VILL., *R. tomentosa* SM. und *R. rubiginosa* L. und noch ein paar Schritte weiter von *R. micrantha*.« Die nächsten Individuen der betreffenden Form befanden sich dagegen erst in weit grösserem Abstände, mindestens 100 m. von dem Versuchsstrauch entfernt. Sämtliche Scheinfrüchte der letzteren, 435 Stück, wurden geerntet und die 6021 Nüsschen, von denen neun Zehntel vollkommen normal entwickelt, hartschalig und fertig ausgebildet waren, während ein Zehntel etwas kleinere und zum Teil etwas flachere Körner umfasste, ausgesät. Der Keimungsprozentsatz war sehr gering — nicht ganz 1,5 %. Aus der Saat wurden 126 Individuen erhalten, und von diesen stimmten 119 dermassen

überein und glichen so sehr der Mutterpflanze, dass an »reiner Nachkommenschaft und höchstens schwacher individueller Variation kaum zu zweifeln« war. Eine Pflanze war eine durch einen Vogel zugetragene *R. arvensis*. Die übrigen sechs Individuen scheinen untereinander vollkommen gleich zu sein, sie waren sehr auffallend und schon von weitem nicht mit den übrigen zu verwechseln. Auf diese abweichenden Formen komme ich später in einem anderen Zusammenhange zurück (Kap. 5).

DINGLER gibt ein Beispiel dafür, dass auch sehr unbedeutende Merkmale vererbt werden können, indem er berichtet, dass er an einigen Kelchbechern bei drei der erhaltenen Tochterindividuen 1—4 minimale Stieldrüsen fand. »Im ersten Moment überrascht, da ich am Mutterstock nichts ähnliches bemerkt hatte, untersuchte ich sofort den bereits im Abblühen begriffenen Mutterstrauch aufs genaueste. Die Prüfung von 67 Kelchbechern... ergab an sechs das wirkliche Vorhandensein von 1—3 ähnlichen Drüsen. Also war dies schwache, nur ausnahmsweise auftretende (halblatente) Merkmal vererbt worden. Es fand sich bis jetzt, wie gesagt, nur an drei bereits ziemlich reich blühenden Tochtersträuchern. Vermutlich wird es sich später gelegentlich an allen oder den meisten der Mutter gleichenden Sträuchern finden.«

Diese durch Beobachtungen in der Natur und durch Aussaatversuche nachgewiesene Konstanz der Kleinspezies beweist zwar nicht das Vorhandensein apomiktischer Samenbildung, kann jedoch als eine kräftige Stütze für diese Anschauung betrachtet werden. Für eine derartige Deutung der Konstanz ist ALMQUIST schon in seiner ersten *Rosa*-Arbeit (1907) eingetreten. Man könnte natürlich diese Erscheinung auch in der Weise erklären, dass die konstanten Sippen homozygote Rassen darstellen, die sich durch Autogamie auf sexuellem Wege fortpflanzen; dass bei diesen Rosen Selbstbestäubung in der Tat die Regel zu sein scheint, haben die von MATSSON (1912) und SCHWERTSCHLAGER (1915) vorgenommenen Versuche ergeben. Wenn diese Deutung der Merkmalskonstanz die richtige wäre, würde man hier mit dem Fall zu rechnen haben, dass alle Bastarde, höchst wahrscheinlich Speziesbastarde, sich in vielleicht Zehntausende von homozygoten Sippen differenziert hätten. Dass die *Caninae*-Rosen Bastarde sind, geht aus den Chromosomengarnituren derselben hervor, und dass sie ohne Zweifel als Speziesbastarde aufgefasst werden müssen, darauf deutet der Umstand, dass die Eltern dieser Bastarde verschiedene Chromosomenzahlen hatten. Wie ich oben (S. 247), betonte, habe ich nämlich unter meinem reichlichen Rosenmaterial niemals einen sicheren Fall getroffen, wo verschiedenchromosomige Formen so ähnlich waren, dass sie notwendigerweise als derselben Art angehörig betrachtet werden müssten. Die hier angedeutete Möglichkeit, dass die Konstanz auf sexuellem Wege durch autogame Befruchtung erreicht sei, verlangt jedoch gleichzeitig die Annahme, dass, da ja Fremdbestäubung gewiss nicht ausgeschlossen ist, und da in der Tat zahlreiche Hybriden zwischen verschiedenen *Caninae*-Formen nachgewiesen sind, auch in der Natur viele heterozygote Rassen existieren, die bei Aussaatversuchen eine bunte Nachkommenschaft liefern müssten. Gerade von solchen Überlegungen ging DINGLER aus, als er als Versuchsform eine Rose auswählte, die eine Mittelstellung zwischen zwei Kollektivspezies einnahm. Ein solches buntes Aufspalten traf aber in diesem Falle nicht ein. Der Umstand, dass die sechs

abweichenden Individuen in DINGLER's Versuch einander an Wuchs, Blattform und Farbe vollkommen gleich waren, während die übrigen 119 die Mutterform repräsentierten, deutet nämlich wohl nicht auf eine stattgefundene Mendelspaltung. Eine solche ist noch nicht als Resultat anderer Aussaatversuche beschrieben worden. Die zahlreichen von MATSSON auf ihre Konstanz hin geprüften Sippen haben kein derartiges Verhalten gezeigt.

In diesem Zusammenhange verdient auch FOCKE's (1881, S. 141) Angabe Aufmerksamkeit, dass *R. alba*, die einen Bastard der Verbindung *dumetorum* ♀ × *gallica* ♂ darstellt und also der Abkömmling einer *Caninae*-Rose ist, im Wesentlichen samenbeständig ist und wenigstens keine Rückschläge zu *R. gallica* oder *R. dumetorum* zu liefern scheint.

Die bis jetzt gemachten Beobachtungen über die Konstanz der Sippenmerkmale zeigen also, dass bei Aussaatversuchen auch minimale Formendifferenzen vererbt werden. Diese Konstanz der geprüften Elementararten der *Caninae*-Rosen scheint ebenso gross zu sein wie diejenige der apogamen Pflanzen. Wenn dieser Umstand allein auch nicht einen sicheren Beweis dafür abgibt, dass in diesem Verwandtschaftskreise die Samenbildung hauptsächlich auf geschlechtslosem Wege erfolgt, so ist er jedenfalls eine kräftige Stütze für diese Annahme.

Die konstante Zusammensetzung der Chromosomengarnituren.

Dass apomiktische Samenbildung bei den *Caninae*-Rosen überhaupt möglich ist, haben die von verschiedenen Forschern vorgenommenen Kastrierungsversuche ergeben. Hier soll nun die Frage erörtert werden, in welcher Ausdehnung diese Fortpflanzungsart in diesem Verwandtschaftskreise vorkommt. Es scheint mir nämlich, dass aus den Ergebnissen der zytologischen Untersuchungen bestimmte Schlussfolgerungen in bezug auf diese Frage gezogen werden können.

Aus dem beschreibenden Abschnitt dieser Arbeit geht hervor, dass sämtliche untersuchten, der *Canina*-Sektion angehörenden Rosensippen — 76 Individuen, die nahezu alle verschiedene Formen vertreten — hybride Chromosomengarnituren besitzen. Was die letzteren charakterisiert, ist einerseits die erheblich grosse Anzahl univalenter Chromosomen, nämlich 14, 21 oder 28, andererseits und vor allem die Erscheinung, dass sowohl die bivalenten als auch diese zahlreichen univalenten Chromosomen bei sämtlichen untersuchten Formen und Individuen in geraden Vielfachen von 7 vorkommen.

Welche Zusammensetzung der Chromosomengarnituren hat man nun von vornherein bei sexuellen Abkömmlingen von Bastarden verschiedenchromosomiger Eltern zu erwarten? Selbst mit nur geringer Kenntnis von der Zytologie solcher Bastarde, ist unschwer vorauszusagen, dass für die Beibehaltung der Chromosomenzahl bei den sexuellen Nachkommen nicht viel Aussicht vorhanden ist. Wenn ungepaarte Chromosomen bei der Reduktionsteilung in grösserer oder geringerer Menge auftreten, verursachen sie in den allermeisten Fällen allerlei Störungen im Teilungsmechanismus der Mutterzellen, und das Endresultat wird, dass die Gametenzellen sehr verschiedene Chromosomenzahlen be-

kommen. Aber dann müssen auch die Vereinigungsprodukte zweier solcher Keimzellen verschiedene Zahlen aufweisen. Dass dies in der Tat auch eintritt, haben umfassende Untersuchungen über die Chromosomenzahlen solcher Bastardabkömmlinge gezeigt (vgl. unten).

Welche Folgerungen können nun in bezug auf die Chromosomenzahlen der männlichen und weiblichen Gameten der *Caninae*-Rosen aus der zytologischen Untersuchung gezogen werden? Die zur Gametenbildung führenden Entwicklungsstadien, die sich für die Chromosomenzählung als am geeignetsten herausstellen, sind die erste Teilung des Pollenzellkernes und die meiotischen Teilungen der Embryosackmutterzelle. Ich habe schon im speziellen Abschnitt ausführlich über diese Chromosomenzählungen Bericht erstattet und beschränke mich daher an dieser Stelle auf Mitteilung des Hauptresultats.

Bei der ersten Teilung der EMZ trifft bei diesen Rosen die eigentümliche Erscheinung ein, dass in der Regel sämtliche Einzelchromosomen dem mikropylaren Tochterkern einverleibt werden, während der chalazale Kern nur 7, den Gemini entstammende Chromosomen bekommen. Während 30 sichere Fälle dieses Teilungstyps observiert wurden, begegnete ich nur 10 Teilungsfiguren, wo ein oder mehrere univalente Chromosomen auch nach dem chalazalen Pole geführt wurden. Nach diesen Beobachtungen zu urteilen besitzt also die sich weiter entwickelnde Makrospore (die mikropylare) in 75 % der Fälle genau 28 Chromosomen, nämlich 7 Geminiabkömmlinge und alle 21 Einzelchromosomen (der Einfachheit wegen rede ich hier nur von pentaploiden Rosen; die meisten Zählungen sind auch an Formen dieses zytologischen Typs ausgeführt).

Damit auf sexuellem Wege ein neues Individuum erzeugt werden könne, das genau dieselbe numerische Beschaffenheit der Chromosomengarnitur ($7_{II} + 21_I = 35$) hätte, so müsste eine von einer derartigen 28-chromosomigen Makrospore gelieferte Eizelle sich mit einer männlichen Gamete vereinigen, die genau 7 Chromosomen besäße. Wie zahlreich sind nun die männlichen Keimzellen, die diese Chromosomenzahl haben? Dasjenige Stadium der Pollenentwicklung, das sich für eine solche Berechnung am besten eignet, ist natürlich die erste Teilung des Pollenkerns. Die Chromosomen sind während dieses Stadiums sehr gross und deutlich (Fig. 37). Die Pollenkörner, deren Kern diese Teilung ausführt, zeigen ja auch zum Unterschied von den zahlreichen in diesem Stadium degenerierten Zwergmikrosporen, dass sie noch lebenskräftig sind. Das Resultat dieser Chromosomenzählungen zeigt die kleine Tabelle S. 206. Nur ungefähr 15 % der Pollenkörner waren 7-chromosomig, nämlich 9 von den 63, in denen die Chromosomenzahl genau festgestellt werden konnte. Es ist wohl möglich, dass an einem umfangreicheren Material vorgenommene Beobachtungen eine andre Ziffer ergeben, doch liegt kein Grund zu der Annahme vor, dass eine grössere Verschiebung dieses Zahlenverhältnisses zu erwarten ist.

Aus dem Resultat dieser Chromosomenzählungen in den jungen Pollenkörnern geht also hervor, dass nur ein kleinerer Teil der letzteren genau 7 Chromosomen enthält; die übrigen haben höhere Zahlen. Es liegt in diesem Falle kein Grund vor, anzunehmen, dass die Fertilität der Pollenkörner von den, numerischen Eigenschaften der Chromosomensätze beeinflusst wird. Man

kann möglicherweise in Frage stellen, ob gelegentlich vorkommende Pollenkörner mit einer niedrigeren Zahl als der Grundzahl 7 befruchtungsfähig sind. Dass Mikrosporen mit höheren Zahlen als 7 fertil sind, wird direkt dadurch bewiesen, dass unter den untersuchten Bastarden zwischen zwei *Caninae*-Formen solche vorkommen, die derartigen Pollenkörnern ihre Entstehung zu verdanken haben. Der als Nr. 289 beschriebene Bastard *canina* $\times$ *rubrifolia* muss durch Befruchtung mit einer wenigstens 12-chromosomigen männlichen Gamete entstanden sein. Es erscheint dagegen eher befremdlich, dass Pollenkörner mit so niedriger Chromosomenzahl wie 7, welche Zahl ja bei den pentaploiden nur $\frac{1}{5}$ und bei den hexaploiden nur $\frac{1}{6}$ der somatischen Zahl ausmacht, entwicklungsfähig sind.

Dass auch innerhalb anderer Gattungen die Anzahl der Chromosomen in den Gameten an und für sich die Fertilität der letzteren in den meisten Fällen nicht beeinflusst, beweisen zahlreiche in der Litteratur beschriebene Beispiele. ROSENBERG (1917) hat z. B. verschiedene Chromosomenzahlen bei verschiedenen Individuen der Verbindung *Hieracium excellens* $\times$ *aurantiacum* nachgewiesen. Diese Schwankung ist darauf zurückzuführen, dass die männlichen Gameten der letztgenannten Spezies verschiedene Zahlen besitzen. Bei der Nachkommenschaft der triploiden *Oenothera semigigas* ($2x = 21$) fand VAN OVEREEM (1920) die Zahlen 14, 15, 16, 18, 21, 23, 24, 25, 26, 28 und 32 und eine solche Variation kam auch unter den Abkömmlingen der Kreuzungen zwischen dieser Form und *O. Lamarckiana*, *biennis* und *gigas* vor. Zu ähnlichen Resultaten waren schon früher LUTZ (1912) und STOMPS (1916) bei der Untersuchung der Nachkommenschaft anderer triploider *Oenothera*-Formen gelangt. KIHARA (1920) hat bei den F_2 , F_3 und F_4 -Pflanzen pentaploider *Triticum*-Bastarde die Zahlen 28, 31, 32, 37, 38, 39, 40, 41 und 42 beobachtet. Dieser Fall ist dadurch interessant, dass der F_1 -Bastard hier dieselbe Chromosomenzahl, wie die pentaploiden Rosen hatte, nämlich 35. Schliesslich mag noch erwähnt werden, dass DE MOL (1921) bei kultivierten *Hyacinthus*-Rassen die abweichenden Chromosomenzahlen 19, 20, 21, 22, 23, 24, 27, 28 und 30 fand.

Nur zwei Fälle sind, meines Wissens, erwähnt, wo bei solchen Bastarden die Lebensfähigkeit direkt von der Zahl abhängig ist. Bei der triploiden *Oenothera semigigas* ($2x = 21$) sollen nach VAN OVEREEM (1920) nahezu ausschliesslich nur solche Pollenkörner ausgebildet werden können, die gerade 7 und 14 Chromosomen besitzen; diejenigen mit der ersteren Zahl werden dreieckig, diejenigen mit der letzteren vierreckig. Dass die Körner mit dazwischenliegenden Zahlen zugrunde gehen ist nach VAN OVEREEM darauf zurückzuführen, dass kein Gleichgewichtszustand zwischen Chromatinmasse und Zelloberfläche erreicht wird. Die befruchtungsfähigen weiblichen Gameten besitzen dagegen alle Zahlen zwischen 7 und 14. Eine derartige Beziehung zwischen Keimmasse und Zelloberfläche existiert aber nicht bei den Rosen; andererseits muss auch bemerkt werden, dass bei dieser triploiden *Oenothera* wenigstens zwei verschiedene Zahlen den Pollenkörnern zukommen können. Das andere Beispiel bilden die von KIHARA (1921) untersuchten pentaploiden *Triticum*-Bastarde ($2x = 35$) und ihre Nachkommen. Um eine Erklärung für die Bindungsverhältnisse bei den Pflanzen der F_2 , F_3 und F_4 -Generationen zu finden, nimmt KIHARA an, dass diese Nachkommen von dem einen der Eltern immer entweder 21 oder 14

Chromosomen bekommen. Da sich indessen die somatischen Zahlen bei diesen Pflanzen als sehr verschieden erweisen, muss die andere Gamete eine wechselnde Chromosomenzahl gehabt haben. Aus den Untersuchungen KIHARA's geht jedoch nicht hervor, ob es die weibliche, oder die männliche Gamete, oder bald die eine, bald die andre derselben ist, die 14 oder 21 Chromosomen besitzt.

Dass aber bei den pentaploiden *Caninae*-Rosen sowohl Pollenkörner mit höheren Zahlen als 7, als auch Eizellen mit niedrigeren Zahlen als 28 für die Bildung eines entwicklungsfähigen Embryos tauglich sind, geht, wie erwähnt, direkt aus den Chromosomenzahlen der Bastarde zwischen solchen Rosen hervor. Das Vorhandensein von nur 28 Chromosomen in den somatischen Zellen bei *R. coriifolia* **Matssonii* $\times$ *glauca* **contracta* kann natürlich nur in der Weise gedeutet werden, dass die in diesem Falle befruchtete Eizelle eine erheblich niedrigere Zahl als 28 besass. Andererseits müssen an der Erzeugung dreier anderer *Caninae*-Bastarde (Nr. 288, 289 und 290) männliche Gameten mit mehr als 7 Chromosomen beteiligt gewesen sein, denn die somatischen Zahlen bei diesen Formen sind 37, 40 und 36; die Eizellen können nämlich nicht mehr als 28 Chromosomen gehabt haben.

Das Vorhandensein solcher abweichender (aneuploider) Chromosomenzahlen bei den Bastarden zwischen 2 *Caninae*-Formen, entspricht vollkommen den Erwartungen, zu denen wir bei unserer Kenntnis der verschiedenen bei den Gameten auftretenden Zahlen in erster Linie berechtigt sind. Wie aus den oben erwähnten Chromosomenzählungen in den EMZ und in den jungen Pollenkörnern hervorgeht, haben nämlich etwa 85 % der auswachsenden Mikrosporen eine andere Chromosomenzahl als 7 und ungefähr 25 % der Makrosporen eine andere Zahl als 28. Also muss in den allermeisten Fällen die Chromosomengarnitur bei den Bastarden eine andre sein, als bei den Eltern. Eine Garnitur von 7 bivalenten und 21 univalenten Chromosomen kann nur dann aufs neue entstehen, wenn die Eizelle genau 28-chromosomig und der Spermakern genau 7-chromosomig ist. Die bis jetzt bei den Chromosomenzählungen gefundenen Ziffern berechtigen zu der Annahme, dass die Wahrscheinlichkeit für das Zusammentreffen zweier solcher Gameten nur 11 bis 12 % beträgt. Es müssen jedoch nicht nur die Bastarde zwischen zwei der Sektion angehörenden Formen in der weitaus grössten Mehrzahl der Fälle abweichende Chromosomengarnituren erhalten, sondern dasselbe gilt auch für alle sexuelle Nachkommenschaft der *Caninae*-Rosen überhaupt. Dieses gilt also auch für die durch autogame Befruchtung erzeugten Nachkommen. Wie erwähnt, habe ich bei allen zytologisch geprüften Formen und Individuen dieser Sektion hybride Chromosomengarnituren getroffen, aber die letzteren waren nie von abweichendem Typus, sondern bestanden aus Gemini und Einzelchromosomen in geraden Vielfachen von 7. Sie haben also eine solche Zusammensetzung, wie man sie nur bei F_1 -Bastarden trifft. Wie ist dieses eigentümliche Verhalten zu erklären? Ich finde nur eine Deutung möglich, nämlich das sie F_1 -Bastarde sind: d. h. kein neuer Befruchtungsakt ist in der Aszendenz dieser Formen seit der Entstehung ihrer hybriden Chromosomengarnitur vor sich gegangen. Die durch Kastrationsversuche nachgewiesene apomiktische Samenbildung muss also bei diesen Rosen die Regel sein. Wenn die Fortpflanzung durch auf sexuellem Wege (Autogamie) erzeugte Samen die dominierende wäre,

so erscheint es unerklärlich, dass unter den 76 untersuchten, die meisten Kollektivarten der Sektion vertretenden Individuen keine Chromosomengarnituren von abweichendem Typ vorkommen. Auch die von BLACKBURN und HARRISON (1921) untersuchten 21 Individuen hatten Chromosomengarnituren von reinem F_1 -Typus. Die Summe der zytologisch geprüften Sträucher beträgt also ungefähr 100. Die Annahme, dass die sexuelle Samenbildung die Regel sei, erscheint um so mehr unvereinbar mit den zytologischen Ergebnissen, als die untersuchten Individuen nach einer solchen Auffassung natürlich nicht als F_2 - oder F_3 -Generation anzusprechen wären, sondern als Repräsentanten der vielleicht zehntausendsten Filialgeneration. Wie ich in Kap. 4 näher erörtern

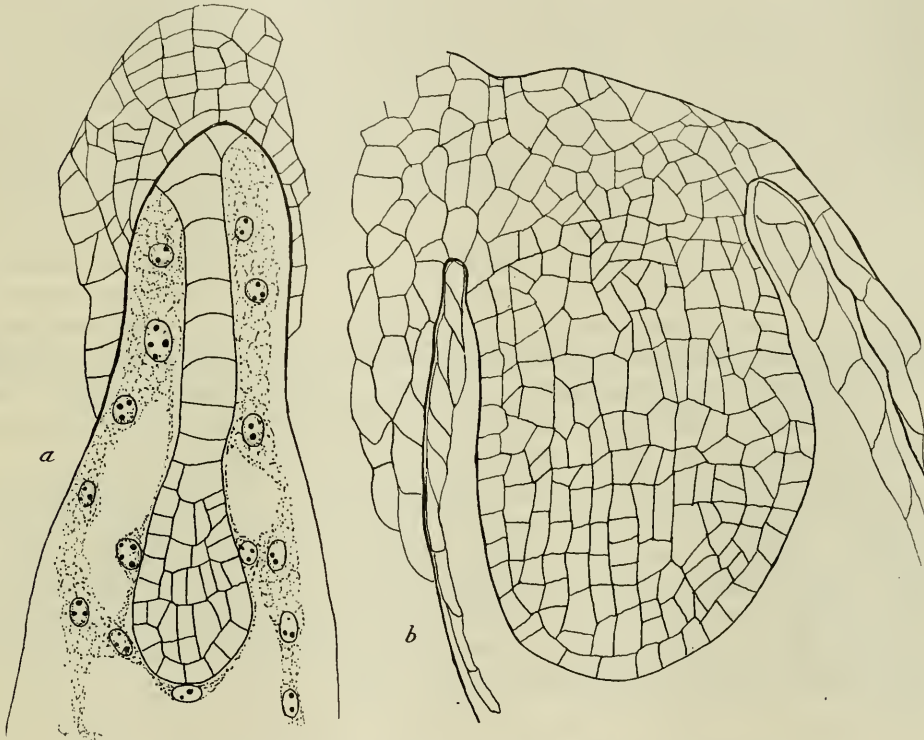


Fig. 55. a Normalgestaltiger Embryo von *dumetorum* *Thedenii. b Embryo von abweichendem Typ (Nuzellarembryo?) von *coriifolia* *Matssonii var. firnula.

werde, muss nämlich für die betreffenden hybriden Chromosomengarnituren der *Caninae*-Rosen ein sehr hohes Alter angenommen werden. Man hat in diesem Fall ein Recht sich zu wundern, dass alle diese Tausende von Befruchtungsprozessen nicht die allergeringste Veränderung in dem Aussehen der Garnitur zustande bringen konnten, da doch die Wahrscheinlichkeit für eine solche Veränderung, nach den bis jetzt vorliegenden Berechnungen, bei jeder Befruchtung etwa 88 % beträgt. Wie ich es schon in meiner vorläufigen Mitteilung ausgesprochen habe, bin ich also der Meinung, dass sämtliche Rosen der *Canina*-Sektion uralte Bastarde sind, die in den meisten Fällen in phylogenetischer Hinsicht Glieder der F_1 -Generation sind. Doch dürfte es hier am Platz sein, hinzuzufügen, dass ich natürlich nicht der Meinung

bin, dass sie auch in bezug auf die Aussenmerkmale dieselbe Bastardgeneration vertreten; die Frage nach der Entstehung der Polymorphie wird erst später (Kap. 5) besprochen werden.

Die ersten, uralten F_1 -Individuen haben also sogleich Ursprungspflanzen der jetzt existierenden zahlreichen Klone mit unveränderten Chromosomengarnituren werden müssen. Die Sexualität ist aber, wie das Vorhandensein zahlreicher Hybriden zeigt, gar nicht verloren gegangen. Jeder Strauch ist im stande, sowohl auf apomiktischem als auch auf sexuellem Wege Samen zu erzeugen. Auch in diesem Punkte stimmen die zytologischen Befunde mit den Beobachtungen in der Natur und mit dem experimentellen Verfahren überein. Gerade diejenigen *Caninae*-Individuen meines Materials, die als Bastarde angesprochen waren, besaßen Chromosomengarnituren von abweichendem Typ. Eines dieser Bastardindividuen (Nr. 288) war von MATSSON experimentell hergestellt; es wurde durch Befruchtung *R. coriifolia* **solanifolia* mit *R. glauca* **concolor* erzeugt. Beide Elternsippen sind, wie alle Formen dieser Kollektivspezies, 35-chromosomig; bei dem untersuchten Bastardstrauch aber wurde eine höhere Zahl getroffen. Wie MATSSON mir mitteilte, war dieser Strauch der einzige Bastard, der aus der Saat aufging. Alle 37 Geschwisterindividuen waren reine *solanifolia*, also der Mutter gleich, und können daher wohl als apomiktische Abkömmlinge der letzteren gedeutet werden. MATSSON hat mir erzählt, dass die sehr zahlreichen, von ihm vorgenommenen Bastardierungsversuche mit *Caninae*-Rosen in nahezu sämtlichen Fällen in einer rein maternellen Nachkommenschaft resultierten. Dieser Umstand spricht also in entschiedenster Weise zu Gunsten der Auffassung, dass die Fortpflanzung durch in apomiktischer Weise erzeugte Samen die dominierende ist.

Selbstverständlich darf nicht übersehen werden, dass eine Chromosomengarnitur des gewöhnlichen Typs in seltenen Fällen auch nach einer neuen Befruchtung entstehen kann (vgl. oben). BLACKBURN und HARRISON (1921) haben einen Bastard (*canina* $\times$ *coriifolia*) untersucht, der ihrer Aussage nach eine derartige Garnitur besass. Dieser Bastard unterschied sich jedoch von typischen Sippen durch seinen äusserst schlechten Fruchtsatz und seinen ungewöhnlich schlechten Blütenstaub (98 % steril).

Meine Untersuchungen über die embryologischen Verhältnisse der *Caninae*-Rosen sind noch nicht so weit fortgeschritten, dass hier sichere Resultate mitgeteilt werden könnten. Recht grosse Schwierigkeiten sind mit einer derartigen Untersuchung verbunden. An den jüngeren Nüsschen müssen die zahlreichen Haare abrasiert werden (vgl. JUEL 1916), und die älteren sind wegen ihrer Härte schwer mit dem Mikrotom zu schneiden. Man muss deshalb die Nüsschen schälen oder sie aufzubrechen suchen, um auf diese Weise an die Samenanlage selbst zu gelangen. Auch solche Nüsschen, die ziemlich alt erscheinen, sind nämlich für die Untersuchungen der Embryoentwicklung notwendig. Letztere geht nämlich bei den *Caninae*-Rosen sehr langsam vor sich. Nüsschen, die schon ihre volle Grösse erreicht haben und sich in solchen Scheinfrüchten be-

finden, die bereits begonnen, haben, sich rot zu färben, enthalten oft Embryonen, die nur aus wenigen Zellen bestehen. Das in Fig. 55 a abgebildete Embryo fand sich in einem solchen alten Früchtchen. Nach meinen Beobachtungen erfolgt die Embryoentwicklung bedeutend schneller bei der normalgeschlechtlichen *R. rugosa*.

Hinsichtlich der Entstehungsweise der apomiktischen Embryonen kann ich hier nur sagen, dass gewöhnliche Apogamie bei diesen Rosen nicht vorliegt, denn ich habe keine EMZ getroffen, wo die Chromosomen eine reine Äquationsteilung ausführen. Das Vorkommen aposporer Embryosäcke habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können. Dagegen habe ich in einigen Fällen Embryonen gesehen, die erheblich von dem gewöhnlichen Typus abweichen (Fig. 55 b). Sie haben keinen deutlichen Suspensor, sondern die breite Basis ist mit dem Nuzellusgewebe intim verbunden. Es ist nicht ausgeschlossen, dass wir es hier mit Nuzellarembryonen zu tun haben. Ich habe auch einen Fall gesehen, wo das Embryo schon in frühem Stadium einen seitlichen Auswuchs an der Basis hatte; in ein paar Fällen fanden sich in ein und demselben Embryosack zwei Embryoanlagen.

Kap. 3. Über die Ernst'sche Bastardierungshypothese und die hybride Natur der apomiktischen Rosen.

Die Frage nach der Ursache der Apogamie ist, seit man vor mehr als zwei Jahrzehnten mit der embryologischen und zytologischen Untersuchung von Pflanzen mit derartiger Fortpflanzungsweise begann, der Gegenstand lebhafter Diskussion gewesen. Eine besondere Aktualität hat diese Frage dadurch gewonnen, dass ERNST und WINGE gleichzeitig (1917) und von einander unabhängig die Hypothese aufgestellt haben, dass die Ursache der Apogamie in Bastardierungsprozessen zu suchen sei. Die ausführliche und anregende Auseinandersetzung, die ERNST (1918) dieser Frage gewidmet hat, umfasst auch den Spezialfall apomiktischer Embryobildung, welcher aller Wahrscheinlichkeit nach bei der Gattung *Rosa* vorkommt, nämlich die Nuzellarembryonie, und er ist der Meinung, dass die Bastardierungshypothese auch auf den Ursprung von Pflanzen mit dieser Art von Keimbildung auszudehnen ist.

Ich stimme ERNST vollkommen bei, wenn er die nahen Beziehungen betont, die zwischen Nuzellarembryonie, Apogamie und Aposporie bestehen, und halte es für minder geeignet, die erstere Erscheinung, wie viele Verfasser tun, von den beiden letzteren völlig zu trennen und die Nuzellarembryonie solchen Fällen von vegetativer Propagation wie z. B. Ausläuferbildung und Vermehrung durch Bulbillen gleichzustellen.

Es ist freilich wahr, dass es sich bei der Nuzellarembryonie, ebenso wie bei den letztgenannten Fortpflanzungsarten, um die Entstehung eines Sporophyten aus einem Sporophyten handelt, aber die Nuzellarembryonen unterscheiden sich doch dadurch von gewöhnlichen Bulbillen, dass sie sich in intimer Verbindung mit Gametophyten (Embryosäcken) entwickeln und darin zu voller

Ausbildung kommen, ganz so, als ob sie von Anfang an von deren eigenen Zellen erzeugt wären. Das Endresultat ist ja auch dasselbe wie bei Apogamie und Aposporie, nämlich das Zustandekommen typischer Samen. Die drei Erscheinungen Apogamie, Aposporie und Nuzellarembryonie können als verschiedene Fälle von apomiktischer Samenbildung (Embryobildung) zusammengefasst werden. Man könnte diese drei Fälle auch mit dem neuen Terminus Agamospermie bezeichnen. ERNST weist darauf hin, dass die Nuzellarembryonie der Aposporie am nächsten steht und gewissermassen als ein Grenzfall letzterer Erscheinung betrachtet werden kann: »Statt einen aposporen Embryosack zu erzeugen, wird die zur Entwicklung gebrachte extrasaccale Zelle gerade zur Eizelle oder zur Initialzelle eines vegetativen Keimes« (S. 473). Eine weitere Ähnlichkeit zwischen Apogamie und Nuzellarembryonie ist auch die, dass beide Erscheinungen im Princip eine gleichzeitige fakultative Sexualität nicht ausschliessen, denn der ordentliche Embryosack besitzt, sofern seine Entwicklung nicht von vornherein (z. B. durch einen heranwachsenden aposporischen Embryosack) gehemmt wurde, eine befruchtungstaugliche Eizelle mit mehr oder minder reduzierter Chromosomenzahl. Apogamie (somatische Parthenogenesis) von dem Typus, der z. B. bei *Antennaria*, *Archieracium*, *Taraxacum*, *Eupatorium* und *Erigeron* vorkommt, ist dagegen bezüglich der einzelnen Samenanlagen prinzipiell obligat, und die Eizelle enthält die somatische Chromosomenzahl. Auch in rein zytologischer Hinsicht gleichen die wahrscheinlich nuzellarembryonaten Caninen den aposporen Pilosellen, denn in dem Fall, wo die Chromosomen-garnitur von hybridem Typus ist, erweist sich die Chromosomenaffinität in den PMZ (und EMZ) als besonders stark (*Drosera*-Schema). Dies ist dagegen nicht der Fall bei den meisten apogamen Formen, wo die Affinität gewöhnlich wechselnder und mehr oder weniger vermindert ist (*Hieracium boreale*-Schema, Semiheterotypie, rein somatischer Typus).

Da es vorerst gilt, die Tragkraft der Arbeitshypothese von der Bastardierung als Ursache der Apomixis zu prüfen, muss die Untersuchung der Faktoren, die das Zustandekommen apomiktischer Samenbildung bedingen, in erster Linie als eine Aufgabe der exakten Erblichkeitsforschung betrachtet werden, doch können vorbereitende Angaben zur Lösung des Problems u. a. auch von zytologischer Seite geliefert werden, und zwar, wie HOLMGREN (1919 S. 8) hervorhebt, in der Weise, dass es für die Zytologie in erster Linie eine Aufgabe sein muss, die noch lange nicht aufgeklärte Frage zu behandeln, in welcher Ausdehnung die apomiktischen Arten als Bastarde zu betrachten seien. Da, wie ERNST betont, zytologische Daten zur eingehenden Vergleichung der nuzellarembryonaten Pflanzen mit Hybriden bis jetzt noch vollkommen fehlen, will ich an dieser Stelle nicht unterlassen, in bezug auf die apomiktischen Rosen diejenigen Schlüsse zusammenzufassen, welche die zytologische Untersuchung betreffs des Verhältnisses zwischen Bastardierung und apomiktischer Samenbildung gestattet.

Schon früher haben ROSENBERG (1917) und HOLMGREN (1919) zytologische Gründe für die Auffassung angeführt, dass gewisse den Gattungen *Hieracium*, *Erigeron* und *Eupatorium* angehörende apomiktische Formen durch Bastardierung entstanden sind. Die von den Verfassern gemeinten Arten waren alle triploid und sind deshalb als Bastarde zwischen diploiden und tetraploiden Formen

angesprochen worden. WINKLER (1920) unterwirft jedoch diese Auffassung einer eingehenden Kritik und kommt zu dem Schluss, dass die Triploidie dieser apogamen Pflanzen nicht als Beweismittel für die Bastardierungshypothese benutzt werden kann. »Nach alledem ist offensichtlich bei Rückschlüssen von der Chromosomenzahl auf die Bastardnatur einer Pflanze die allergrösste Vorsicht geboten, und wenn also etwa eine parthenogenetische Pflanze scheinbar triploide Chromosomenzahl besitzt, so kann sie, falls keine anderen Anzeichen für ihre Bastardnatur vorliegen, nicht ohne weiteres zugunsten der Bastardierungshypothese der Parthenogenesis ins Feld geführt werden. Wie die »triploide« Chromosomenzahl zu erklären ist, bleibt dahingestellt und muss in jedem einzelnen Falle besonders untersucht werden. Jedenfalls gilt es keineswegs grundsätzlich, dass sie, wo sie wirklich vorkommt, »nicht gut anders als durch Kreuzung erklärt werden kann.« (HOLMGREN 1919, S. 103 im Hinblick auf *Eupatorium glandulosum*.) Dispermatische Befruchtung, das Auftreten von diploiden Keimzellen und Embryobildung aus Endospermzellen sind z. B. Möglichkeiten, die unabhängig von jeder Bastardierung eintreten könnten, und von denen jede zur Entwicklung eines triploiden Keimlings führen müsste« (S. 158).

Diese Kritik ist insofern vollberechtigt, als die triploide Chromosomenzahl nicht an und für sich mit Notwendigkeit zur Annahme einer Bastardierung zwingt, wenn man unter diesem Wort die Entstehung einer neuen Form durch das Zusammentreffen von Gameten, die von zwei in systematischer oder genotypischer Beziehung verschiedenen Individuen stammen, meint. WINKLER hat in dem oben zitierten Ausspruch drei andere Möglichkeiten für die Entstehung triploider Formen angeführt. Von zwei derselben, nämlich der dispermatischen Befruchtung und der Embryobildung aus Endospermzellen, muss jedoch gesagt werden, dass sie weit mehr gesucht erscheinen als die Annahme einer Bastardierung zwischen Formen mit ungleicher Chromosomenzahl. Was die dritte der erwähnten Möglichkeiten anbetrifft, nämlich das Zusammentreffen verschiedenchromosomiger Gameten, von derselben Form oder von demselben Individuum erzeugt, so muss zugestanden werden, dass eine solche Entstehung triploider Formen sehr wahrscheinlich erscheint. Die triploiden »Mutationen« der *Oenothera*-Arten finden auf diese Weise ihre natürlichste Erklärung, und neulich hat OSAWA (1921) eine ähnliche Deutung der triploiden *Morus*-Formen gegeben. OSAWA erklärt nämlich diese Formen als ein Resultat des Zusammentreffens gewöhnlicher haploider mit mutierten diploid gewordenen Gameten. Er hat sogar eine solche triploide Mutante durch Kreuzung zweier diploider Eltern erhalten.

Jedoch dürfte der Unterschied zwischen der letzterwähnten Entstehungsweise triploider Formen und derjenigen durch Bastardierung nicht immer als von prinzipieller Bedeutung aufgefasst zu werden brauchen. Die Möglichkeit ist wohl nämlich nicht ausgeschlossen, dass die diploid gewordene Gamete gleichzeitig auch in genetischer Hinsicht Veränderungen durchgemacht hat. Wenn die Triploidie bei den von ROSENBERG und HOLMGREN untersuchten Gattungen mit dem Auftreten diploider Gameten im Zusammenhang steht, warum ist dann die obligate Apogamie gerade bei dem Zusammentreffen der verschiedenchromosomigen Gametenzellen ausgelöst worden und nicht bei Befruchtung mit gewöhnlichen haploiden Gameten? Dieser Umstand scheint wohl

darauf hinzuweisen, dass die diploiden Gameten in diesem Fall in irgend einer Beziehung von den haploiden verschieden gewesen sind.

Bei näherer Prüfung scheint aus der Darstellung der Entstehung triploider Formen in ROSENBERG's und HOLMGREN's Arbeiten hervorzugehen, dass diese beiden Verfasser den Begriff Bastardierung in so weitumfassender Bedeutung angenommen haben, dass darin auch solche Fälle, wo es sich um das Zusammentreffen haploider und diploider Gameten gemeinsamen Ursprungs handelt, mit einbegriffen sind. Aus der ganzen Darstellungsart in ROSENBERG's *Hieracium*-Arbeit (1917) geht deutlich hervor, dass der Ursprung der diploiden Geschlechtszellen für den Verfasser von untergeordnetem Gewicht war. Wenn er auf S. 178 die 27-chromosomigen Arten als triploide Bastarde anspricht, sagt er nur, dass sie »durch Kreuzung zwischen Keimzellen mit 9 resp. 18 Chromosomen« entstanden wären, erwähnt jedoch nichts von der Herstammung dieser Keimzellen. Auf S. 198 beschreibt er sogar die Entstehungsweise diploider Pollenzellen in *Hieracium* und fügt hinzu: »Es ist ja sehr möglich, dass solche Riesenzellen auch befruchtungsfähig sind, und dann müssen sie ja zur Bildung triploider Rassen Anlass geben«. Auf S. 199 scheint er jedoch bei der Veranschaulichung der Bildung von triploiden *Hieracium*-Formen von Artkreuzungen zu sprechen. Dass auch HOLMGREN sich bei seiner Erklärung der Triploidie nicht ablehnend zu der Eventualität verhält, dass zufällig auftretende diploide Gameten bei ihrer Entstehung mitgewirkt haben können, geht aus seiner Darstellung auf S. 35—36 seiner Arbeit hervor, denn er führt dort Beispiele von wahrscheinlichen Fällen gerade dieser Art Triploidie an (*Hieracium*, *Oenothera*). In diesem Punkt braucht daher kein Gegensatz zwischen WINKLER einerseits und ROSENBERG und HOLMGREN andererseits zu bestehen.

Es ist in vorliegender Arbeit einerseits hervorgehoben worden, dass die Rosen der *Canina*-Sektion fast ausschliesslich auf apomiktische Weise entstandene Samen erzeugen. Dass aber andererseits die Chromosomengarnituren bei diesen Rosen von ausgeprägter Bastardnatur (droseroid) sind, hat der zytologisch beschreibende Teil dieser Arbeit genugsam erwiesen. Es gilt nun zunächst zu untersuchen, ob vielleicht irgend eine andere Entstehungsweise als durch Kreuzung zwischen verschiedenchromosomigen Arten oder Varietäten für diese Chromosomengarnituren denkbar ist.

WINKLER's Einwände gegen diejenigen Gründe, die von zytologischer Seite zum Beleg für die Deutung gewisser apomiktischer Formen als Kreuzungsprodukte geltend gemacht werden, beziehen sich, wie erwähnt, auf die Triploiden. Zu dieser zytologischen Kategorie gehören jedoch nicht die Rosen der *Canina*-Sektion und meine auf zytologischen Gründen ruhende Auffassung von diesen Formen als Bastarden werden daher von WINKLER's Kritik nicht betroffen. Die Chromosomengarnituren, die die *Caninae*-Rosen kennzeichnen ($7_{II} + 14_I$; $7_{II} + 21_I$; $7_{II} + 28_I$) können nämlich durch Dispermie nicht erklärt werden, noch durch Embryobildung aus Endospermzellen oder durch das Auftreten diploider Gameten.

Eine Verdoppelung der Chromosomenzahl in den Gametenzellen ist nur bei dem Fall $7_{II} + 21_I$ denkbar. Die eine Gamete, die zur Entstehung dieser Chromosomengarnitur beigetragen hat, nämlich, die mit 28 Chromosomen, kann ja durch die Vereinigung zweier 14-chromosomiger Sätze entstanden sein.

Durch diese Auffassung entgeht man jedoch nicht dem Zwange, die Chromosomengarnitur von einer Bastardierung zwischen verschiedenchromosomigen Formen herleiten zu müssen, man senkt nur die haploide Chromosomenzahl der einen Stammform von 28 auf 14. Die andre Form ist in beiden Fällen eine diploide Rasse ($x=7$).

Die fraglichen Chromosomengarnituren lassen sich auch nicht gut durch Befruchtung einer diploiden Rasse mit zufällig auftretenden, von derselben Rasse erzeugten Gameten mit der triploiden, tetraploiden und pentaploiden Chromosomenzahl erklären. Das Vorkommen von Gameten mit so stark abweichenden Chromosomenzahlen ist im Pflanzenreiche noch nicht bekannt. Übrigens ist es schwer sich vorzustellen, von welcher Art die Unregelmässigkeiten bei den meiotischen Teilungen sein sollten, die die Entstehung von z. B. pentaploiden statt haploiden Gameten zur Folge haben könnten.

Wenn man als Erklärung für die drei innerhalb der *Canina*-Sektion vorkommenden Typen von Chromosomengarnituren einen höheren Grad von Polyspermie und zwar trispermatische, tetraspermatische und pentaspermatische Befruchtung vorschlagen wollte, Erscheinungen die jedoch innerhalb des Pflanzenreiches noch nicht nachgewiesen sind, so könnte man dadurch doch noch keine Erklärung für die Bindungsverhältnisse erhalten, denn man könnte dann mit Recht fragen, weshalb bei diesen Rosen nur 7 Gemini auftreten, da ja die Möglichkeit für die Bindung eines resp. zweier weiterer homologer haploider Sätze gegeben ist.

Es ist gleichermassen undenkbar, dass die Stammformen normale hexaploide, oktaploide und dekaploide Arten gewesen seien, die anlässlich der Unregelmässigkeiten während des Verlaufs der Teilungen zufällig Zwerggameten mit nur 7 Chromosomen erzeugt hätten, welche Gametenzellen später normalchromosomige Geschlechtszellen befruchtet haben sollten. Weshalb sollten bei derartigen eventuell eintreffenden Unregelmässigkeiten immer Zwergzellen mit gerade 7 Chromosomen gebildet worden sein?

Auch die Erklärung, die WINGE (1917) für die zwei von ROSENBERG (1909) untersuchten *Caninae*-Formen vorgeschlagen hat, kann nicht mehr aufrechterhalten werden, seit die Chromosomenzahlen bei diesen Formen jetzt genauer festgestellt ist. WINGE (S. 114) fasste diese Formen freilich als Bastarde auf, aber als tetraploide, und er dachte sich daher, dass die Stammarten gleichchromosomig gewesen seien. Die univalenten Chromosomen wären seiner Ansicht nach durch mangelnde Affinität bei gewissen Chromosomenpaaren entstanden. Die betreffenden Formen sind indessen pentaploid und können daher nicht anders erklärt werden als durch Bastardierung zwischen ungleichchromosomigen Rassen entstanden. Indessen könnte man die Frage aufwerfen, ob WINGE's Erklärung nicht auf die beiden anderen *Caninae*-Typen nämlich die tetraploide ($7_{II} + 14_I$) und die hexaploide ($7_{II} + 28_I$) Form angewandt werden könnte. Nach WINGE müssten die tetraploiden Formen in solchem Fall als durch Bastardierung zweier diploider Stammformen entstanden betrachtet werden, deren Chromosomen nicht im stande wären, sich direkt zu paaren, aber die durch Spaltung eine doppelte Chromosomengarnitur hervorgebracht hätten, in welcher die Konjugation von Anfang an zwischen allen Geschwisterchromosomen stattfinden konnte aber nun nur in geringerem Umfang realisiert wurde. Sollte

wirklich eine allmähliche Abschwächung der Affinität zwischen Chromosomen, die anfangs gepaart waren, die Ursache des Vorkommens der univalenten Chromosomen bei diesen Rosen sein, so konnte man fragen, welcher Anlass dafür vorhanden sei, dass die Affinität bei allen untersuchten Formen so weit abgeschwächt worden sei, dass genau 7 (oder manchmal 6) Gemini übrig geblieben seien. Weshalb kommen niemals Kerne mit 8, 9 oder 10 Gemini vor, da doch die Bindung bei den tetraploiden Formen zu Anfang zwischen 14 und bei den hexaploiden zwischen 21 Chromosomenpaaren möglich war? WINGE's Erklärungsversuch kann daher das prinzipiell wichtige Faktum, dass die Maximalzahl der Doppelchromosomen bei allen diesen Rosen 7 ist, nicht erklären. Die pentaploiden Formen, die doch in der Majorität sind, können mit WINGE's Hypothese durchaus nicht erklärt werden. ROSENBERG (1909, S. 161—162) selbst, sowie STRASBURGER (1910, S. 426) weisen beide auf die Ähnlichkeit hin, die die meiotischen Teilungsfiguren dieser Rosen mit dem *Drosera*-Bastard darbieten, aber da sie, sowie auch später WINGE, die untersuchten Formen als zunächst tetraploid auffassten, hatten sie keinen Anlass anzunehmen, dass die Ähnlichkeit mit dem *Drosera*-Bastard sich so weit erstreckte, dass auch die Rosen Bastarde zwischen ungleichchromosomigen Arten seien.

ERNST (1918, S. 362), der ebenfalls die Ergebnisse der *Rosa*-Arbeit ROSENBERG's diskutiert, spricht sich über die Frage nach der Entstehung der untersuchten Arten auf folgende Weise aus: »Mir scheint die Möglichkeit nicht völlig ausgeschlossen zu sein, dass einzelne apogame Rosen und Hieracien doch aus Kreuzungen zwischen verschiedenchromosomigen Eltern hervorgegangen sind. Notwendig ist allerdings diese Annahme nicht. Die Chromosomenzahl dieser Formen könnte, wie wir gesehen haben, auch durch Verdoppelung im Anschluss an eine Kreuzung, durch Vereinigung diploider Gameten und Kreuzung in Verbindung mit Dispermie entstanden sein. Es wird von den Ergebnissen weiterer Studien über die Chromosomenzahlen in diesen Verwandtschaftskreisen abhängen, ob der Annahme von Kreuzungen zwischen gleich- oder verschiedenchromosomigen Eltern grössere innere Wahrscheinlichkeit gebührt. Vorderhand erscheint die Kreuzung zwischen gleichchromosomigen Arten plausibler, denn weder vor noch seit 1910 ist ein Fall von Apogamie bekannt geworden, zu dessen Erklärung Bastardierung zwischen verschiedenchromosomigen Eltern angenommen werden müsste.« Die hier von ERNST angedeuteten Möglichkeiten die Chromosomengarnitur bei den apomiktischen Rosen zu erklären, wird wie man sieht, ungefähr dieselben, die später WINKLER (siehe oben S. 277) in seiner Kritik über die Auffassung der Bastardnatur der Triploiden angeführt hat. Ich habe jedoch oben nachgewiesen, dass, nachdem die Anzahl der Gemini und der Einzelchromosomen bei den apomiktischen Rosen jetzt festgestellt ist, nur eine der genannten Möglichkeiten für diese Pflanzengruppe in Frage kommen kann, nämlich Bastardierung zwischen verschiedenchromosomigen Eltern.

Aus dem oben Dargelegten müsste gefolgert werden, dass man aus der Zusammensetzung der Chromosomengarnituren der *Caninae*-Rosen nicht nur den Schluss ziehen kann, dass dieselben durch die Vereinigung verschiedenchromosomiger Gametenzellen zustande gekommen sind, sondern dass man auch genötigt ist, anzunehmen, dass sie durch Bastardierung verschiedenchromosomiger

Formen (Arten oder Varietäten) entstanden sind. Sippen mit anderen Chromosomenzahlen als die hexaploiden und die dekaploiden können nämlich nicht durch irgend welche Unregelmäßigkeiten während der meiotischen Teilungen Gameten mit den generativen Zahlen 21 und 35 hervorbringen, welche Zahlen die Keimzellen charakterisiert haben müssen, die zur Entstehung der Chromosomentypen $7_{II} + 14_I$ bzw. $7_{II} + 28_I$ beigetragen haben müssen. Was den dritten Garniturentypus, $7_{II} + 21_I$, anbetrifft, so habe ich oben auf die Möglichkeit hingewiesen, dass die 28-chromosomige Gametenzelle, die bei dem Zustandekommen der Garnitur mitgewirkt hat, eine zufällig auftretende, diploid gewordene Gamete gewesen sein könnte. Diese Annahme erscheint jedoch in höchstem Grade unwahrscheinlich, denn dann wäre man ja gezwungen, für die 28-chromosomigen Gameten eine andere Entstehungsweise, als für die 21- und 35-chromosomigen anzunehmen.

Wie ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1920) sagte, kann also die Entstehung der Chromosomengarnitur der *Caninae*-Rosen auf keine andre Weise erklärt werden, als durch die Annahme, dass hexaploide, oktaploide und dekaploide Formen mit diploiden bastardiert haben. Wie aus dem beschreibenden Teil dieser Arbeit hervorgeht, habe ich schon mehrere (5) hexaploide Spezies getroffen; nur eine Art hat sich als oktaploid herausgestellt. Dagegen habe ich noch keine dekaploide gefunden. Aus systematischen Gründen können die untersuchten hexaploiden und oktaploiden Rosen an der Entstehung der *Caninae*-Rosen nicht beteiligt gewesen sein (Kap. 4); man muss daher voraussetzen, dass andre vielchromosomige Spezies früher existiert haben und unter diesen auch dekaploide Formen. Die Annahme, dass *Rosa*-Formen mit einer so hohen Chromosomenzahl wie die dekaploide existiert haben, braucht nicht als zu kühn angesehen zu werden, denn innerhalb anderer Gattungen kennt man Arten, deren Chromosomenzahl diese und noch höhere Multipla der Grundzahl aufweisen. Innerhalb der Gattung *Chrysanthemum*, wo die Grundzahl 9 ist, hat TAHARA (1915) eine dekaploide Art ($x=45$) gefunden, und eine solche gibt es nach LJUNGDAHL (1922) auch in der Gattung *Papaver* ($x=35$; die diploiden Arten $x=7$). In der Gattung *Crepis* hat ROSENBERG (1920) sogar 14-ploide Formen nachgewiesen.

BLACKBURN und HARRISON (1921) finden in Übereinstimmung mit mir (TÄCKHOLM 1920), dass die Chromosomengarnituren der *Caninae*-Rosen sich am besten durch die Annahme von Kreuzungsprozessen zwischen diploiden und vielchromosomigen sexuellen Spezies erklären lassen. Da sie selbst jedoch keine höhere Zahl als die tetraploide angetroffen haben, sind sie nicht ganz davon überzeugt, dass Arten mit so hohen Zahlen existieren oder jemals existiert haben: «To postulate sexual forms with such high chromosome numbers would thus seem almost unavoidable were it not that two lines of escape remain open, one in the possible occurrence of repeated back crosses, and the other in mitotic curiosities like the 'mass' homotype observed in *Rosa Sabini*» (S. 181). Dieses Zögern ist jedoch unnötig, da ja doch hexaploide und oktaploide Formen wirklich existieren (die Existenz dekaploider Rosen brauchen sie zur Erklärung der von ihnen gefundenen Chromosomengarnituren gar nicht anzunehmen). Von den beiden Möglichkeiten auf die die Forscher hinweisen, um der Annahme hochchromosomiger Rosen zu entgehen, kann die eine zur Erklärung der frag-

lichen Chromosomengarnituren überhaupt nicht herangezogen werden, und die andre kann nur eine der letzteren erklären. Wenn man nämlich wie diese beiden Forscher von der Voraussetzung ausgeht, dass nur diploide und tetraploide Rosen existiert haben, so ist schwer einzusehen, wie Bastarde solcher Arten oder Rückkreuzungen der Primärbastarde mit den Stammarten Gametenzellen mit höheren Chromosomenzahlen als 14 erzeugen könnten, selbst wenn man mit sehr unregelmässiger Chromosomenteilung bei der Meiosis der Bastarde rechnet. Gametenzellen mit 21 Chromosomen könnten nur dann von einem triploiden Bastard hervorgebracht werden, wenn man voraussetzt, dass die Affinität zwischen den Chromosomen bei der Reduktionsteilung vollständig aufgehoben und dass letztere durch eine rein vegetative Teilung ersetzt worden wäre. Bei den von mir untersuchten triploiden Bastarden jedoch erfolgt im Gegenteil die Bindung der homologen Chromosomen sehr regelmässig nach dem *Drosera*-Schema. In der Tat lässt nur die Existenz hexaploider Rassen die Erzeugung 21-chromosomiger Gametenzellen begreiflich erscheinen. Man kann in diesem Zusammenhang nicht auf das Verhältnis bei z. B. *R. rubrifolia* hinweisen, die ja eine tetraploide Art ist, aber auch 21-chromosomige Gameten (Eizellen) produziert, denn es ist ja gerade die Chromosomengarnitur dieser Art, die erklärt werden soll ($7_{II} + 14_I$). Die andre der beiden von BLACKBURN und HARRISON gedachten Möglichkeiten für die Entstehung vielchromosomiger Gameten, nämlich die Erzeugung von Riesenkernen durch Vereinigung der beiden homotypen Spindeln, kann, wie ich vorhin bemerkte, wohl die Entstehung 28-chromosomiger Gameten bei tetraploiden Arten erklären, gibt aber keine befriedigende Aufklärung über die Entstehung von Gametenzellen mit genau 21 und 35 Chromosomen.

Die Chromosomengarnituren bei den *Caninae*-Rosen können also nach meiner Überzeugung nur auf eine einzige Weise erklärt werden, nämlich so, dass sie aus Bastardierungsprozessen zwischen Formen mit verschiedenen Chromosomenzahlen hervorgegangen sind. In der Tat haben wir hier das erste Beispiel einer Pflanzengruppe mit apomiktischer Embryobildung, welche aus zytologischen Gründen als notwendigerweise durch Bastardierung zwischen verschiedenchromosomigen Formen entstanden angesehen werden muss. Die ERNST'sche Bastardierungshypothese hat demgemäss in der *Canina*-Sektion der Gattung *Rosa* eine zytologische Bestätigung gefunden, wenigstens in der Hinsicht, dass die Rosen, bei denen apomiktische Samenbildung bis jetzt nachgewiesen wurde oder aber wahrscheinlich erscheint, aus zwingenden Gründen als Bastarde aufgefasst werden müssen. Auch in einer anderen Hinsicht bestätigen die Verhältnisse innerhalb dieser Pflanzengruppe ERNST's Gedankengang. Dieser Verfasser drückt nämlich in seiner grossen Arbeit folgende Ansicht aus (p. 602): »Die Hypothese vom hybriden Ursprung der Apogamen nimmt im Gegensatz zu den bisherigen, in Weiterentwicklung der de BARY'schen Anschauung entstandenen Ansichten vom allmählichen Eintritt des Geschlechtsverlustes und des Übergangs zur Apogamie, ihre plötzliche Entstehung als Fortpflanzungsform der ersten oder einer der ersten Generationen von Bastarden an.« Dass die Chromosomengarnituren bei allen untersuchten zur *Canina*-Sektion gehörenden Formen den reinen F_1 -Typus nach dem *Drosera*-Schema repräsentieren, muss doch bedeuten, dass die Fortpflanzung dieser Rosen auf apomiktischem Wege

von der Zeit an, da deren droseroide Chromosomengarniture entstanden, vor sich gegangen ist (Kap. 2).

Ob die Rosen der *Canina*-Sektion als Artbastarde oder als Rassenbastarde anzusehen sind, kann schwerlich mit Sicherheit entschieden werden. Wie aus Kap. 4 hervorgeht, halte ich es jedoch für wahrscheinlich, dass erstere Möglichkeit vorliegt. Von führenden Rhodologen ist sogar die Ansicht ausgesprochen worden, dass gewisse Formen Sektionsbastarde seien: *R. stylosa* wird z. B. von CRÉPIN als Bastard zwischen der systylen *R. arvensis* und einer Rose des *Canina*-Typus gedeutet, und *R. Fungillii* wird von CHRIST als ein uraltes Kreuzungsprodukt zwischen Rosen der *Gallica*- und der *Canina*-Gruppe angesehen. Der ganz beträchtliche Unterschied in der Chromosomenzahl, der die Stammformen dieser hybriden *Caninae*-Rosen ausgezeichnet haben muss, beweist zwar noch nicht, dass dieselben verschiedenen »Arten« angehört haben, gibt aber dieser Auffassung Nahrung (vgl. S. 247).

Da nach meiner Ansicht die apomiktischen Rosen der *Canina*-Sektion aus zytologischen Gründen mit Notwendigkeit als Bastarde verschiedenchromosomiger Formen (wahrscheinlich Spezies) angesehen werden müssen, so wage ich es jedoch darum nicht, mich der Anschauung anzuschließen, dass es gerade die sich in den Chromosomengarnituren dieser Rosen manifestierenden Bastardierungen sind, die die eigentliche Ursache für die Entstehung der Apomixis sind. Es wäre nämlich nicht undenkbar, dass eine oder beide Stammformen der verschiedenen Kreuzungen Anlage für die Ausbildung von Nuzellarembryonen besessen und sich vielleicht sogar partiell dieser Fortpflanzungsweise bedient haben. Ich teile daher die Auffassung, die HOLMGREN (1919, S. 8) ausgesprochen hat: »Aber wenn es sich auch feststellen liesse, dass Möglichkeiten überall vorlägen, die apogamen Arten als Bastarde zu deuten, so haben wir damit doch keinen wirklichen Beleg für die Ursache der Apogamie, denn die Bastardierung kann sehr wohl ein bedeutungsvolles Moment sein bei der Entstehung der apogamen Formen und vielleicht sogar eine Voraussetzung dafür, ohne dass jedoch ein eigentliches Kausalverhältnis zwischen den beiden Erscheinungen bestände«. Wie es sich nun auch mit einer Neigung zur Apomixis bei den *Caninae*-Eltern verhalten hat, so zeigen die zytologischen Verhältnisse doch, dass diese Fortpflanzungsweise erst durch diese Kreuzungsprozesse zwischen verschiedenchromosomigen Formen vorherrschend wurde.

HOLMGREN (1919) hat mit Recht hervorgehoben, dass für die Lösung der Frage nach den Ursachen der Apomixis andere Methoden als die zytologischen erforderlich sind. »Namentlich die experimentelle Forschung muss wohl der Lösung dieses Problems den Weg vorbereiten, und besonders in der Gattung *Hieracium* scheinen die Verhältnisse für die exakte Forschung vielversprechend zu sein. OSTENFELD (1910) hat ja schon durch die Kreuzung *Hier. auricula* $\times$ *H. aurantiacum* nachgewiesen, dass sexuelle Embryobildung durch Bastardierung vererbt werden kann, und derartige Kreuzungsversuche mit Hilfe eines umfangreichen Materials werden sicherlich die Frage ihrer Lösung näher bringen« (S. 113). Ich möchte hier nur hinzufügen, dass ebenso wie die Möglichkeit vorhanden ist die Vererbung der Aposporie innerhalb der *Pilosella*-Gruppe zu untersuchen, so könnten auch gewisse experimentelle Untersuchungen über die Vererbung der Agamospermie der *Caninen* ausgeführt werden. Die letzteren sind ja nicht

obligat apomiktisch, sondern können mit sexuellen Arten Bastarde bilden (vgl. *R. alba*, *involuta* und *hibernica*). Könnte ein solcher Bastard hergestellt oder gefunden werden, der wenigstens einigermaßen fertil wäre, so könnten, wenn die Versuche in grossem Umfang gemacht würden, beim Studium der Nachkommenschaft dieses Bastards, interessante Resultate in bezug auf die Vererbung der apomiktischen Fortpflanzungsart zu erwarten sein. Doch scheinen die Versuchsmöglichkeiten innerhalb dieser Pflanzengruppe enger begrenzt zu sein als innerhalb *Pilosella*, denn es sieht fast so aus, als ob Bastarde zwischen *Caninae* und sexuellen Arten nicht hervorgebracht werden könnten, wenn man die ersteren als Pollenpflanzen benutzt.

Kap. 4. Über die Herkunft der hybriden und agamospermen Kollektivspezies der *Canina*-Sektion.

Da wir also durch das Studium der Chromosomen-Garnituren der Rosen der *Canina*-Sektion gefunden haben, das sämtliche hier untersuchte, dieser Sektion angehörende Arten und Formen sich als infolge des apomiktischen Fortpflanzungsmodus fixierte Bastarde der F_1 -Generation manifestieren, so kommt es zunächst darauf an, sich darüber eine Ansicht zu bilden, unter welchen Umständen diese Kreuzungen zustande gekommen sind. Welche waren die Stammeltern und wann und wo fanden die Bastardierungsprozesse statt?

Erstens muss der Frage Aufmerksamkeit gewidmet werden, ob man Anlass hat, anzunehmen, dass möglicherweise gegenwärtig ausser den hybriden und apomiktischen *Caninae*-Rosen auch derselben Sektion angehörige Formen existieren, welche ausschliesslich oder wenigstens im überwiegenden Grade eine sexuelle Fortpflanzung haben, und welche auch nicht in zytologischer Hinsicht mit den F_1 -Hybriden zu vergleichen wären. Falls solche Formen existierten, könnte man nämlich den Verdacht hegen, dass dieselben in erster Linie Stammformen der hybriden *Caninae*-Arten wären. Kann also das untersuchte Material als völlig repräsentativ für die ganze Sektion betrachtet werden, oder gibt es auch sexuelle Formen, welche es mir nicht gelungen ist, meinem Untersuchungsmaterial einzuverleiben?

Schon aus den kleinen Notizen betreffs der geographischen Verbreitung, welche in dem beschreibenden, systematischen Abschnitt für jede Spezies gemacht sind, dürfte hervorgehen, dass die untersuchten *Caninae*-Arten aus den verschiedensten Gegenden des Verbreitungsareals der Sektion stammen. Unter dem untersuchten Material gibt es z. B. endemische Formen aus dem nördlichen europäischen Grenzbezirk der Sektion, z. B. *R. coriifolia* **solanifolia* und *coriifolia* **helsingica*, zahlreiche skandinavische und mitteleuropäische Arten und Formen, die westeuropäische *stylosa*, die auch von der englischen var. *evanida* vertreten ist, die alpine *rubrifolia*, die mediterranen *sicula*, *glutinosa* und *Seraphini*, die pontische *ferox* und *glutinosa* var. *lioclada* aus dem Libanon. In dem Untersuchungsmaterial sind weiter sämtliche Subsektionen, in welchen

die *Caninae* verteilt zu werden brauchen, vertreten. Um indessen die Frage näher zu beleuchten, in welchem Grade das studierte Material die ganze Sektion repräsentiert, will ich in dem folgenden eingehend darüber berichten, in welchem Massstabe dasselbe dem Verbreitungsareal und der Artenanzahl entspricht.

Die geographische Verbreitung der *Canina*-Sektion.

Die wildwachsenden Rosen kommen ausschliesslich auf der nördlichen Hemisphäre vor und zwar in den temperierten und arktischen Gebieten derselben. Nur vier Spezies werden südlich von dem Wendekreis des Krebses (Indien, Abessinien und Mexiko) getroffen, und von diesen ist wenigstens eine dort sicherlich nur verwildert (*R. Montezumae* in Mexico). Ausschliesslich in Nordamerika kommen die Sektionen *Caralinae* und *Minutifoliae* vor. In demselben Weltteil gibt es auch einen Repräsentanten für die subtropische Sektion *Systylae* und viele Vertreter für die artreichen, kalttemperierten und arktischen *Cinnamomeae*. Die meisten Sektionen sind rein asiatisch (*Indicae*, *Banksiae*, *Microphyllae*, *Laevigatae*, *Bracteatae*, *Sericeae*, *Luteae* und die als eine besondere Untergattung betrachtete *Hultheimia*). Auch die *Systylae*, *Cinnamomeae* und *Pimpinellifoliae* haben in diesem Weltteil ihre reichste Entwicklung erreicht. Diejenige Sektion, die in diesem und dem folgenden Abschnitt näher erörtert werden soll, und die gleichzeitig die formenreichste von allen ist, *Caninae*, hat dagegen ihre hauptsächliche Verbreitung in Europa. Dort gibt es auch 3 Spezies der *Systylae*, 3 der *Cinnamomeae*, 1 der *Pimpinellifoliae* und den einzigen Vertreter der *Gallicae*. In Nordafrika sind nur die *Caninae* und die *Systylae* repräsentiert. Die dort angetroffenen Arten kommen aber auch in Europa vor.

Die geographische Verbreitung der *Canina*-Sektion habe ich, durch die untenstehende Kartenskizze zu veranschaulichen versucht. Diese Skizze ist auf Grundlage einer grossen Anzahl teils ausschliesslich rhodologischer und teils allgemein floristischer Arbeiten ausgeführt. Die nordöstliche Grenze der Sektion ist unsicher, da ich nur spärliche Angaben über die Verbreitung der *Caninae*-Spezies in Ostrussland und den transuralischen Gebieten habe finden können. Beim Studieren der Karte findet man, dass die Sektion in Europa ihre Hauptverbreitung hat. Vertreter dieser Sektion fehlen jedoch in Island, in den nördlichsten Teilen der skandinavischen Halbinsel, Finnlands und Russlands sowie in der grossen Steppenzone Südrusslands. Derjenige Teil von Afrika, wo solche Rosen anzutreffen sind, ist recht unbedeutend, nämlich nur das Gebiet des Atlasgebirges, sowie die Kanariensinseln und Madeira. Was Westasien anbetrifft, so sind es folgende Länder, die von der Grenzlinie für die Verbreitung der *Caninae*-Rosen umschlossen werden: Kleinasien, Syrien, der Sinai, der Kaukasus, Armenien, Kurdistan, Persien, Belutschistan Afghanistan und die Bergländer im südöstlichen Teil von Westturkestan. Dagegen scheint diese Sektion auf der Halbinsel Arabien, in Mesopotamien und in dem steppen- und wüstenartigen Teil von Westturkestan nicht repräsentiert zu sein. Ob es auch Vertreter der *Caninae*-Sektion in den Steppengegenden zwischen Turgai und Tarbagatai gibt und ob daher die beiden auf der Karte sichtbaren keilförmigen Ausbreitungsgebiete zu beiden Seiten der Kirgisensteppe vereinigt

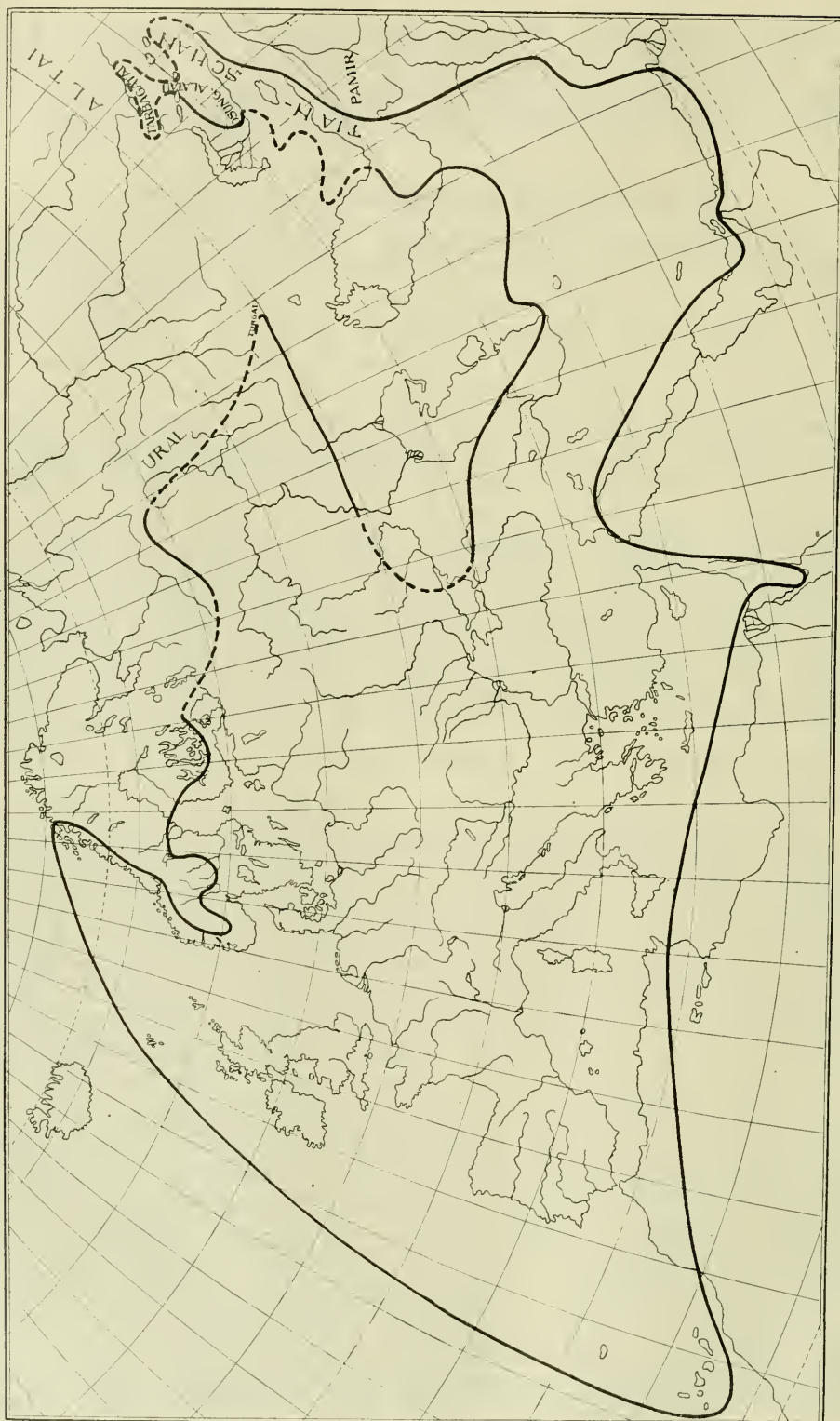


Fig. 56. Die geographische Verbreitung der *Canina*-Sektion.

werden müssten, habe ich mit Hilfe der mir zugänglichen Litteratur nicht feststellen können.

Es ist interessant zu beobachten, dass die *Caninae*-Rosen innerhalb ihres asiatischen Gebiets eigentlich nur in Bergländern angetroffen werden. Beachtenswert ist die östliche Grenze für die Verbreitung der Sektion; dieselbe scheint nämlich mit der natürlichen Grenzlinie zwischen Vorderasien einerseits und Süd- und Mittelasien andererseits zusammenzufallen. Vom Arabischen Meer folgt sie demgemäss den Suleimanbergen bis zum Westabhange des Pamirplateaus und geht dann längs der Grenze zwischen Russisch-Asien und China weiter, über die Tian-schan-Ketten, das dsungarische Ala-tau und Tarbagatai. Den letztgenannten nordöstlichen äussersten Posten hat die »*R. canina* var. *vulgaris*» inne, und diese Auskunft gibt TRAUTVETTER (Bull. Soc. Nat. Moscou 1860). Von dem noch weiter nach Norden gelegenen Altaigebiet ist, soweit ich finden konnte, während der letzten 100 Jahre von dem Vorkommen einer *Caninae*-Rose nichts bekannt geworden, auch nicht von anderen Stellen Sibiriens. Ältere Angaben über das Vorkommen auf dem Altai und in Sibirien von *Caninae*-Rosen (*canina* und *villosa*) sind jedoch vorhanden (GMELIN 1768, GEORGI 1775, FALK 1786 und GEORGI 1800). Da ich keine Bestätigung dieser Angaben finden konnte, habe ich sie unberücksichtigt gelassen. In einigen Fällen scheint übrigens eine Verwechslung mit anderen Rosen vorzuliegen. GEORGI (1800) gibt z. B. an, dass *R. canina* ausser in Sibirien auch auf Kamtschatka und an den amerikanischen Küsten angetroffen wird, wo sie jedoch ganz sicher nicht existiert. In LEDEBOURS Flora Altaica II (1830) werden 8 *Rosa*-Formen aufgezählt, aber keine von ihnen gehört der *Canina*-Sektion an. Viele Publikationen, welche die Resultate der vor circa einem Jahrzehnt von russischer Seite eifrig betriebenen floristischen Untersuchungen Westsibiriens enthalten, sind mir leider nicht zugänglich gewesen.

Östlich von der markierten Grenzlinie habe ich demgemäss keinen Fundort für Rosen der *Canina*-Sektion erwähnt gefunden. In HOOKER's Flora of British India wird keine spontan vorkommende Rose dieser Art genannt, dagegen wird unter den in Indien gezüchteten Rosen die bekannte *R. alba* L. erwähnt, die ja eine alte Kreuzung zwischen *R. gallica* und einer zur *Canina*-Sektion gehörenden Art, der *R. dumetorum*, ist. Auch nicht die allerneuesten systematischen und floristischen Arbeiten über die verschiedenen Teile Zentral- und Ostasiens haben eine der fraglichen Rosen aufgenommen (siehe unten).

In Amerika fehlen, abgesehen von einem einzigen, unsicheren Fall, spontan vorkommende Repräsentanten der *Canina*-Sektion. Diejenige Form, für welche ein amerikanischer Ursprung angenommen worden ist, ist *R. Montezumae* (= *R. mexicana*), welche von A. VON HUMBOLDT und BONPLAND in den Bergen von Zentralmexiko entdeckt wurde. Sie steht der *R. canina* am nächsten und unterscheidet sich von derselben hauptsächlich durch ihre sehr schwache Bewaffnung. Indessen stellt sich CRÉPIN (Prim.) vor, dass die *Montezumae* eine in Mexiko verwilderte *canina* darstellt und dass die letztere von den spanischen Eroberern in Mexiko eingeschleppt sein könnte. Es wäre natürlich sehr wünschenswert, dass auch dieser isolierte Repräsentant für die *Canina*-Sektion zytologisch untersucht würde. Ist es ein reiner Abkömmling der europäischen *canina*, so hat sie sicher dieselbe Chromosomengarnitur wie

die letztere. Ist sie jedoch amerikanischen Ursprungs, so würde das Antreffen eines abweichenden zytologischen Typus nicht überraschend kommen.

Sind alle jetzt lebenden Formen der *Canina*-Sektion hybridogen und agamosperm?

Hat man nun Anlass zu vermuten, dass alle zur *Canina*-Sektion gehörenden Rosen, die auf dem auf der Karte angegebenen weitgestreckten Gebiet vorkommen, von gleichartiger hybrider Natur sind, wie die von mir untersuchten? Gilt dieses Verhältnis auch für diejenigen Rosen, die z. B. auf den Inseln des Mittelmers vorkommen, und für diejenigen, die die äussersten Vorposten der *Canina*-Vegetation in Algier, in Belutschistan und auf dem Tianschan bilden? Die Annahme, dass dieses der Fall ist, erscheint nicht so unwahrscheinlich, wenn man sich davon überzeugt, was es für Arten sind, die in diesen Gegenden die Sektion repräsentieren. Man wird dann finden, dass es in den meisten Fällen Arten sind, die hier der Gegenstand einer Untersuchung waren, oder solche Arten die den untersuchten nahe stehen. An der Grenze von Süd- und Zentralasien hat nach den Angaben der Litteratur die Sektion folgende Repräsentanten: in Belutschistan *glutinosa*, in Afghanistan *dumetorum*, in Bokhara *glutinosa* und *coriifolia*, auf dem Tianschan und dem dsungarischen Ala-tau *coriifolia*, auf letzteren Berge und auf dem Tarbagatai *canina*. Die für den Ural und Turgai in der Kirgisensteppe angegebenen Funde gehören zu *coriifolia*. Von diesen Arten ist keine ausschliesslich asiatisch und ihre untersuchten europäischen Formen zeigen alle hybride Natur. Von einer der genannten Arten habe ich sogar eine Sippe untersucht, die sicher asiatischen Ursprungs ist. Meine hexaploide *glutinosa* var. *lioclada* stammt nämlich von einem spontanen Strauch aus dem Zedernwalde des Libanon. Eine andre Art meines Materials, nämlich *ferox* ist ihrer Ausbreitung nach überwiegend asiatisch. Sie kommt nämlich ausser in der Krim und auf einer Stelle in Siebenbürgen, in Kleinasien und Kaukasien vor. Es gibt indessen im Orient auch einige Arten, die ich nicht untersucht habe. Sie werden weiter unten genannt. Von den in Nordafrika vorkommenden 7 *Caninae*-Arten habe ich vier untersucht, nämlich *canina*, *dumetorum*, *sicula* und *agrestis*, dagegen nicht die folgenden drei: *micrantha*, *Pouzini* und *montana*, welche jedoch nicht ausschliesslich afrikanisch sind, sondern auch in Süd- und teilweise in Mitteleuropa anzutreffen sind, und was das Mittelmeergebiet betrifft, habe ich zwei Individuen der am meisten als zentralmediterran anzusprechenden Arten untersucht, nämlich *Seraphini*, die auf Korsika, Sardinien, Sizilien, dem italienischen Festlande, in Rumelien und in den Ligurischen Seealpen vorkommt.

Um die Frage zu beleuchten, ein wie grosser Teil der Arten dieser Sektion untersucht worden sind, gebe ich hier unten ein Verzeichnis über dieselben. Die Namen, der Umfang und die Verbreitung der Arten stimmen in der Hauptsache mit KELLER (1900) überein. Ein Teil der orientalischen Formen sind nach CHRIST in Fl. Orient. Suppl. aufgenommen. Die Ziffern hinter den Artnamen geben die Anzahl der von mir untersuchten Individuen an, welche gleichzeitig gewöhnlich verschiedene Sippen repräsentieren.

Untersektion *Fenzilliae*

- Fenzillii* 5 Mitteleur., Frankr., Südrussl., Tanskauk., Armen.

Untersektion *Rubrifoliae*

- rubrifolia* 3 Hochgebirg. Mitteleuropas, Pyr., Cevenn., N. Apenn., Serb.

Untersektion *Vestitae*

- orientalis* — Montenegro, Kleinas., Assyrien, Persien.
pomifera 2 Europa, Westasien bis Armen.
mollis 3 Nordeur., Westeur., Westasien bis Persien.
omissa — Mitteleur., Westeur.
tomentosa 6 Europa, Kauk., Kleinas.
haeckeliana — Griechenl. Südtal.
armena — Armenien.

Untersektion *Rubiginosae*

- rubiginosa* 4 Europa.
sicula 1 Südeur., Nordafrika, Kleinasien.
glutinosa 4 Südeur., Westasien.
arabica — Sinai.
elliptica 1 Mitteleur., Westeur.
micrantha — Mitteleur., Westeur., Südeur., Nordafr., Westas.
asperima — Kurdistan, Persien.
ferox 1 Siebenbürgen, Krim, Kauk., Kleinas.
agrestis 2 Mitteleur., Westeur., Südeur., Nordafr.
inodora 1 Westschweden, Mitteleur.
caryophyllacea — Ungarn, Kroatien, Westrussl., Südschweden.
Seraphini 2 Korsica, Sard., Siz., Ital. Festl., Rumel., Ligur. Seealp.
iberica — Kauk.

Untersektion *Eucaninae*

- stylosa* 3 Westeuropa.
tomentella 4 Europa.
Pouzini — Südeur., Nordafr.
canina 7 Europa, Nordafr., Westasien.
dumetorum 2 Europa, Nordafr., Westasien.
glauca 9 Nördl. und gebirg. Eur., Westasien.
coriifolia 17 Nördl. und gebirg. Eur., Westasien.
rhaetica — Alpen.
Chavini — Alpen.
abietina — Alpen.
uriensis — Alpen.
montana — Alpen, Südeur., Nordafr.

Berücksichtigt man nur die Anzahl der Arten, so repräsentiert das untersuchte Material nur etwas über die Hälfte der Sektion. Jedoch sind mehrere der

nicht untersuchten, hier als Spezies aufgenommenen Rosen, so nahe verwandt mit gewissen untersuchten, dass sie von einigen Verfassern nur als Varietäten oder als Mittel-Formen zwischen Arten der letzteren Kategorie aufgefasst werden. Diese ihre grosse äussere Übereinstimmung mit den letztgenannten scheint wenigstens nicht für einen abweichenden zytologischen Bau zu sprechen. Die fünf, auf der Liste zuletzt genannten Alpenformen gehören z. B. dem Verwandtschaftskreise der Arten *glauca*, *coriifolia* und *canina* an. Mehrere der hier angeführten orientalischen Arten sind wenig studiert, und ihr Artwert ist noch strittig. *R. armena* z. B. ist nach CHRIST möglicherweise ein *tomentosa*-Bastard, und *arabica* wird von CRÉPIN als eine Varietät der *glutinosa* aufgefasst. Auch die übrigen nicht untersuchten Arten schliessen sich nicht nur was äussere Eigenschaften sondern auch was ihre Formenbildung anbetrifft so eng an gewisse untersuchte Arten an, dass es kaum denkbar ist, dass wir bei ihnen einen anderen zytologischen Bau finden sollten.

Für zwei dieser, von mir nicht untersuchten Arten ist es jedoch durch die Arbeit anderer Forscher nachgewiesen, dass sie vom Sektionstypus nicht abweichen. Bei drei verschiedenen Formen der *R. omissa* haben nämlich BLACKBURN und HARRISON (1921) dieselbe Chromosomengarnitur wie bei *mollis* gefunden, und bei *micrantha* hat SCHWERTSCHLAGER (1915) durch Experiment apomiktische Samenbildung nachgewiesen. Mehrere der von mir untersuchten Arten sind auch mit völlig übereinstimmendem Resultat von BLACKBURN und HARRISON untersucht worden, nämlich *coriifolia* (2 verschiedene Formen), *glauca* (4), *canina* (4), *dumetorum* (2), *rubiginosa* (2), *tomentosa* (2) und *mollis* (2).

Ich glaube demgemäss nicht, dass wir unter dem aufgeführten Repräsentanten der Sektion irgend eine Rose ohne den hybriden Charakter antreffen werden, eine Rose mit ausschliesslich gepaarten Chromosomen während der heterotypen Teilung, mit ausschliesslich wohl ausgebildeten Pollenkörnern und mit in überwiegendem Grade sexueller Fortpflanzung. Daher ist meine Auffassung die, dass man, solange es nicht gelungen ist, den Beweis für die wirkliche Existenz einer solchen zur *Canina*-Sektion gehörenden, nicht hybriden, sexuellen Form zu erbringen, die Alternative als die wahrscheinlichere annehmen muss, dass solche Formen jetzt nicht länger existieren.

Es ist selbstverständlich sehr schwierig, auf zytologischem Wege einen endgültigen Beweis für diese Annahme zu erbringen, denn dazu wäre es nötig, dass nicht nur Repräsentanten sämtlicher Kollektiv-Spezies der Sektion, sondern auch Vertreter der oft unerhört zahlreichen, verschiedenen Abänderungen dieser kollektiven Arten untersucht würden. Der Sicherheit eines positiven Beweises wird aber die Wahrscheinlichkeit der Hypothese um so näher kommen, je mehr solcher von systematischem und pflanzengeographischem Gesichtspunkt wichtiger neuer Formen zytologisch untersucht werden.

Sexuelle Spezies innerhalb anderer agamospermer Pflanzengruppen.

Bei einigen anderen Gattungen mit apomiktischer Embryobildung sind dagegen selbst innerhalb der agamospermen Sektionen sexuelle Arten nachgewiesen worden.

Nach den experimentellen Untersuchungen von OSTENFELD (1910, 1912) ist nachgewiesen worden, dass innerhalb der *Hieracium*-Gattung, ausser der Untergattung *Stenotheca* mit, soviel man weiss, ausschliesslich sexuellen Arten, noch zwei andere Untergattungen, *Pilosella* und *Archieracium*, zum überwiegenden Teil aus fakultativ oder obligat apomiktischen Arten bestehen. Die letztgenannten Untergattungen gleichen auch darin den Rosen der *Canina*-Sektion, dass die meisten ihrer untersuchten Arten aus genetischen oder zytologischen Gründen (ROSENBERG 1917) als Produkte von Kreuzungen zwischen verschiedenchromosomigen Gameten gedeutet werden können. Indessen gibt es auch rein sexuelle Arten innerhalb dieser beiden apomiktischen Untergattungen, innerhalb *Pilosella* z. B. *H. auricula*, innerhalb *Archieracium* z. B. *H. umbellatum* und *virga-aurea*. Von *H. umbellatum* gibt es sogar sowohl rein sexuelle als auch apogame Rassen.

Auch bei *Taraxacum*, innerhalb welcher Gattung scharf getrennte Sektionen nicht vorzukommen scheinen, existiert neben zahlreichen apogamen auch eine geringe Anzahl rein sexueller Arten. Dasselbe scheint auch für die *Alchemilla*-Gruppe *Alpinae* zu gelten, jedoch nicht für die Gruppe *Vulgares* derselben Gattung, denn innerhalb der letzteren sind nur apomiktische Formen angetroffen worden.

Können die sexuellen Stammformen der jetzigen hybriden *Caninae*-Spezies unter den lebenden Arten der übrigen Sektionen gesucht werden?

Da also keine zur *Canina* Sektion gehörigen Rosen zu existieren scheinen, welche als Stammformen der hybriden, agamospermen Arten betrachtet werden können, kann man sich fragen, ob systematische und zytologische Gründe dafür sprechen, dass diese Stammformen ausschliesslich unter den jetzt lebenden sexuellen Arten, die zu anderen Sektionen der Gattung gehören, zu suchen sind.

Wir wollen nun untersuchen, ob die zu anderen Sektionen gehörenden Rosen, die innerhalb des eigenen Verbreitungsgebiets der *Canina*-Sektion vorkommen, diejenigen zytologischen und systematischen Eigenschaften besitzen, welche die Stammlern der *Caninae*-Spezies ausgezeichnet haben müssen. Ich gebe in folgendem ein Verzeichnis der innerhalb dieses Gebiets angetroffenen sexuellen Arten.

In Europa, zum Teil auch in Nordafrika:

	Haploide Zahl	Untersuchte Individuen, häufig verschiedene Formen vertretend
Sektion <i>Systylae</i>		
<i>arvensis</i>	7	1
<i>sempervirens</i>	7	1
<i>moschata</i>	7	2
Sektion <i>Cinnamomeae</i>		
<i>cinnamomea</i>	7	6
<i>pendulina</i>	14	6
<i>acicularis</i>	28	2

	Haploide Zahl	Untersuchte Individuen, häufig verschiedene Formen vertretend
Sektion <i>Pimpinellifoliae</i>		
<i>pimpinellifolia</i>	14	10
Sektion <i>Gallicae</i>		
<i>gallica</i> (im weitesten Sinne)	14	12
In Westasien (bis zum Pamir und Altai) kommen noch folgende Arten vor:		
Untergattung <i>Hultheimia</i>		
<i>persica</i>	7	1
Sektion <i>Systylae</i>		
<i>phoenicea</i>	7	1
Sektion <i>Cinnamomeae</i>		
<i>beggeriana</i>	7	4
<i>laxa</i>	7 (und 14?)	2
<i>oxyodon</i> (kaukasisch)	?	—
<i>macrophylla</i>	7	1
<i>webbiana</i>	7	1
<i>elymaitica</i>	7	1
<i>fedtschenkoana</i>	14	2
Sektion <i>Pimpinellifoliae</i>		
<i>Ecae</i>	7	1
Sektion <i>Luteae</i>		
<i>lutea</i>	14	2
<i>hemisphaerica</i>	14	2

Aus der Tabelle geht hervor, dass alle für dieses Gebiet angegebenen Arten, bis auf eine einzige, untersucht worden sind. Möglicherweise gibt es an der äussersten Grenzlinie zu Zentralasien noch irgend eine Art. Wir finden, dass die untersuchten Formen der angeführten Arten im allgemeinen diploid und tetraploid sind. Keine einzige hexaploide Form ist angetroffen worden, aber wohl eine oktoploide, die zirkumpolare *acicularis*.

Dank den regelmässigen Bindungsverhältnissen während der Reduktionsteilungen bei den hybriden *Caninae*-Rosen ist es, wie bereits gezeigt wurde, möglich, die Chromosomenzahl der Eltern zu berechnen. Da die Anzahl der Gemini bei allen Arten der Sektion 7 ist, muss die eine Stammform bei jeder Kreuzung diploid ($x = 7$) gewesen sein. Solche diploide Rosen existieren fast in allen *Rosa*-Sektionen, und kommen auch, wie aus obiger Liste hervorgeht, innerhalb des eignen Verbreitungsgebiets der *Canina*-Sektion in grosser Anzahl vor, so dass für den zytologischen Standpunkt keinerlei Schwierigkeiten für die Annahme vorliegen, dass die heute lebenden diploiden Rosen zur Entstehung

der *Caninae*-Formen beigetragen haben. Von systematischem Standpunkt wäre es jedoch nicht so leicht zu bestimmen, welche diese diploiden Stammarten sein könnten, denn das Aussehen der *Caninae*-Rosen unterscheidet sich im allgemeinen recht beträchtlich von dem der andern Rosen. Dass doch einige solche, zu andern Sektionen gehörige diploide Formen wirklich in Frage kommen können, wird in folgendem näher besprochen werden.

Die andre Stammform einer jeden der Kreuzungen, von denen die jetzigen *Caninae*-Rosen ihren Ursprung herleiten, muss dagegen eine hohe Chromosomenzahl, nämlich 21, 28 oder 35, gehabt haben, welche Zahlen den drei verschiedenen Chromosomengarnituren entsprechen, die innerhalb der Sektion vorkommen. Hochchromosomige Rosen sind heutzutage selten und werden nur innerhalb der Sektion *Cinnamomeae* angetroffen. Eine dekaploide Form ($x = 35$) habe ich jedoch nie gefunden, weder bei den innerhalb des Verbreitungsgebiets der *Canina*-Sektion vorkommenden noch auch bei auf andern Stellen wachsenden Arten. Die einzige oktoploide ($x = 28$) Art, die ich überhaupt angetroffen habe, ist die erwähnte *acicularis*. Die Mehrzahl der *Caninae* muss jedoch gerade von oktoploiden Arten abstammen. Es dürfte jedoch aus rein morphologischen Gründen ausgeschlossen sein, dass die *R. acicularis* der eine der Eltern aller dieser zahlreichen *Caninae*-Spezies sein könnte. Die hexaploide Zahl habe ich nur bei den zu der *Cinnamomea*-Sektion gehörenden Arten von chinesischem und amerikanischem Ursprung gefunden, z. B. bei *Moyesii*, *Sveginzowii* und *nutkana*. Aber selbst in diesem Falle dürfte es aus systematischen Gründen auf Schwierigkeiten stossen, von diesen *Cinnamomeae*-Rosen die *Caninae*-Arten herzuleiten, die eine hexaploide Stammform gehabt haben müssen, z. B. *mollis*, *pomifera* und *rubrifolia*.

Wenn die Kreuzungen, die zu der Entstehung der hybriden und agamospermen *Caninae*-Arten geführt haben, verhältnismässig späten Datums sind, sollte man erwarten, dass noch jetzt innerhalb des eigenen Verbreitungsgebiets der Sektion sexuelle Arten mit den zytologischen und äusseren Eigenschaften existieren, welche die Stammformen dieser Bastarde gehabt haben müssen. Aus obiger Darstellung geht hervor, dass es wohl zahlreiche diploide Arten gibt, aber dass nur eine einzige zu der *Cinnamomea*-Sektion gehörige Spezies die für den andern Teil geforderte hohe Chromosomenzahl besitzt. Diese Art könnte aus systematischen Gründen doch nicht als Stammform aller pentaploiden *Caninae*-Arten angesehen werden. Hexaploide und dekaploide Arten sind im genannten Gebiet überhaupt nicht angetroffen worden. Eine dekaploide Art ist, wie erwähnt, überhaupt noch nicht gefunden worden, und die gefundenen hexaploiden Arten, die ihrem Äusseren nach auch recht stark von den *Caninae*-Rosen abweichen, gehören ganz anderen Floragebieten an, nämlich Zentralchina und Nordamerika. Da ausserdem, wie bereits hervorgehoben wurde, innerhalb der *Canina*-Sektion selbst keine Rosen mit den erforderlichen Eigenschaften nachgewiesen werden konnten, sehe ich es als im höchsten Grade wahrscheinlich an, dass die betreffenden Bastardierungen sehr alten Datums sind und zwar dass sie in einer Zeit vor sich gingen, als es noch *Caninae*-ähnliche, normalgeschlechtliche Rosen mit hohen Chromosomenzahlen gab. Da wildwachsende *Caninae* in Nordamerika und Ostasien ganz und gar fehlen, ist es wahrscheinlich, dass diese Kreuzungen innerhalb des jetzigen Verbrei-

tungsgebiets der Sektion stattgefunden haben. Welche Vorstellung können wir uns nun von dem ungefähren Zeitpunkt der Kreuzungen und der Ursache für das Verschwinden der sexuellen Stammformen machen?

**Von welcher Zeit datieren die Bastardnatur und die Apomixis der
Caninae-Rosen?**

Man kann das Zustandekommen der betreffenden Kreuzungen unmöglich in den Zeitraum nach der letzten Vereisung verlegen, einerseits wegen der Verbreitung, die viele der Kreuzungsprodukte heutzutage aufweisen, andererseits und vor allem wegen des, soweit bis jetzt bekannt ist, völligen Fehlens der formenreichen, hochchromosomigen *Rosa*-Gruppe, die zur Entstehung der *Canina*-Arten beigetragen haben muss. In alluvialer Zeit haben ja keinerlei besonders ernste äussere Gefahren dem betreffenden *Rosa*-Bestand drohen und sein vollständiges Aussterben veranlassen können. Ein solcher äusserer Faktor von ausserordentlich grossem Gewicht war jedoch die Klimaverschlechterung während der Eiszeit. Eine grosse Anzahl paleo-botanischer Untersuchungen haben gezeigt, dass es vor der Eiszeit, im Pliozän, in Europa eine warmtemperierte Flora gegeben hat, die mit den heutigstags in den bergigen Gegenden Westchinas und im atlantischen Nordamerika vorhandenen Arten nahe verwandt und zum Teil identisch war. In diese letzteren Gegenden wurden durch die während des Pliozäns sich immer stärker geltend machende Klimaverschlechterung jene Pflanzenvereine herabgetrieben, die in einem früheren Zeitraume eine zusammenhängende zirkumpolare Tertiärflora gebildet hatten. In Ostchina und längs Amerikas atlantischer Küste gab es keine sich von Westen nach Osten hinziehenden Gebirgsketten, die der südwärts wandernden arktotertiären Flora den Weg versperren konnten; die letztere fand im Gegenteil während der Eiszeit hier eine Freistadt. Bei der später eintreffenden Klimaverbesserung suchten diese Floraelemente ihren Weg auf die Bergesabhänge hinauf, und können nun im westlichen China und auf dem Himalaya in einer Höhe von 1500—2000 m. (REID 1910) angetroffen werden. In Europa und den andern Teilen Asiens gab es für diese Flora keine derartigen Möglichkeiten der Rettung, soweit die Arten auf den eisfreien Gebieten nicht Widerstand leisten konnten. Die Bergländer, die sich in Europa und Asien in west-östlicher Richtung von dem Atlantischen Ozean (Pyrenee) quer bis nach Ostasien hinziehen, bildeten für die meisten Arten der arktotertiären Flora eine unübersteigliche Mauer, namentlich für Bäume und Büsche: «By the influence of the east and west mountain chains it (d. h. der Erklärungsversuch von REID) accounts for the destruction of this rich flora of trees and shrubs, which in Europe has left so few living traces of its existence» (REID 1915, S. 23). «For the West Asian and European stream, from the Atlantic seaboard till the costal plain of China was reached, the way was everywhere closed in temperate regions, by impassable East- and West-barriers of mountains, seas, and, perhaps, deserts. Against these barriers successive waves of migrants were driven, and perished, so that by the end of the Pliocene (Cromerian) scarcely a trace of their former existence was to be found, save in their fossil remains.» (REID 1920, S. 146.) Die Gefahr war jedoch noch nicht überstanden für die Elemente, denen es ge-

glickt war, der Ausrottung bei der ersten Vereisung zu entgehen. STOLLER (1909) hat es wahrscheinlich gemacht, dass es der *Brasenia purpurea*, die ein Mitglied dieser arktotertiären Flora war, noch in der von ihm vorausgesetzten zweiten Interglazialzeit gelungen war, an gewissen Stellen erhalten zu bleiben, und dass sie erst mit dem Herannahen des dritten Landeises zum völligen Aussterben kam.

Es fragt sich nun, ob nicht die hochchromosomigen sexuellen Rosen, die bei der Entstehung der heutigen hybriden *Caninae*-Arten mitgewirkt haben müssen, gerade dieser pliozänen Flora angehört haben und ob nicht die Ursache ihres, so weit man bis jetzt weiss, vollständigen Verschwindens ganz dieselbe gewesen ist, die das Verschwinden so vieler anderer Bäume und Sträucher aus Europa und Westasien veranlasst hat. Hat man nun in Europa irgend welche Rosenfossilien aus der Tertiärzeit gefunden? In REID's oben zitierten Arbeiten, die über die pliozänen Funde an Früchten, teils in den holländisch-preussischen Grenzgegenden, teils in England Bericht erstatten, ist keine Rose erwähnt, wohl aber *Rubus*-Arten. In mehreren anderen Arbeiten, welche tertiäre europäische Floren behandeln, sind jedoch allerlei Funde von *Rosa*-Fossilien bekannt gegeben, von denen die ältesten von oligozänem Alter sein sollen. DINGLER (1907, S. 33) zählt einen Teil derselben auf, andere Funde sind später beschrieben worden, aber über alle fossilen Rosen wird in dem Lehrbuch der Paläobotanik von POTONIÉ-GOTHAN (1921, S. 378) das Urteil gefällt: »Verschiedene zu *Rosa* L. gezogene Reste sind unsicher«. Aber selbst wenn diese Funde in der Tat sicher wären, so wären sie für die Lösung der Frage nach der Herstammung der *Caninae*-Rosen von geringem Interesse, denn für diesen Zweck müssten die Fossilien bedeutend vollständiger sein.

Dass die *Rosa*-Gattung jedoch trotz der unsicheren fossilen Funde von tertiärem Ursprung ist, braucht nicht angezweifelt zu werden. DINGLER (1907), der meiner Meinung nach die beste Darstellung der Geschichte der europäischen Rosen geliefert hat, schreibt bezüglich dieser Frage: »Dass aber die Gattung im jüngeren Tertiär vorhanden und damals schon circumpolar verbreitet gewesen sein muss, geht sowohl aus ihrer Verbreitung überhaupt als auch ganz besonders aus der geographischen Verbreitung der *Synstylae* und der *cinnamomea* Gruppe, man kann sogar sagen, schon einer einzigen Art dieser Gruppe, der circumpolaren nordischen *R. acicularis* LINDLEY hervor, wenn man überhaupt daran zweifeln wollte. Die Wurzeln der Gattung reichen höchst wahrscheinlich bereits in vortertiäre geologische Epochen zurück, wie wohl die der meisten anderen heutigen Dicotylengattungen, wenn auch der Nachweis dafür vielleicht nie mehr geliefert werden kann« (S. 33).

Nach meinem Erachten kann man in bezug auf Ort und Zeit für die Entstehung der hybriden *Caninae*-Rosen kaum zu einer andern Ansicht, als der oben skizzierten, gelangen, nämlich dass sie in dem Zeitraum kurz vor der Eiszeit in Europa und Westasien zu stande gekommen sind, also ungefähr innerhalb ihres jetzigen Verbreitungsgebiets. Dass dieses vor der Eiszeit geschehen sein muss, dafür spricht, abgesehen von der Verbreitung gewisser Arten, vor allem der Umstand, dass man auf diese Weise eine annehmbare Erklärung für die Ausrottung findet, welche die *Rosa*-Flora, aus der diese Kreuzungen hervorgegangen sein müssen, erfahren hat.

Über die wahrscheinliche systematische Stellung der Stammformen der
Caninae-Rosen.

DINGLER (1907) hat versucht das Bild der *Rosa*-Vegetation in Europa vor der Eiszeit zu rekonstruieren, und hat damit eine Schilderung geliefert, die sehr nahe mit den Schlussfolgerungen übereinstimmt, die man auf Grund zytologischer Untersuchungen zu ziehen genötigt ist. Da die Beschreibung mehrere interessante Punkte enthält, kann ich nicht umhin, sie in extenso anzuführen (S. 34): »Höchst wahrscheinlich hat keine der tertiären Rosenarten des ebenen Mitteleuropas die Vereisungskatastrophe in ihrer mitteleuropäischen Heimat überstanden. Was nicht auswandern konnte oder was nicht früher schon bis Südeuropa verbreitet war, ging zugrunde. Was überhaupt von Rosen im Tertiär unsere Ebenen bewohnte, lässt sich nur nach Analogie anderer Gattungen, von denen wir ein wenig mehr wissen oder aus allgemeinen pflanzengeographischen Erwägungen vermuten. Nicht unwahrscheinlich waren es zum Teil Arten, die heute noch im Mittelmeergebiete wohnen, wie *R. sempervirens* und vielleicht *R. moschata*, sowie andere heute in Europa ausgestorbene, den indischen verwandte, gemischt mit Formen, welche solchen der wärmeren Gebiete Nordamerikas oder Ostasiens nahe standen und ebenfalls ganz oder fast ganz aus Europa verschwunden sind. Dazu kamen aber jedenfalls Vorgänger oder Urformen mancher Arten, welche heute die Ebenen Mittel- und Südeuropas gleichzeitig bewohnen, wie *R. gallica*, *canina*, *micrantha*, *agrestis*, *arvensis* u. a. Den mitteleuropäischen Gebirgen gehörten wahrscheinlich die Stammformen der *pomifera* und *tomentosa*-Gruppe, von *rubrifolia*, *pendulina*, dem Norden wohl *cinnamomea* und *acicularis*-Formen und vielleicht *pimpinellifolia* an.«

Diese Beschreibung stimmt vollkommen mit dem Bilde von der Zusammensetzung der europäischen *Rosa*-Flora während des Pliozäns überein, das man sich machen muss, um sich die Entstehung der hybriden *Caninae*-Rosen erklären zu können. Man braucht sich nur vorzustellen, dass die »Vorgänger oder Urformen« der hier erwähnten *canina*, *micrantha*, *agrestis*, *pomifera*, *tomentosa* und *rubrifolia* von einem sicherlich grossen Komplex von Arten und Formen gebildet wurden, die, was ihre zytologische Beschaffenheit und ihre Fortpflanzung anbetrifft, ihren heutigen Abkömmlingen recht unähnlich waren. Zu überwiegender Teile bildeten sie wohl Samen auf sexuellem Wege, wie es heutzutage sicherlich bei allen Rosen-Sektionen mit Ausnahme der *Canina*-Sektion der Fall ist, und ihre Chromosomengarnituren wiesen nicht das vornehmste Kennzeichen der heutigen *Caninae*-Rosen auf, nämlich das konstante Vorkommen von sowohl gepaarten als auch ungepaarten Chromosomen. Unter diesen sexuellen Ur-*Caninae* haben wir folglich die hochchromosomigen Rosen zu suchen, deren Existenz wir auf Grund der Bindungsverhältnisse der Chromosomen bei den heutigen Arten innerhalb der Sektion voraussetzen.

Dieser Komplex pliozäner Rosen, von welchen die moderne *Caninae*-Sektion ihren Ursprung herleitet, wurde vielleicht von Arten gebildet, die verschiedenen Sektionen angehörten. Da die den *Eucaninae* angehörende *stylosa* wegen ihrer langen einheitlichen Griffelsäule so nahe Beziehungen zu der Sektion *Systylae* aufweist, dass CRÉPIN sie für »a fixed hybrid produced by crossing *R. canina* with some species of the sektion *Synstylae*« hält, und dass DÉSEG-

LISE und ALMQUIST sie sogar zur Sektion gehörig rechnen, ist es nicht ausgeschlossen, das derjenige von den beiden Eltern der *stylosa*, der diploid war, gerade eine systyle Rose war, vielleicht die süd-, west- und mitteleuropäische *R. arvensis* (vgl. S. 174).

In derselben Weise glaubt auch CHRIST dass *R. Fungzillii* auf Grund des Umstandes, dass diese Art »in wunderbarem Grad die Fazies und die Merkmale der *R. gallica* × *Canina*« in sich vereinigt, in Wirklichkeit ein alter, fruchtbarer Bastard zwischen diesen Spezies sei. Der Gedanke liegt daher nicht fern, dass die diploide Stamınart der heutigen *R. Fungzillii* ein vielleicht jetzt ausgestorbener Repräsentant der Sektion *Gallicae* war (alle untersuchten Formen dieser Sektion sind nämlich tetraploid).

Unter den übrigen Sektionen, die in der europäischen Flora während der Pliozänzeit vertreten waren, befanden sich gewiss auch *Pimpinellifoliae* und *Cinnamomeae*. Die persische *R. elymaitica*, die von BOISSIER zu den *Pimpinellifoliae* und von andern Forschern zu den *Cinnamomeae* gerechnet wird, zählt CRÉPIN indessen den *Caninae* zu. Ich habe ein Individuum dieser Art untersucht, ob es ein typisches war oder nicht, wage ich nicht zu entscheiden. Dieses war jedoch diploid und stand folglich von zytologischem Standpunkt in näheren Beziehungen zu den Sektionen *Pimpinellifoliae* und *Cinnamomeae*, als zu den *Caninae*.

Eine unsichere systematische Stellung scheint auch die kaukasische Formengruppe *oxydon* — *oplisthes* — *haematodes* einzunehmen. BOISSIER rechnet die beiden erstgenannten Arten zur Sektion *Pimpinellifoliae*, die letztere jedoch zu den *Caninae*. CRÉPIN meint, alle drei seien Formen derselben Art, *R. oxydon*, und von dieser sagt er, dass «sa place naturelle est marquée entre le *R. alpina* (gehört zu den *Cinnamomeae*) et le *R. rubrifolia* (Sekt. *Caninae*), mais il se rapproche, semble-t-il, plus de ce dernier et constitue un passage vers la section des *Caninae*» (Prim., S. 308). CHRIST hingegen fasst sie unter dem Namen *R. oplisthes* zusammen und stellt sie der *R. alpina* nahe.

Das Vorkommen solcher nach ihrer systematischen Stellung unsicherer Arten, zeigt jedenfalls an, dass die Grenze zwischen der Sektion *Caninae* einerseits und den Sektionen *Cinnamomeae* und *Pimpinellifoliae* andererseits nicht immer scharf gezogen werden kann. Es braucht daher auch nicht ausgeschlossen zu sein, dass auch Formen, die diesen letzteren Sektionen nahestehen, zur Entstehung gewisser *Caninae*-Arten beigetragen haben können.

Die morphologischen Merkmale der heutigen *Caninae*-Sektion lassen sich jedoch nicht erklären, wenn man als Stammformen der Kreuzungen nur solche Arten rechnet, die zu den *Systylae*, *Gallicae*, *Cinnamomeae* und *Pimpinellifoliae* oder zu anderen der jetzt existierenden sexuellen Sektionen gehören. Wenn man von einigen wenigen Formen absieht, deren systematische Stellung noch diskutiert wird, ist die *Canina*-Sektion so gut charakterisiert, bildet eine so einheitliche wohlabgegrenzte Gruppe, dass man voraussetzen muss, dass die jetzt lebenden hybriden Arten ihr hauptsächliches Gepräge von einer Rosen-Gruppe haben, die im allgemeinen die Eigenschaften der heutigen *Caninae*-Rosen besessen hat, also von pliozänen sexuellen *Caninae*. Wenigstens der eine der Eltern einer jeden der jetzt lebenden *Caninae*-Arten muss eine solche sexuelle Ur-*Canina* gewesen sein. Gewisse Umstände weisen darauf hin, dass es in

diesem Fall derjenige der Eltern war, der die höhere Chromosomenzahl besass. Dafür spricht vor allem der Umstand, dass es gerade die hochchromosomigen Eltern sind, die ausgestorben zu sein scheinen. Wie bereits erwähnt, habe ich unter den in Europa und Westasien einheimischen Arten, mit Ausnahme der *acicularis*, keine einzige angetroffen, die eine höhere haploide Zahl als 14 hatte. Die hexaploiden, oktoploiden und dekaploiden Arten, welche zur Entstehung der Kreuzungen beigetragen haben müssen, fehlen. Wenn nun die oben (S. 297) erwähnte *stylosa*, nach der Meinung CRÉPINS, auf eine alte Kreuzung einer *Caninae*-Form mit einer systylem Rose (in erster Linie kommt nach CRÉPIN *R. arvensis* in Betracht) zurückzuführen ist, und wenn diese Kreuzung selbst im Pliozän stattgefunden hat, so muss die diploide Stammart die systyle Rose (*arvensis*) gewesen sein, denn alle von mir bis jetzt untersuchten Arten dieser Sektion sind diploid. Daher müssen die *Caninae*-Form hier die höhere Zahl, d. h. $x = 28$, oder im Falle *stylosa* var. *evanida* $x = 35$ gehabt haben. Diese Erwägung kann auch auf den Fall *R. Funzillii* (vgl. S. 297) angewandt werden. Da die jetzt lebenden *gallica*-Formen, soweit bekannt, nur tetraploid sind, ist wohl die *gallica*-Form, die nach CHRIST in diese Art eingeht, eher diploid als dekaploid gewesen. Die dekaploide Stammart, welche die Chromosomengarnitur der *Funzilli* verlangt, ist wohl dann die *Caninae*-Form gewesen, von welcher CHRIST annimmt, dass sie der andere Erzeuger sei. Ich will jedoch nicht behaupten, dass sexuelle *Caninae* mit niedriger Chromosomenzahl gefehlt haben. So wie die jetzt lebenden Vertreter der Sektion *Cinnamomeae* die haploiden Zahlen 7, 14, 21 und 28 haben können, können auch die damaligen *Caninae* diploide und tetraploide Formen umfasst haben. Die Frage nach dem Umfang dieser sexuellen *Canina*-Gruppe wird in dem Kapitel über die Entstehung der Polymorphie weiter diskutiert.

Über die wahrscheinliche geographische Verbreitung der sexuellen Ur-Caninen und über den Entstehungsort der pliozänen Kreuzungen.

Die arktotertiäre Gruppe sexueller *Caninae* hatte wohl nicht vollständig zirkumpolare Verbreitung, da bis jetzt keine modernen Repräsentanten dieser Sektion in Ostasien oder in Amerika angetroffen worden sind. (Vgl. jedoch *R. Montezumae* S. 287.) In der letzten Darstellung von REHDER und WILSON (1915) über die Rosen Chinas finden wir keine zur *Canina*-Sektion gehörige Form erwähnt, und doch liegt dieser Arbeit das grosse *Rosa*-Material zu Grunde, das WILSON auf seinen weiten Reisen im Inneren Chinas gesammelt hat. Auch in der japanischen *Rosa*-Arbeit von KOIDZUMI (1913) ist keine zu dieser Sektion gehörende Rose aufgenommen. Wenn die pliozänen *Caninae* wirklich zirkumpolare Verbreitung gehabt hätten, so hätten sie sich doch bei der Klimaverschlechterung in Ostasien und Nordamerika nach Süden retten können, wie so manche andere Pflanzen, die in diesen Gegenden heute als Relikte einer arktotertiären Flora zu finden sind. So lange nun solche Rosentypen, welche den *Caninae* nahe stehen, in Ostasien nicht gefunden sind (Amerika ist wohl schon gut durchforscht), muss man daher annehmen, dass die Verbreitung der sexuellen *Caninae* in der Pliozänzeit auf Europa und Westasien nördlich von den grossen Bergketten beschränkt war.

Nach SCHWERTSCHLAGER (1910) wäre Westasien als das Gebiet zu betrachten, wo die wichtigsten der heutigen Arten der Sektion von aus China kommenden Stammeltern erzeugt worden sind. Mehrere dieser westasiatischen Arten, wie *canina*, *dumetorum*, *glauca*, *coriifolia*, *micrantha*, *glutinosa*, *ferox* sind nach seiner Meinung vor der Eiszeit in Europa eingewandert, und aus ihnen sind in Europa verschiedene neue Arten sekundär entstanden, wie *tomentella*, *abietina*, *rubrifolia*, *stylosa*, *rhaetica*, *Chavini*, *uriensis*, *montana*, *rubiginosa*, *agrestis*, *elliptica*, *caryophyllacea* und *Seraphini*. Dass ein Teil der Stammeltern der heutigen hybridogenen *Canina*-Arten aus Asien nach Europa eingewandert sind, lässt sich sehr wohl denken, aber ich kann keinen rechten Grund dafür finden, warum es gerade Westasien gewesen sein soll, wo die Kreuzungsprozesse die zur Entstehung der heutigen *Canina*-Arten führten, sich abgespielt haben. Meiner Ansicht nach waren die sexuellen Urcaninae in Europa ebenfalls vertreten, und hier hat wahrscheinlich ein grosser Teil dieser Erzeugung moderner apomiktischer *Caninae* stattgefunden. Wenigstens in zwei Fällen scheinen sogar die zytologischen Verhältnisse auf selbständige europäische Kreuzung hinzudeuten, nämlich betreffs *R. rubrifolia* und *R. stylosa* var. *evanida*. Für diese beiden Spezies, die rein europäische Verbreitung haben, nimmt selbst SCHWERTSCHLAGER europäischen Ursprung an, aber er leitet sie von der aus Westasien einwandernden *R. canina* her. Eine solche Abstammung ist indessen aus zytologischen Gründen ausgeschlossen. Als sekundäre Bastarde der *canina* oder einer andern Art können sie nicht angesehen werden, da sie ebenso wie diese Spezies aus zytologischen Gründen als F_1 -Bastarde betrachtet werden müssen. Es ist auch nicht denkbar, dass sie aus der *canina* durch Mutation auf vegetativem Wege zustande gekommen seien, denn dann hätten sie auch dieselbe Chromosomengarnitur wie diese Art haben müssen. Aber nun hat *rubrifolia* die Chromosomengarnitur $7_{II} + 14_I = 28$ und *stylosa* var. *evanida* $7_{II} + 28_I = 42$, während *canina* $7_{II} + 21_I = 35$ hat. Man könnte sich also denken, dass sie als vegetative Mutanten irgend welcher andrer, ebenfalls in Westasien vorkommender Arten mit derselben Chromosomenzahl und ähnlichem Aussehen entstanden wären, aber derartige Arten scheinen nicht zu existieren. Die einzigen Formen mit derselben Chromosomengarnitur wie *rubrifolia* sind Repräsentanten der Gruppe *Villosae*, welche jedoch der *rubrifolia* so unähnlich sind, dass es wohl niemand einfallen wird, sie als Stammeltern für diese Art zu betrachten. Deshalb erscheint bis auf weiteres die Erklärung wahrscheinlich, dass *rubrifolia* als selbständige, pliozäne Kreuzung innerhalb ihres heutigen europäischen Verbreitungsgebiets entstanden ist, wo es ihr gelungen ist sich durch die ganze Diluvialzeit zu erhalten. Da auch in Westasien keine hexaploide Art repräsentiert ist, von welcher die englische *R. stylosa* var. *evanida* durch vegetative Mutation entstanden gedacht werden kann (die hexaploiden *R. Funzillii* und *R. glutinosa* var. *lioclada* sind wohl ausgeschlossen), muss man annehmen, dass auch diese Rose durch selbständige Kreuzung auf europäischem Gebiet entstanden ist. Die ganze Kollektivart *R. stylosa* hat übrigens rein westeuropäische Verbreitung.

Diejenigen Arten der *Canina*-Sektion, die in Nordafrika vorkommen, sind sämtlich auch in Europa zu finden, und haben sich vermutlich aus letzterem Erdteil nach Süden verbreitet.

Nach alledem zu schliessen dürften die Kreuzungsprozesse also in einer Zeit stattgefunden haben, als das Erkalten des Klimas eine Auswanderung der alten arktotertiären Flora nach Süden veranlasste. Er ist nicht unwahrscheinlich, dass die Vermischung verschiedener Floraelemente, die während des Pliozäns auf Grund von Verschiebungen der Artenareale in den Gegenden nördlich von den mächtigen Bergländern in Europa und Westasien stattfand, die Entstehung dieser Kreuzungen begünstigte. »Während des Verrückens der Gletscher verschwand die tertiäre Flora des ebenen Mitteleuropas vollständig und machte zunächst einer aus nordischen und Berggewächsen gemischten Vegetation Platz, welche ihrerseits wieder bei weiterer Erkaltung arktischen und alpinen Pflanzen weichen musste« (DINGLER 1907, S. 33—34). Eine Anzahl Analysen pliozäner und interglazialer Floren haben auch gezeigt, dass solche von verschiedenen Seiten stammende Elemente in derselben Ablagerung angetroffen werden können und daher in gewissen Gegenden gleichzeitig gelebt haben müssen. Viele Arten der tertiären Flora erhielten sich z. B. weit in die Diluvialzeit hinein: »So kennen wir in Mitteleuropa manche tertiären Floraelemente zwar noch aus dem Interglazial I, aber nicht mehr aus dem Interglazial II; sie sind also für dieses Gebiet seit der zweiten Eiszeit verloren gegangen . . . Wieder andere finden sich in Mitteleuropa noch im Interglacial II; fehlen aber in der heutigen Flora des Gebiets.« (STOLLER in Lehrbuch der Paläobotanik von POTONIÉ-GOTHAN S. 415.) Es gibt aber auch viele Beispiele widerstandsfähiger Arten, die zur pliozänen Flore gehören, und denen es gelungen ist, auf den eisfreien Gebieten während der ganzen Eiszeit auszuharren, ohne die Berge übersteigen zu müssen, und auch Beispiele solcher Arten (meist Kräuter), denen es geglückt ist, sich über dieselben zu retten. Da es scheint, dass die sexuellen *Caninae*, wenigstens in Europa, vollständig ausgestorben sind, liegt der Gedanke nahe, dass sie den klimatisch empfindlichen Floraelementen angehörten, für die ein Verbleiben nördlich der Gebirge unmöglich war. Wie konnten denn ihre hybriden Abkömmlinge besser als sie selbst der zunehmenden klimatischen Depression widerstehen? In Beantwortung dieser Frage kann man vor allem auf die Möglichkeit hinweisen, dass ein Teil der sicherlich zahlreichen Kreuzungsprodukte an Abhärtung und Widerstandskraft ihren Eltern überlegen waren, und deshalb die Fähigkeit besaßen, während des folgenden Zeitraums auf den eisfreien Gebieten nördlich von den Gebirgsketten auszuharren.

Der Fortpflanzungsmodus der Stammeltern.

Im obigen habe ich die direkten Stammformen der hybriden *Caninae*-Rosen als sexuell bezeichnet. Damit will ich jedoch nicht behauptet haben, dass ihnen jede Anlage für apomiktische Embryobildung gefehlt hätte, sondern nur dem Gedanken Ausdruck geben, dass sie in weit höherem Grade als die modernen Formen, welche vorherrschend agamosperm sind, sich sexueller Fortpflanzung bedient haben. Viele Möglichkeiten sind in bezug auf die Sexualität dieser Stammformen denkbar. Beide Eltern jedes apomiktischen F_1 -Individuums können partiell agamosperm gewesen sein, oder aber kann die eine Stammform partiell agamosperm und die andre rein sexuell gewesen sein. Zu ersterem Typus gehören die von OSTENFELD hervorgebrachten apomiktischen Bastarde

der Verbindung *Hieracium excellens* $\times$ *aurantiacum*, zu letzterem Typus die Kreuzung *H. auricula* $\times$ *aurantiacum*. Aber auch die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, dass beide Eltern rein sexuell waren, obwohl jeder seine Anlage zu agamospermer Fortpflanzung besass. Erst als sich diese beiden, einigermaßen verschiedenartigen Anlagen bei dem Bastard geltend machten, konnte apomiktische Embryobildung in fast obligater Form eintreten.

Über die Möglichkeit des heutigen Vorkommens nicht-hybrider *Caninae*.

Auf Grund des von mir untersuchten *Rosa*-Materials allein kann, wie vorher erwähnt, natürlich nicht mit absoluter Gewissheit festgestellt werden, dass in unsern Tagen alle sexuellen Formen der *Canina*-Sektion ausgestorben sind. Selbst wenn die Untersuchung alle bis jetzt beschriebenen *Caninae*-Spezies umfasst und dasselbe Resultat ergeben hätten, könnte eine solche Behauptung kaum als endgültig angesehen werden, denn in Westasien, und möglicherweise auch in den Bergländern Chinas könnte es ja *Caninae*-Formen geben, die bis jetzt der Forschung ganz entgangen sind oder von derselben nicht genügend beachtet wurden. Sollte es noch sexuelle, nicht-hybride Arten, die dieser Sektion nahe stehen, geben, so hat man, glaube ich, die grösste Aussicht sie im näheren Orient zu finden, wo die *Rosa*-Vegetation noch ungenügend studiert ist. Wie oben (S. 297) hervorgehoben wurde, haben einige, hier vorkommende, gewöhnlich zu anderen Sektionen gerechnete Arten ein mehr oder weniger an die *Caninae* erinnerndes Aussehen, was einige Forscher veranlasst hat, sie geradezu unter dieselben aufzunehmen.

Ich will hier an einige Fälle erinnern, die in der systematischen Abteilung diskutiert wurden und welche mir in diesem Zusammenhang von Interesse zu sein scheinen. Zwei *Rosa*-Formen, bei denen ich die Chromosomenkombination $14_{II} + 7_I = 35$ fand, nämlich *R. britzensis* und ein Specimen der *R. damascena*, beide aus dem Orient stammend, sind das Resultat von Kreuzungen, wo der eine der Eltern, nach dem morphologischen Charakter des Strauchs zu urteilen, der *Canina*-Sektion angehört haben muss. *R. britzensis* ist, nach den Angaben des Autors zu urteilen, berechtigt, als spontaner *R. glauca*-Bastard vom Berge Kob Dag in Kurdistan angesehen zu werden, und *R. damascena* wird von gewissen Forschern für den Bastard *canina* $\times$ *gallica* gehalten; das betreffende Individuum, dessen Aussehen wirklich einen Einschlag von der Seite der *Caninae* zu haben scheint, stammt nach der Etikette in Kew Garden «from OMAR KHAYYAM's grave». Die Chromosomengarnituren beider Sträucher setzen voraus, dass die weiblichen Gameten der *Caninae*-Stammarten 21-chromosomig gewesen sind, eine Chromosomenzahl, die ich nur bei der europäischen *rubrifolia* gefunden habe, und die ausserdem in den Eizellen bei *mollis* und *pomifera* vermutet werden kann, die beide auch im Orient vorkommen. Diese *Caninae*-Spezies dürften jedoch aus morphologischen Gründen als Stammeltern nicht in Betracht kommen. Wenn man diese 21-chromosomigen Eizellen nicht mit der Annahme erklären will, dass bei der Reduktionsteilung pentaploider Formen, den mikropylaren Makrosporen ganz zufällig diese Chromosomenzahl zugeteilt worden sei, an Stelle der sonst üblichen 28, so bleibt nur noch die Möglichkeit übrig, dass es im Orient noch einige weitere *Caninae*-

Rosen gibt, worunter eine *glauca*-ähnliche, die dieselbe Chromosomengarnitur hat wie *rubrifolia* und *mollis* ($7_{II} + 14_I = 28$), oder aber dass dort *Caninae*-Formen existieren, deren Chromosomengarnitur von genau 2I Gemini gebildet wird, wie ich das von einem Teil der hypothetischen sexuellen Ur-*Caninae* vermute.

Es muss hier darauf hingewiesen werden, dass eine eventuelle zukünftige Entdeckung einer Minderzahl sexueller Arten des *Canina*-Typus in Westasiens Bergländern, kaum im stande sein wird die hier dargestellte Ansicht von dem hohen Alter der hybriden Kollektivarten der Sektion zu erschüttern, denn die weitgestreckte und in vielen Fällen eigenartige Verbreitung, die vielen derselben eigen sind, kann durch die Annahme nicht erklärt werden, dass die Kreuzungen, die ihre Entstehung veranlassten, im Orient in postglazialer Zeit vor sich gegangen sind. Solche sexuelle *Caninae* waren aber als tertiäre Relikten von grossem Interesse.

Kurzer Überblick* der in diesem Kapitel dargelegten Gesichtspunkte.

Diejenige Bestimmung des Zeitpunkts für das Zustandekommen der eigentümlichen hybriden Chromosomengarniture und der apomiktischen Fortpflanzung der *Caninae*-Arten, die ich oben versucht habe, wird durch verschiedene günstige Umstände erleichtert. 1) Es ist möglich gewesen, von der Beschaffenheit der Chromosomengarnituren auf die Chromosomenzahl zu schliessen, welche die Eltern besessen haben müssen. 2) Es hat sich bei der Untersuchung einer grossen Anzahl *Rosa*-Arten gezeigt, dass die jetzt lebenden sexuellen Arten anderer Sektionen auf Grund zytologischer Ursachen in den allermeisten Fällen als Eltern der hybriden *Caninae* nicht in Frage kommen können. Jedenfalls können nicht alle bei den letzteren angetroffenen Chromosomengarnituren durch die Annahme erklärt werden, dass die hybriden *Caninae* ausschliesslich von den bisher untersuchten rezenten Arten herkommen. 3) Die *Canina*-Sektion unterscheidet sich systematisch recht deutlich von den übrigen Sektionen, so dass es auch aus diesem Grunde schwer halten dürfte, die Eltern der hybriden *Caninae* ausschliesslich innerhalb anderer Sektionen zu suchen. Man wird also aus systematischen Gründen darauf hingewiesen, sich vorzustellen, dass wenigstens einer der Eltern eines jeden dieser Kreuzungen ein *Caninae*-ähnliches Aussehen gehabt habe. 4) Bei der zytologischen Untersuchung hat es sich jedoch gezeigt, dass nicht-hybride Formen innerhalb dieser Sektion nicht angetroffen werden konnten, trotzdem dass das von weit entfernt liegenden Teilen des Verbreitungsgebiets der Sektion herstammende Material alle Gruppen derselben und die meisten ihrer Kollektivarten umfasst. Da man also keine Veranlassung hat, mit einer Abstammung von jetzt lebenden sexuellen, nicht hybriden *Caninae* zu rechnen, muss man annehmen, dass die Kreuzungen vor sehr langer Zeit stattgefunden haben (dafür sprechen auch geographische Gründe), als es noch solche Rosen gab. 5) Wenn wir nach einer Erklärung für das Verschwinden dieser hypothetischen *Caninae*-Vegetation suchen, finden wir sie, gestützt auf die heutige geographische Verbreitung der Sektion, in der Ausrottung eines grossen Teiles der europäischen tertiären Vegetation, die durch die Klimaverschlechterung der Eiszeit veranlasst wurde. Wenn also die nicht-

hybriden Caninen die Eiszeit nicht überlebt haben, so müssen natürlich auch die Kreuzungsprozesse, die das Entstehen der hybriden Chromosomengarnituren und der apomiktischen Fortpflanzung der heutigen *Caninae* veranlassten, in präglazialer (oder vielleicht noch in interglazialer) Zeit stattgefunden haben.

Kurze Vergleichung mit einigen anderen agamospermen Pflanzengruppen.

Innerhalb keines der bis jetzt untersuchten grösseren agamospermen Verwandtschaftskreise erboten die zytologischen und systematischen Verhältnisse einen so guten Halt für die Feststellung des ungefähren Zeitpunktes für das Eintreten der dominierenden agamospermen Fortpflanzungsweise, wie es bei der *Canina*-Sektion der Fall ist. Erstens kann es mit zytologischen Argumenten nicht sicher bewiesen werden, dass die agamospermen Arten innerhalb von z. B. *Archieracium*, *Taraxacum*, *Antennaria* und *Alchemilla* wirklich Bastarde verschiedener Arten oder Rassen darstellen. Wie im vorigen Kapitel ausführlich erörtert wurde (siehe auch Kap. 6), ist nämlich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die triploiden Formen durch das Zusammentreffen verschieden-chromosomiger Gameten ein und derselben diploiden Pflanze entstanden sind, und von den tetraploiden Formen kann ebenfalls nicht mit Sicherheit bewiesen werden, dass sie Art- oder Rassenbastarde sind. Zweitens existiert innerhalb fast aller dieser agamospermen Pflanzengruppen noch jetzt eine kleine Anzahl sexueller Arten. Solche sind bei *Archieracium*, *Pilosella*, *Taraxacum*, *Antennaria* und der *Alchemilla*-Gruppe *Alpinae* nachgewiesen. Nur bei der *Alchemilla*-Gruppe *Vulgares* scheinen sexuelle Formen zu fehlen. In den Fällen, wo mit den agamospermen nahe verwandte, sexuelle Arten noch jetzt existieren, muss natürlich der Zeitpunkt für den Eintritt der Agamospermie schwerer zu bestimmen sein, namentlich wenn die Chromosomenzahlen dieser sexuellen Formen mit den für die Stammeltern der agamospermen Arten berechneten Chromosomenzahlen übereinstimmen.

Aber wenn man auch mit mancher Fehlerquelle rechnen muss bei der Altersberechnung der obligat agamospermen Fortpflanzungsweise innerhalb dieser andern Verwandtschaftskreise, so gibt es andererseits kein absolutes Hindernis für die Annahme, dass dieselbe auch hier von sehr hohem Alter ist, und dass sie unter ähnlichen Verhältnissen hervorgetreten ist, wie bei der *Canina*-Sektion. Sowohl die triploiden als auch die tetraploiden Arten können nämlich sehr wohl durch Artkreuzungen entstanden sein, und die noch vorhandenen sexuellen Formen brauchen nicht, oder wenigstens nicht in verhältnismässig später Zeit, die agamospermen Arten hervorgebracht zu haben. Ich sehe hier von solchen Fällen ab, wo die sexuellen Arten durch Kreuzung mit partiell agamospermen und pollenfertilen Arten noch jetzt neue agamosperme Elementararten erzeugen können (*Pilosella*). Es sind manche Anzeichen vorhanden, die positiv auf ein so hohes Alter der Agamospermie bei den genannten Gattungen hinweisen. Es dürfte z. B. von systematisch-morphologischem Gesichtspunkte Schwierigkeit bereiten, die zahlreichen, unter einander verschiedenen apomiktischen Kollektivarten von den wenigen jetzigen sexuellen Repräsentanten der fraglichen Pflanzengruppen herzuleiten. Vor allem aber beweist die weitgestreckte geographische Verbreitung, die die agamospermen Arten innerhalb

jeder Gattung zusammen besitzen und die sogar viele einzelne Kollektivarten für sich allein aufweisen können, dass die apomiktische Fortpflanzungsweise innerhalb dieser Gruppen ein sehr hohes Alter haben muss. Eine solche Annahme ist bereits, wie ich in Kap. 6 näher erörtern werde, von einigen Verfassern mit Hinblick auf einzelne der obenerwähnten Gattungen ausgesprochen worden. Es liegt nicht im Plan dieser Arbeit, diese Erwägung ausführlich zu diskutieren, doch könnte für eine zukünftige Forschung die Frage aufgestellt werden, ob die Agamospermie innerhalb aller dieser genannten Verwandtschaftskreise nicht von ungefähr ebenso hohem Alter, wie wir es hier für die *Canina*-Sektion annehmen, d. h. präglazial, sein könnte. Diese Pflanzengruppen sind der letzteren Sektion alle darin ähnlich, dass ihre agamospermen Repräsentanten bis jetzt nur in der gemässigten und kalten Zone der nördlichen Halbkugel angetroffen wurden. Die einzige bis jetzt bekannte Ausnahme ist die *Alchemilla*-Sektion *Aphanes*, für welche apomiktische Embryobildung bei zwei andinen Arten (siehe Kap. 6) festgestellt wurde. Ausser den hier aufgezählten grossen agamospermen Verwandtschaftskreisen gibt es ja noch verschiedene andere Gattungen, innerhalb welcher apomiktische Embryobildung bei einzelnen Arten nachgewiesen wurde. Auch die meisten von diesen letzteren gehören den aussertropischen Teilen der nördlichen Halbkugel an, doch gibt es auch solche, die in den Tropen heimisch sind. Alle diese Gattungen mit vereinzelt agamospermen Vertretern lasse ich hier unberücksichtigt. Kurze Notizen über die geographische Verbreitung der genannten grossen, artenreichen agamospermen Pflanzengruppen gebe ich in Kap. 6, woselbst die Elementarartenbildung innerhalb dieser Gruppen erörtert wird. Fast alle diese Gruppen haben auch das Gemeinsame, dass sie ihren grössten Artenreichtum innerhalb desselben Gebietes entfalten, das auch die *Canina*-Sektion einnimmt, nämlich in Europa und den angrenzenden Teilen von Asien und Afrika. Die meisten von ihnen haben indessen eine etwas weitere Verbreitung in östlicher und westlicher Richtung als diese Sektion, indem sie agamosperme oder doch mutmasslich agamosperme Repräsentanten selbst in Sibirien, Ostasien und Nordamerika besitzen. Dieser Umstand dürfte jedoch kaum darauf hindeuten, dass die Agamospermie in diesen Fällen jüngeren Datums ist als bei der *Canina*-Sektion.

Die Ansichten Focke's über die Geschichte der europäischen Brombeeren.

Es ist sehr interessant in diesem Zusammenhange von den Ansichten Kenntnis zu nehmen, die FOCKE schon im Jahre 1884 über die Geschichte der europäischen Brombeere (*Rubus*, Untergattung *Eubatus*) ausgesprochen hat, eine Darstellung, die mir erst in die Hände fiel, nachdem ich auf Grund oben angeführter zytologischer, systematischer und pflanzengeographischer Faktoren zu der hier dargestellten Auffassung von der Entstehung der jetzigen agamospermen und hybriden *Caninae* gekommen war. FOCKE nimmt nämlich, sicherlich mit Recht, an, dass die *Rubus*-Spezies, die der in hohem Grade polymorphen *Eubates*-Sektion angehören und die sehr schlechtes Pollen haben, tatsächlich hybriden Ursprung haben: »Den Arten mit mischförmigem Pollen müssen wir einen hybriden Ursprung zuschreiben, der aber bei einigen, z. B. bei dem auch in Amerika vertretenen Typus des *R. fruticosus* bis an die Tertiärzeit zurück-

reichen mag. Gewiss gab es ehemals ganz andere *Rubus*-Typen in Europa als gegenwärtig. Auf den Azoren finden wir eine eigentümliche Art, den *R. Hochstetterorum* SEUB., der ohne Zweifel früher auch auf dem europäischen Continent gelebt haben wird Könnte nicht die empfindliche Stammart in der Eiszeit auf dem europäischen Festlande zu Grunde gegangen sein, während sich die widerstandsfähigen hybriden Abkömmlinge hie und da erhalten und später weiter verbreitet haben? Auf Madeira wächst ebenfalls eine bis in unsere Zeit gerettete Art, die früher auch in Europa heimisch gewesen sein wird, nämlich *R. grandifolius* LOWE. Ein mutmasslich hybridogener Abkömmling desselben ist der nordafrikanische *R. Numidicus* Die zufällige Erhaltung von so ausgezeichneten Typen, wie *R. Hochstetterorum* und *R. grandifolius*, auf einigen kleinen Inseln des atlantischen Oceans kann für uns ein Fingerzeig sein, wie viele *Rubi* der europäischen Tertiärflora verloren gegangen sein mögen. An Material zur Bildung hybridogener Racen wird es daher nicht gefehlt haben, so dass die Hypothese von einem derartigen Ursprunge der sämtlichen Arten mit mischförmigen Pollen in dieser Beziehung keine Schwierigkeit finden dürfte« (1884, S. 70—71).

FOCKE nimmt an, dass diese tertiären *Rubus*-Hybriden ihre Eltern wegen ihrer grösseren Widerstandskraft überleben konnten, und er lässt sich dabei (p. 70) von dem Gedanken leiten, dass hybride Rassen, ohne an Fruchtbarkeit einzubüssen, doch an Lebenskraft und Anpassungsfähigkeit in vielen Fällen ihren Stammeltern im Kampf ums Dasein überlegen sind »und es ist daher nicht allein denkbar, sondern wahrscheinlich, dass hybridogene Racen ihre Stammarten oftmals überleben«.

Da FOCKE auf mehreren Stellen in seiner Arbeit diese hybriden Brombeeren-Spezies direkt mit den Caninen der Gattung *Rosa* vergleicht, bei denen er auch schlechtes Pollen gefunden hat, scheint daraus ersichtlich, dass er auch hinsichtlich der Entstehung dieses Formenkreises ähnliche Ansichten hegt, obgleich er keinerlei Details betreffs des Orts und der Zeit dieser Kreuzungen gibt.

Zwischen den Brombeeren (Sektion *Eubatus*) und der *Canina*-Sektion bestehen indessen Unterschiede in zweierlei Beziehungen, einerseits bezüglich der geographischen Verbreitung und andererseits bezüglich des Vorkommens von Repräsentanten nicht-hybriden Charakters. Die Sektion *Eubatus* kommt nämlich ausser in Europa, Westasien und Nordafrika, auch in Südsibirien (Altai) und in Nord- und Südamerika vor, obwohl die südamerikanischen Arten recht abweichend sind. Ausserdem gibt es in Europa einige wenige Brombeeren-Spezies mit wohlausgebildetem Pollen, wie *Rubus caesius*, *ulmifolius* und *tomentosus*. FOCKE vergleicht diese daher mit den europäischen *Rosa*-Arten, bei denen er ebenfalls vollwertiges Pollen getroffen hat, nämlich *R. cinnamomea*, *alpina*, *pimpinellifolia*, *gallica*, *arvensis* und *sempervirens*. Hierbei muss jedoch bemerkt werden, dass letztere *Rosa*-Arten nicht der *Canina*-Sektion angehören. Dieser *Rosa*-Sektion fehlt also im Gegensatz zu der *Eubatus*-Sektion, soweit die zytologischen Untersuchungen bis jetzt gezeigt haben, Repräsentanten von nicht-hybridem Charakter. Unter den Brombeeren haben sich dagegen, nach FOCKE, einige wenige der alten nicht-hybriden Arten in die Jetztzeit hinübergerettet.

FOCKE's Deutung der europäischen Brombeerarten als tertiäre Bastarde gewinnt noch an Interesse, seit LIDFORSS (1914) durch Züchtungsversuche bei vielen dieser Arten Eigentümlichkeiten in der Fortpflanzung nachgewiesen hat, welche auf eine partielle Agamospermie hinweisen. Diese Eigentümlichkeiten sind indessen noch nicht zytologisch-embryologisch aufgeklärt. Interessant ist der Umstand, dass LIDFORSS bei dem von FOCKE als eine alte, nicht-hybride Art bezeichneten *Rubus tomentosus* das genannte Kennzeichen vegetativer Embryobildungsfähigkeit nicht fand, dagegen aber wohl bei *R. caesius*, der auch wohlausgebildetes Pollen hat.

Erst nachdem dieser ganze kapitel zu Ende geschrieben war und ich mit der Redaktion des Abschnittes über *Rubus* im Kap. 6 beschäftigt war, wurde durch ein Zitat in ERNST (1918, S. 393) meine Aufmerksamkeit auf eine spätere Arbeit von FOCKE 1914 gelenkt, wo er die Geschichte der europäischen Brombeeren eingehender erörtert, und wo er Ansichten ausspricht, die mit denjenigen sehr nahe übereinstimmen, die ich, obwohl mit teilweise andersartiger Motivierung, oben dargelegt habe in bezug auf die näheren Umstände für das Zustandekommen der Bastardnatur und Apogamie der jetzigen *Caninae*-Spezies. Er schreibt (S. 10):

»Die europäischen *Eubatus*-Arten bewohnen ein geographisch streng abgegrenztes Gebiet. Im Norden und Westen liegen das Eismeer und der atlantische Ozean, im Süden und Osten schliesst ein breiter Wüsten- und Steppengürtel, der sich von der marokkanischen Küste durch die Sahara, Arabien, Persien, Turkestan, Hochasien und die Gobi bis nach Sibirien erstreckt, das *Eubatus*-Reich sowohl von dem tropischen Afrika als von dem südlichen und östlichen Asien ab. Nur vereinzelte Fälle eines Überspringens dieser Grenzen durch Eindringen in Abessinien und Nordwest-Indien sind bekannt: *Rubus caesius* durchquert das südliche Sibirien. Die scharfe Abgrenzung tritt als besonders auffällig durch einen Vergleich mit Südasien hervor. Die reiche *Rubus*-flora des malayischen Archipels ist mit derjenigen, welche die Südhänge Hochasiens, namentlich des Himalaya, bewohnt, aufs engste verknüpft, während das nur für subarktische Arten passierbare Sibirien die einzige Verbindungsstrasse zwischen Ostasien und Europa bildet.«

Wir finden, dass das Verbreitungsareal der altweltlichen *Eubati* mit derjenigen der *Canina*-Sektion sogar ganz zusammenfällt. Nur scheint diese keine Repräsentanten in dem südlichen Sibirien in Nordwest-Indien und Abessinien zu haben. Die reiche *Rosa*-Flora Ostasiens und des Himalaya hat, wie die *Rubi* derselben Gegenden, meistens ein ganz anderes Gepräge als die europäische und gehört Sektionen an, die in Europa gar nicht, oder von nur wenigen Arten vertreten sind.

FOCKE setzt fort: »Verwandtschaftliche Beziehungen haben die europäischen *Eubati* nur mit amerikanischen Arten. Aufs engste schliessen sich die europäischen *Suberecti* den amerikanischen an; die Trennung der beiden Reihen muss erst in geologisch später Zeit erfolgt sein und kann wohl nur durch Vordringen circumpolarer Gletscher nach den beiden Kontinenten erklärt werden. In einem weit früheren Zeitalter, vielleicht im miocänen, müssen die übrigen *Eubati* in Europa eingewandert sein, vermutlich mit vielen andern uns jetzt als amerikanisch erscheinenden Gliedern der Miocänflora. Ihre jetzigen Ver-

wandten leben in der gemässigten Region der tropisch-amerikanischen Hochgebirge. Diese Tatsachen lassen vermuten, dass Europa etwa zu Anfang des Pliocäns eine Anzahl von nahe untereinander verwandten *Rubus*-formen beherbergte, und zwar von solchen, die dem *R. floribundus*, *chagalensis*, *adenotrichos*, *Selowii* usw. ähnlich waren.«

So nahe verwandtschaftliche Beziehungen, wie zwischen den europäischen und amerikanischen *Eubati* existieren, scheinen die *Caninae* nicht mit irgendwelchen amerikanischen Vertretern der Gattung zu haben. Ich wage es nicht, mich darüber auszusprechen, ob die ostasiatische oder die amerikanische *Rosa*-Flora als den *Caninae* am nächsten verwandt anzusehen ist. Die meisten amerikanischen Arten gehören einer Sektion (*Cinnamomeae*) an, die auch in Ostasien zahlreiche Vertreter hat.

Weiter schreibt FOCKE: »Mit der gegen Ende des Pliocänzeitalters eintretenden Abkühlung zogen sich die alteuropäischen *Eubati* nach Westen und Süden zurück, die ursprünglich circumpolaren *Suberecti* drangen von Norden her nach und mischten sich vielfach mit den Nachzüglern ihrer Vorgänger, mit denen sie widerstandsfähigere Kreuzungsformen bildeten. Auch die alteinheimischen Arten mussten sich vielfach durch Umgestaltungen den veränderten Verhältnissen anpassen. Später liess der Rückzug der Gletscher viel Land frei werden; es fanden grosse Verschiebungen der Verbreitungsbezirke statt, während welcher solche Pflanzen, die am meisten Kälte ertrugen oder die sich an geschützten Zufluchtsstätten inmitten der rauen Umgebung behauptet hatten, bei der Wiederbesiedelung des neugewonnenen Bodens in Vorteil waren. Ähnliche Vorgänge vollzogen sich während der späteren Eiszeiten. Ein mehrmaliger, nach geologischem Masse rascher Klimawechsel, eine rasche Neubildung und ein häufiger Untergang von Rassen und Arten, verhältnissmässig schnelle Wanderungen mit grossen Änderungen in der Vergesellschaftung der Arten charakterisierten den ganzen Zeitabschnitt.«

Seine Auffassung, dass die Mehrzahl der europäischen *Eubati* hybridogen sind, motiviert FOCKE folgendermassen: »Die Bedeutung der Kreuzungen für die Entstehung der Polymorphie bei *Eubatus* lässt sich aus der ungewöhnlich grossen Zahl der Mittelformen erkennen, die ausnahmslos eine beträchtliche Menge tauber Blütenstaubzellen besitzen. Allerdings ist der Blütenstaub auch bei manchen Arten missgebildet, die heutzutage nicht mehr als intermediär erscheinen. Vermutlich sind aber auch diese Arten einmal in der Vorzeit gekreuzt worden.«

Der Umstand, der mich zu der Annahme geführt hat, dass die Arten der *Canina*-Sektion uralte Bastarde sind, ist dagegen die Beschaffenheit der Chromosomengarnituren. Auf hohe Alter der Bastardierungen habe ich auf Grund des Umstandes geschlossen, dass die sexuellen und nicht-hybriden Stammformen heutzutage verschwunden zu sein scheinen. Unter den europäischen *Eubati* dagegen existiert, nach FOCKE, eine kleine Anzahl kaum veränderter Tertiärarten. Dieses hohe Alter spricht er z. B. einer Anzahl auf den atlantischen Inseln angetroffener Arten zu, und ebenfalls vier dem Süden, insbesondere dem Mittelmeergebiete angehörenden Arten mit normalem, gleichkörnigem Blütenstaub: *R. incanescens*, *ulmifolius*, *tomentosus* und *caucasicus*. »Sie variieren nur in mässigem Umfange, scheinen ziemlich unverändert der Tertiärzeit zu entstam-

men und dürften die Eiszeiten in geschützten Winkeln Südeuropas, in Nordafrika und dem Orient überstanden haben«.

Ausser in der zuletzt erwähnten Hinsicht unterscheiden sich die hybriden *Caninae*-Arten von den Brombeeren jedoch darin, dass sie alle, wie bereits kurz hervorgehoben wurde und wie im nächsten Kapitel weiter ausgeführt werden soll, F_1 -Generationen dieser pliozänen Kreuzungsprodukte sind. Die meisten der europäischen *Eubati* sind dagegen höchst wahrscheinlich das Resultat noch in der Quartärzeit öfters wiederholter Bastardierungen (siehe weiter Kap. 6), und dies als natürliche Folge ihrer stärkeren Sexualität. Wie es sich mit ihrer Fähigkeit agamospermer Embryobildung verhält, ist, wie erwähnt, noch nicht mit zytologischen und embryologischen Methoden erforscht worden.

Kap. 5. Über die Entstehungsweise der Polymorphie der *Canina*-Sektion.

Können wir nun mit Hilfe der zytologischen Untersuchungen Klarheit erlangen über die Ursachen der Polymorphie bei den Rosen? Meiner Ansicht nach kann diese Frage unbedingt bejaht werden, insofern es sich um die am meisten polymorphe Sektion handelt, nämlich die *Canina*-Sektion. Was die übrigen, normal-sexuellen Sektionen angeht, so geben die zytologischen Resultate keinen Hinweis zur Lösung der Frage. Nur durch das Experiment können die Ursachen der besonders bei gewissen Gruppen und »Arten« von sexuellen Rosen sehr zahlreichen Formbildung erforscht werden. Nach der Leichtigkeit zu urteilen, mit der mehr oder weniger fertile Bastarde innerhalb dieser Gattung gebildet werden, haben allem Anschein nach Bastardierungsprozesse wesentlich zum Formenreichtum beigetragen. Bastarde zwischen Arten, die verschiedenen Sektionen angehören, sind beinahe ebenso häufig wie zwischen näher verwandten Formen. Was experimentell erzeugte Bastarde angeht, so sind die meisten unserer Gartenrosen solche Sektionsbastarde; die bekannten Pernetiana-Rosen vereinen in sich sogar Arten, die drei verschiedenen Sektionen angehören. Manche der äusserst zahlreichen Formen, welche von einer Anzahl sexueller Arten, z. B. *pendulina* und *pimpinellifolia*, beschrieben werden, dürften vielleicht nichts anderes sein als zufällig auftretende heterozygote Varietätsbastarde. Ob und inwieweit Mutationen zur Entstehung neuer Arten und Formen innerhalb der sexuellen Sektionen beigetragen haben, entzieht sich zur Zeit unserer Beurteilung, da die sexuellen Rosen bis jetzt noch keinen planmässigen Vererbungsstudien unterzogen worden sind.

Ganz anders liegen die Verhältnisse für die *Canina*-Sektion. Eigentlich sollte man meinen, dass es weit schwieriger sein müsse, die Ursachen einer so unerhörten Polymorphie, wie gerade diese Gruppe sie aufweist, zu erforschen. Das Gegenteil scheint jedoch der Fall zu sein. Sowohl die zytologischen Untersuchungen als angestellte Kulturversuche weisen nämlich unzweideutig auf zwei wenigstens äusserlich verschiedene Ursachen hin: direkte Bastardierungen einerseits, vegetative Mutationsprozesse andererseits. Die letzteren

werden wahrscheinlich bedingt durch Veränderungen in somatischen Zellen der durch Apomixis erzeugten Embryonen.

In der folgenden Darstellung habe ich davon abgesehen, dass der Formenreichtum natürlich auch innerhalb dieser Gattung in gewissem Masse gesteigert werden kann durch Veränderungen, die die einzelnen Individuen durch reine Modifikation infolge äusserer Einflüsse erleiden können. Erfahrene Rosenkenner haben sogar Fälle beschrieben, wo ein und derselbe Rosenstrauch in verschiedenen Jahren in bezug auf gewisse Eigenschaften variiert, z. B. Haarigkeit und Drüsigkeit. Von Forschern, die dem Einfluss äusserer Faktoren auf die Merkmale der Rosen und über die temporäre Merkmalsschwankung besondere Aufmerksamkeit geschenkt haben, seien genannt: CHRIST (1884, S. 314), SCHWERTSCHLAGER (1910) und SCHMETZ (1910). Die Frage über die Einwirkung der Standortverhältnisse wird unten näher erörtert.

I. Die Bastardierung als Ursache des Formenreichtums.

A. Die in der Natur fortwährend vorsichgehenden Kreuzungsprozesse. (Sekundäre Bastardierungen.)

Was die Bastardierung als Ursache des Formenreichtums der *Canina*-Sektion angeht, müssen zwei der Zeit und Bedeutung nach verschiedene Bastardierungsprozesse auseinandergehalten werden, nämlich der hier als tertiär bezeichnete und der moderne. Dieser erstere ist es, der seinen Stempel der Chromosomengarnitur aller Arten und Formen der Sektion aufgedrückt hat, so dass diese ihren Kernverhältnissen nach mit dem von ROSENBERG untersuchten Bastard *Drosera rotundifolia* $\times$ *longifolia* verglichen werden können. Diese Bastardierungen sind im vorigen Kapitel diskutiert worden und werden weiterhin S. 314 behandelt werden. Da jedoch die Apomixis bei den Arten dieser Sektion nicht obligat ist, und die Embryosackmutterzellen sowie die Pollenmutterzellen stets Teilungen ausführen, die als Reduktionsteilungen, wenn auch von höchst abweichendem Typus, angesehen werden müssen, so besteht für die Formen der Sektion noch immer die Möglichkeit, neue Bastarde zu bilden. Eine grosse Anzahl solcher Bastarde sind von Rosenkennern unterschieden und beschrieben worden. Sie können entstehen durch Kreuzung, teils zwischen der gleichen Art angehörenden Formen, teils zwischen verschiedenen Arten oder auch zwischen Formen der *Canina*-Sektion einerseits und normalgeschlechtlichen Arten andererseits. Viele ursprünglich als Arten beschriebene Formen sind später als Bastarde vom letztgenannten Typus erkannt worden, z. B. *R. involuta* (= *tomentosa* $\times$ *pimpinellifolia* und *mollis* $\times$ *pimpinellifolia*) und *R. hibernica* (= *canina* $\times$ *pimpinellifolia*). Ein jeder Rosensystematiker findet beim Analysieren eines reichhaltigeren Materials fast immer Formen, die er nur als solche spontane, sekundäre Bastarde erklären kann. Hybriden zwischen verschiedenen Sammelarten der *Canina*-Sektion sind in vielen Fällen leicht zu erkennen und sind auch in grosser Anzahl beschrieben worden. Nur wenige Rosenkenner jedoch haben es gewagt, Bastarde zwischen Formen, die verschiedenen Formen ein und derselben Kollektivspezies angehören, zu unter-

scheiden. ALMQUIST hat in seinen Arbeiten mehrere Bastarde dieser letztgenannten Art beschrieben.

Dass verschiedene derartige Sekundärkreuzungen wirklich existieren ist unzweifelhaft. Die zytologischen Untersuchungen bestätigen vollkommen diese Auffassung. Vertreter der drei erwähnten Kreuzungstypen finden sich in meinem Material. Die eben genannten, anerkannten Hybriden zwischen *R. pimpinellifolia* einerseits und *R. canina*, *tomentosa* und *mollis* andererseits, die unter den Namen *R. hibernica* und *R. involuta* gehen, haben eine Chromosomengarnitur, der nicht anders erklärt werden kann als durch die Annahme eines solchen hybriden Ursprung. Zu demselben zytologischen Typus gehören auch *dumetorum* $\times$ *gallica* (= *R. alba*), *canina* $\times$ *pendulina* und *rubiginosa* $\times$ *gallica*. Die Kreuzungen zwischen zwei verschiedenen der *Canina*-Sektion angehörigen Spezies, die untersucht worden sind, sind zytologisch auch von den »reinen« Arten verschieden. Diese letztgenannten haben eine Chromosomengarnitur vom Typus F_1 , d. h. die doppelten und einfachen Chromosomen kommen in geraden Multipln von 7 vor. Die sekundären Bastarde hingegen haben einen mehr unregelmässigen Chromosomenbestand, was ja gerade zu erwarten ist infolge der bei den Stammformen vom F_1 -Typus mehr oder weniger unregelmässig erfolgenden Meiosis. Solche Artbastarde von sekundärem Typus sind die untersuchten *coriifolia* **Matssonii* $\times$ *glauca* **contracta*, *coriifolia* **solanifolia* $\times$ *glauca* **concolor*, *canina* $\times$ *rubrifolia* und *agrestis* $\times$ *canina*. Ein anderer Strauch mit abweichender Chromosomengarnitur ist von ALMQUIST als ein Bastard zwischen zwei verschiedenen *coriifolia*-Formen aufgefasst worden. Auch ein Individuum, das als *alba* $\times$ *canina*, d. h. (*gallica* $\times$ *dumetorum*) $\times$ *canina* bestimmt worden ist, hat eine Chromosomengarnitur gleicher Art. In entsprechender Weise ist es in der Regel möglich durch zytologische Untersuchung festzustellen, inwieweit ein solcher sekundärer Bastard vorliegt oder nicht (siehe Kap. 2).

Derartige Kreuzungsprodukte tragen natürlich bis zu einem gewissen Grade dazu bei, den Formenreichtum der Sektion zu vermehren. Die Frage ist jedoch, ob dieser Formenreichtum wesentlich auf solchen sekundären Bastardierungen beruhen kann, und ob neue, dauerhafte Rassen durch solche entstehen können. Ganz besonders interessiert uns die Frage, inwieweit die zahlreichen Elementar-Arten, die sich innerhalb einer jeden Kollektivspezies unterscheiden lassen, ihre Entstehung solchen dauernd in der Natur vorsichgehenden Kreuzungen zu verdanken haben. Über diesen Punkt sind die Meinungen der Rhodologen ziemlich geteilt, was leicht erklärlich ist, da im allgemeinen die Ansichten sich nur auf Beobachtungen in der Natur stützten. Gewisse Forscher nehmen an, dass der grosse Formenreichtum der Sektion auf der »fluktuierenden Variation« der Arten beruht, andere, dass er zum grossen Teil durch die Vererbung direkter Anpassungen erzeugt wird, wieder andere, dass »Mutationen« die Hauptrolle gespielt haben; auch findet man die Meinung geäussert und von vielen verfochten, dass die grosse Masse der Mikrospezies eine Folge der stets erfolgenden Kreuzungen sei. FOCKE (1881, S. 133) sagt, dass es leicht möglich sei, dass alle Rosen »sich sämtlich unter einander kreuzen lassen, und dass die Mehrzahl der neuerdings in Europa unterschiedenen Rosenformen aus Bastarden hervorgegangen ist«. SCHWERTSCHLAGER (1910, S. 206) schreibt über diese Frage: »Die erblichen Varietäten, also schliess-

lich die 'Elementararten' von DE VRIES, zeigen sich innerhalb einer Kollektivart im gewöhnlichen Sinne so nahe verwandt, dass man an ihren Kreuzungsprodukten keine Sterilität bemerken kann, eher das Gegenteil. Solche Varietätenmischlinge muss es in reichen Rosengegenden massenschaft geben, aber wir kennen sie nicht, weil sie sich nicht durch Unfruchtbarkeit oder ein sonstiges Zeichen bemerklich machen; ein Beweis dafür, dass ihre Eltern sich immer noch mischen und zu keinen abgesonderten Lebenseinheiten geworden sind.« Neuerdings hat sich auch MATTHEWS (1920, S. 157) in gleicher Richtung geäußert: «If closely related species or species and varieties hybridise the hybrid origin of the offspring would be exceedingly difficult to detect. In actual practise they would not, as a rule, be distinguished as hybrids, but would be considered distinct species or varieties and would be named as such. Thus, perhaps, has arisen a large portion of the total number of named varieties of roses.» Die gleiche Auffassung findet sich auch bei HARRISON (1921) und BLACKBURN and HARRISON (1921).

Jedoch zeigen die Beobachtungen an der Fertilität der sicheren *Caninae*-Bastarde und vor allem die zytologischen Untersuchungen der verschiedenen Kollektivspezies angehörenden Kleinarten, dass die hochgradige Zersplitterung der *Caninae*-Arten nicht wesentlich sekundären Kreuzungsprozessen zugeschrieben werden kann. Was zuerst den Fruchtansatz der *Caninae*-Bastarde angeht, so scheint dessen Herabsetzung oder die oft nahezu vollkommene Sterilität eine allgemeine Erfahrung bei den Rosenkennern zu sein. Jedenfalls ist in der Regel ein Unterschied deutlich bemerkbar in der Fruchtbarkeit solcher nach ihren äusseren morphologischen Merkmalen bestimmten, unzweifelhaften Bastarden und der grossen Mehrzahl der unzähligen Kleinarten. Hier könnte man die Einwendung machen, dass diese letzteren vielleicht grossenteils das Resultat sind von Kreuzungen zwischen verwandten Varietäten, die derselben Kollektivart angehören, und dass die Fruchtbarkeit bei derartigen Kreuzungsprodukten grösser sein kann als bei Arthybriden. Eine solche Auffassung vertritt SCHWERTSCHLAGER (1910, S. 237): »Ja, die Mischlinge zwischen solchen kleinen Formen, welche sicher häufig gebildet werden, geben Anlass zur Entstehung neuer Sippen, weil sie unbeschränkt fruchtbar sind und auch nicht immer bei weiteren Generationen nach den MENDEL'schen Regeln in ihre Komponenten aufzuspalten brauchen« (vgl. auch oben S. 310). Die gleiche Ansicht betreffs der Fruchtbarkeit solcher Bastarde finden wir auch bei HARRISON (1921, S. 266). Über den Fruchtansatz bei Bastarden zwischen verschiedenen Formen derselben *Caninae*-Spezies gibt es keine sicheren Angaben, da solche Bastarde selten unterschieden und erkannt und deshalb auch selten als Untersuchungsobjekt angewandt werden. Für die Fertilität bei sekundären Bastarden spricht jedoch nicht folgender, teilweise gerade auf Varietätsbastarde hinziehender Ausspruch ALMQUIST's (1916, S. 272): »Diese gesamte spontane Hybridbildung scheint jedoch niemals Formen hervorzubringen, die sich durch Generationen hindurch erhalten; in keinem mir bekannten Fall bildet eine hybride Rose einen Bestand, sondern tritt nur in vereinzelt Exemplaren auf ... Nichts deutet darauf hin, dass die Hybridisierung irgend eine Rolle gespielt hat bei der spontanen Bildung neuer beständiger Rosenformen.«

Um die Frage zu lösen, inwieweit die Differenzierung der Kollektivarten

in Kleinarten möglicherweise durch sekundäre Bastardierung veranlasst worden ist, müssen deshalb andere Methoden angewandt werden. In diesem Fall lohnt es sich nicht, wie in vielen andern, aus der Pollenbeschaffenheit Schlüsse zu ziehen, da, wie schon gesagt, schlechter Pollen eine gemeinsame Eigenschaft aller Arten und Formen der *Canina*-Sektion ist, verursacht durch die Unregelmässigkeiten in den meiotischen Teilungen; diese Störungen sind eine Folge der primären (tertiären) Kreuzungsprozesse — ich deute auf das Vorkommen hin von gepaarten und ungepaarten Chromosomen und deren unregelmässige Verteilung während der meiotischen Teilungen. HARRISON (1921, S. 266) hingegen scheint daran festzuhalten, dass auch Bastarde zwischen verschiedenen *Caninae*-Formen an der Beschaffenheit des Pollens erkannt werden können. Aus der Tabelle I seiner Abhandlung geht jedoch hervor, dass der Pollen einiger *Caninae*-Formen, die keine sekundären Bastarde sind, ungefähr ebenso schlecht ist (90—100 %) wie der von ihm gleichfalls untersuchte Pollen der Bastarde *R. canina* var. *lutetiana* $\times$ *R. coriifolia* var. *Lintoni*.

MATTHEWS (1920, S. 170) schlägt systematische Kreuzungsversuche vor um diese Frage zu lösen: «Cultural results will not be obtained without the expenditure of much time and patience, but even if a single aggregate species like *R. canina* L. were submitted to systematic crossing and fully worked out along the lines of Mendelian research, we should obtain results, I think, which would form a real contribution to our knowledge of this most difficult genus». Solche Kreuzungsversuche hat, nach mündlicher Mitteilung, MATSSON in grossem Massstabe unternommen. Das Resultat der zahlreichen Kreuzungsversuche besteht jedoch nur aus ein paar Bastardindividuen. Dieser geringe Erfolg findet wohl ohne Zweifel seine Erklärung in der beinahe ausschliesslich apomiktischen Samenbildung der *Caninae*-Rosen; aus diesem Grunde scheinen Kreuzungsversuche nicht viel zu versprechen, wenn es gilt die Entstehungsweise der Kleinarten zu studieren. Andererseits zeugt aber dieser Umstand von dem seltenen Eintreffen geschlechtlicher Fortpflanzung und Kreuzung bei dieser Rosengruppe in der Natur.

Die von mehreren Rosen-Forschern (z. B. HARRISON 1921) angegebenen Kreuzungsversuche mit Arten der *Canina*-Sektion, welche, dem reichlichen Fruchtanansatz nach zu urteilen offenbar geglückt sind, beweisen vorläufig noch nichts; es müssen zuerst Aussaaten mit den erhaltenen Samen gemacht werden und die aufwachsenden Exemplare sich als deutliche Hybriden erweisen. Die meisten, ja vielleicht alle diese wohlentwickelten Samen können ja nämlich durch Apomixis erzeugt sein, ohne Zusammenhang mit der angestellten Bastardierung.

Es bleibt daher nur übrig zu prüfen, inwieweit die zytologische Untersuchung einen Beitrag zur Lösung der Frage geben kann. Es wurde in Kap. 2 hervorgehoben, dass es in der Regel möglich ist, die sekundären Kreuzungsprodukte von den primären Urbastarden zu unterscheiden, da erstere eine Chromosomengarnitur von unregelmässigem Typus haben, die letzteren hingegen Gemini und univalente Chromosomen in geraden Multipeln von 7 (F_1 -Typus). Damit haben wir eine Methode zu unserer Verfügung, die sowohl bequem als nach allem zu urteilen auch zuverlässig ist, und mit deren Hilfe wir beurteilen können, ob die uns interessierenden verschiedenen Formen ungeschlechtliche Abkömmlinge der ursprünglichen F_1 -Bastarde sind, oder ob sie erst nach neuen

Befruchtungsprozessen entstanden sind. Die Zuverlässigkeit dieses zytologischen Indikators wird in Kap. 2 und S. 348 näher besprochen.

Betrachten wir zuerst die Kollektivart, die in unserem Material am reichlichsten vertreten ist, *R. coriifolia*. Ich habe 16 Individuen dieser Art genau untersucht, die nahezu alle verschiedene Formen darstellen. Verhält es sich nun wirklich so, wie eine Anzahl Rhodologen es vermuten, dass die Zersplitterung in Kleinarten auf Varietätsbastardierung und Mendelspaltung beruht, so dürfte man wohl glauben, dass wenigstens ein grosser Teil auch dieser *coriifolia*-Formen einen solchen Ursprung hat. Erweisen sie sich dann zytologisch als sekundäre Bastarde? Nein! Alle diese Formen zeigen in ihrer Chromosomengarnitur getreu den unveränderten F_1 -Typus. Ein neuer Sexualakt hat also mit grosser Wahrscheinlichkeit in der Aszendenz dieser Formen seit der Pliozänzeit, wo die F_1 -Bastarde mutmasslich entstanden sind, nicht mehr stattgefunden. Dasselbe gilt von den 8 verschiedenen *glauca*-Formen, den 7 verschiedenen *canina*-Kleinarten und überhaupt von meinem gesamten Untersuchungsmaterial der *Canina*-Sektion, 76 Individuen umfassend und 19 verschiedene Sammelarten sowie zahlreiche verschiedene Formen vertretend. Abgesehen von den zytologisch abweichenden Individuen, welche schon von Anfang an als Hybriden bestimmt worden sind, habe ich bei keiner zur Sektion gehörigen Form irgendwelche zytologischen Anzeichen einer sekundären Bastardierung gefunden. Auch die 21 von BLACKBURN und HARRISON (1921) untersuchten, zu dieser Sektion gehörenden Formen hatten die völlig regelmässige Chromosomengarnitur des F_1 -Typus!

Meiner Meinung nach zeigen schon die bis jetzt vorliegenden zytologischen Resultate, die ja vollkommen eindeutig sind, mit zureichender Deutlichkeit, dass die Ursache der starken Polymorphie der Rosen der *Canina*-Sektion nicht in erwähnenswerter Weise in dauernd vorsichgehenden Bastardierungsprozessen liegt. Wenn solche wirklich bei der Entstehung der Mikrospezies dieser Sektion eine Hauptrolle gespielt hätten, so würde sich ohne Zweifel eine grosse Anzahl der untersuchten Formen als aneuploid herausgestellt haben, d. h. die verschiedenen Formen und Individuen würden sehr verschiedene Chromosomenzahlen gehabt haben.

Eine Pflanzengruppe, die wie die *Canina*-Sektion fakultativ sexuelle Spezies enthält, jedoch bedeutend leichter Bastarde bildet, ist die *Hieracium*-Untergattung *Pilosella*. Da die neuentstandenen *Pilosella*-Bastarde neue konstante Klone zu bilden vermögen, scheint die weitgehende Formengliederung innerhalb dieses Verwandtschaftskreises grossenteils auf solchen jungen Kreuzungsprozessen zu beruhen (OSTENFELD 1910). Bei der zytologischen Untersuchung, die ROSENBERG (1917) an dem Versuchsmaterial OSTENFELD's vornahm, zeigte es sich, dass die hybride Natur dieser Kreuzungsprodukte sich auch in dem Charakter der Chromosomengarnitur kund tut. Auf Grund dieser geglückten Versuche, durch Kreuzungen neue konstante Sippen in der Untergattung *Pilosella* zu erzeugen, neigt OSTENFELD (1919, S. 216 u. S. 218) zu der Annahme, dass auch innerhalb anderer apomiktischer Pflanzengruppen neue Formen hauptsächlich durch neue Bastardierungen geschaffen werden. Diese Ansicht kann ich nicht teilen, sofern es sich um die polymorphe *Canina*-Sektion handelt.

B. Die uralten (tertiären) F_1 -Bastardierungen als direkte Ursache der Polymorphie.

Da wir nun den Gedanken von uns weisen, dass in der Natur dauernd vorsichgehende Bastardierungen die wesentliche Ursache des Formenreichtums innerhalb der *Canina*-Sektion sein könnten, so gilt es vor allem zu untersuchen, ob wir billigerweise annehmen können, dass der gesamte ungeheure Formenreichtum direkt auf den primären Kreuzungsprozessen beruht, und dass also sämtliche Mikrospezies der vielen kollektiven Spezies präglazial seien.

Bei der Beurteilung dieser Frage können uns die Chromosomenzahlen nicht so gut als Leitfaden dienen. Der einzige sichere Schluss, den wir aus diesen allein ziehen können, ist, dass die kleinste Anzahl ursprünglicher Kreuzungen, die die Entstehung der F_1 -Typen veranlasst haben, drei gewesen ist. Die haploiden Chromosomenzahlen der Eltern waren in diesen 3 Fällen:

$$\begin{aligned} 7 \text{ und } 21 &= 7_{II} + 14_I = 28 \text{ (z. B. } R. \text{ pomifera)} \\ 7 \text{ und } 28 &= 7_{II} + 21_I = 35 \text{ (z. B. } R. \text{ canina)} \\ 7 \text{ und } 35 &= 7_{II} + 28_I = 42 \text{ (z. B. } R. \text{ fursillii).} \end{aligned}$$

Als eine Eigentümlichkeit sei erwähnt, dass tetraploide Arten ($x = 14$) hingegen nicht durch Bastardierung mit vielchromosomigen Formen lebenskräftige apomiktische *Caninae*-Spezies erzeugt zu haben scheinen. Ich habe jedenfalls nicht eine Form von reinem *Caninae*-Typus angetroffen mit 14 Doppelchromosomen. Die *Caninae*-ähnlichen Formen, die eine Chromosomengarnitur von 14 Gemini und 7 oder 14 Einzelchromosomen haben, sind nämlich ohne jeden Zweifel moderne Kreuzungen zwischen *Caninae*-Spezies und tetraploiden sexuellen Arten, z. B. *R. hibernica* ($= canina \times pimpinellifolia$), *R. involuta* ($= tomentosa \times pimpinellifolia$ resp. $mollis \times pimpinellifolia$) und *R. alba* ($= dumetorum \times gallica$). Zu dieser Bastardkategorie kann auch *R. britzensis* gerechnet werden, ebenso das früher als *R. omissa* bestimmte Individuum, das ich in meiner vorläufigen Mitteilung (S. 304) als Beispiel für *Caninae*-Rosen mit 14 anstatt 7 Gemini anführte. Auch scheinen Kreuzungen zwischen tetraploiden und diploiden Arten nicht zur Entstehung von lebenskräftigen apomiktischen *Caninae*-Spezies geführt zu haben, da keine entsprechenden triploiden Formen gefunden worden sind. Dieser letzte Umstand ist umso bemerkenswerter, weil die triploiden Formen einen grossen Teil der in zytologischer Hinsicht genau gekannten apogamen Pflanzen ausmachen (*Archhieracium*, ROSENBERG 1917; *Eupatorium* und *Erigeron*, HOLMGREN 1919).

Ist es denn wahrscheinlich, dass die gesamte jetzt lebende polymorphe *Canina*-Sektion von nur drei ursprünglichen Kreuzungsprodukten abstammt? Gewisse Umstände sprechen gegen eine derartige Annahme. Eine sexuelle Mendelspaltung dieser primären F_1 -Bastarde kann ja nicht stattgefunden haben, da die Chromosomengarnituren der jetztlebenden Formen fortwährend den F_1 -Typus darstellen. Man wäre also gezwungen anzunehmen, dass alle jetzt lebenden, untereinander oft so sehr verschiedenen Arten, welche dieselbe Chromosomengarnitur haben, durch die im folgenden besprochenen Embryo-

mutationen sich aus einem und demselben ursprünglichen Klon des F_1 -Typus differenziert haben. Um ein Beispiel anzuführen, sollten also *R. pomifera* und *R. rubrifolia*, welche untereinander sehr verschieden sind (sie gehören zu verschiedenen Untersektionen), jedoch eine numerisch gleiche Chromosomengarnitur ($7_{II} + 14_I = 28$) besitzen, durch vegetative Mutation vom selben pliozänen hybriden Klon entstanden sein. Eine solche Annahme würde sehr hohe Ansprüche stellen an das umbildende Vermögen der Mutationsprozesse. Ebenso unwahrscheinlich ist es, dass ein und derselbe Urbastard, nämlich der mit dem Chromosomenbestand $7_{II} + 21_I = 35$, sich durch Mutation in folgende Arten differenziert habe: *canina*, *dumetorum*, *glauca*, *coriifolia*, *stylosa*, *tomentella*, *rubiginosa*, *sicula*, *glutinosa*, *elliptica*, *ferox*, *agrestis*, *Seraphini* und *tomentosa*, und dass weiter die pliozäne Kreuzung, die die Chromosomengarnitur $7_{II} + 28_I = 42$ hatte, durch Mutation so verschiedene Formen wie die folgenden hervorgebracht hätte: *R. Funsillii*, *R. stylosa* var. *evanida*, *R. glutinosa* var. *lioclada* und *R. inodora*. Für so durchgreifende Veränderungen, die durch vegetative Mutation hervorgerufen waren, haben Kulturversuche keine Beispiele gebracht, weder innerhalb dieser Gattung noch anderen, und wir haben deshalb keinen Anlass, mit einer so niedrigen Anzahl ursprünglicher F_1 -Kreuzungen zu rechnen.

Wir halten es deshalb für wahrscheinlicher, dass es eine grössere Anzahl pliozäner Urbastarde gegeben habe. Wir glauben z. B., dass *pomifera* und *rubrifolia* aus verschiedenen Kreuzungen hervorgegangen sind. Ohne Zweifel waren unter den sexuellen Stammformen der jetztlebenden *Caninae*-Arten mehrere verschiedene diploide Rosen, wie es auch mehrere verschiedene hexaploide, oktaploide und dekaploide Formen gab. Die in dem systematischen Teil genannten Fälle von heterophyletischen Arten scheinen mir ebenfalls für eine gewisse Mannigfaltigkeit bei den sexuellen Ur-*Caninae* zu sprechen. Bei der zytologischen Untersuchung stellte es sich nämlich heraus, dass verschiedene Formen von *R. stylosa* wie auch verschiedene Formen von *R. glutinosa* verschiedene Chromosomengarnituren hatten. Während zwei der untersuchten *stylosa*-Formen eine Chromosomengarnitur von $7_{II} + 21_I = 35$ hatten, so zeigte *stylosa* var. *evanida* $7_{II} + 28_I = 42$. Die jetzt lebende Kollektivart *stylosa* ist also ihrer Abstammung nach als heterogen zu betrachten. Sowohl oktaploide als dekaploide Formen konnten bei Kreuzung mit diploiden Formen Rosen mit *stylosa*-Aussehen bilden. Man könnte also hier von konvergenten Kreuzungen sprechen. In diesem Fall wird demnach mehr als eine Kreuzung vorausgesetzt, um die Entstehung von nur einer der jetztlebenden Arten zu erklären. Analog verhält sich *R. glutinosa*. Zwei der untersuchten Formen sind pentaploid, während var. *lioclada* hexaploid ist. Als drittes Beispiel könnte *R. inodora* erwähnt werden. Diese Form, die oben als selbstständige Art angesehen worden ist, wird gewöhnlich als eine Unterart von entweder *elliptica* oder *agrestis* betrachtet. Die untersuchten Formen der zwei letztgenannten Arten sind pentaploid, *inodora* dagegen hexaploid. Zwar weichen die hier genannten hexaploiden Rassen recht bedeutend von ihren Arttypen ab, ja vielleicht verdienen sie einen höheren systematischen Rang; doch sind sie bis jetzt nur als Varietäten aufgefasst worden.

Da wir uns demnach veranlasst sehen, mehrere, jedenfalls mehr als 3, primäre Kreuzungsprodukte anzunehmen, bleibt uns übrig zu entscheiden, ob

der jetzige Formenreichtum innerhalb der Sektion in überwiegendem Masse direkt durch diese ursprünglichen, pliozänen Bastardierungen hervorgerufen worden ist. Können wir vielleicht nun diese entgegengesetzte Annahme auf die Spitze treiben und behaupten, dass der Formenreichtum in all seiner Bunttheit eben beim Erzeugen der erwähnten F_1 -Bastarde geschaffen wurde? Wir würden damit sagen, teils dass diejenige Gruppe sexueller Rosen, aus welcher diese Bastarde hervorgegangen sind, selbst unerhört polymorph war, teils, dass nicht nur alle nun lebenden *Caninae*-Spezies, sondern auch alle ihre Mikrospeszies und konstanten lokalen Sippen ungefähr gleichaltrig sind, nämlich tertiär. Irgendeine neue Formbildung würde also, abgesehen von den oben behandelten, unwesentlicheren Fällen sekundärer Bastardierung (aneuploide Formen), in postglazialer Zeit nicht mehr stattgefunden haben.

Von zytologischer Seite steht einer solchen Betrachtungsweise nichts im Wege, da alle untersuchten Arten und Formen wirklich einen Chromosomensatz von reinem F_1 -Typus haben. Bei einer Prüfung der Frage von einseitig zytologischem Standpunkt aus möchte man vielleicht den Schluss ziehen, dass alle diese kleinen Sippen ihre Existenz eben der Bastardierung zu verdanken haben, die ihrer Chromosomengarnitur den Stempel aufgedrückt hat. Ein solches direktes Inbeziehungsetzen der in der Sektion auftretenden enormen Polymorphie mit dem erwähnten zytologischen Befund würde natürlich sehr naheliegend sein. Es ist das erste Mal, dass ein sehr formenreicher Verwandtschaftskreis sich bei der zytologischen Untersuchung in seiner Gesamtheit als eine Sammlung Bastarde von reinem *Drosera*-Typus entschleiern.

Könnte man nun auch aus zytologischen Gründen das Entstehen aller Mikrospezies der Sektion sehr wohl in die präglaziale Zeit verlegen und sie als parallele, von einander vollständig unabhängige Kreuzungsprodukte ansehen, so sprechen doch andere Umstände für die Unrichtigkeit dieser Annahme. Würden nämlich diese primären Kreuzungen die einzige Ursache der Polymorphie sein, so könnte man auf keine Weise die reichliche Formbildung erklären, die mit Sicherheit in späterer Zeit vorsichgegangen ist und ohne Zweifel noch immer fortgeht. Wie sollte man alle diese geographischen Rassen erklären, diese Lokalformen, die alle Zeichen eines jungen endemischen Ursprungs tragen? Fast eine jede Arbeit, die die Rosenflora einer bestimmten Gegend in Europa behandelt, erwähnt Varietäten und Formen, die gerade für diese Gegend charakteristisch sind und anderswo nicht gefunden werden. Vielleicht gibt es in anderen Ländern ähnliche Formen, Parallelbildungen, jedoch keineswegs identisch mit den ersteren. Es gibt wohl keine schwedische Provinz (innerhalb des Ausbreitungsgebietes der Sektion), die nicht ihre speziellen Formen von *coriifolia* oder *glauca* hätte. Und gewisse Sippen sind bekannt einzig aus gewissen begrenzten Gebieten, von einem besondern Kirchspiel, einer kleineren Insel oder einem einzelnen Hügel. Nach ALMQUIST (1920, S. 5) kommen z. B. die sehr wohl ausgeprägten *glauca*-Formen **perglauca* ALMQU. & MATSS. und **hodophila* ALMQU. & MATSS. reichlich im Kirchspiel Vårdinge (Prov. Södermanland, Schweden) vor, sind aber niemals ausserhalb dieses Gebiets gefunden wurden; *R. coriifolia* **Matssonii* var. *Wittrockii* ALMQU. ist auf den Bergianschen Garten beschränkt und *coriifolia* **Matssonii* var. *Solnae*

(ALMQU.) MATSS. gibt es nur in wenigen Exemplaren im Wald bei Solna in der Nähe von Stockholm.

Solche Kleinarten sind jedoch vollkommen konstant. Selbst deren unbedeutende Merkmale vererben sich oft, natürlich dank ihrer apomiktischen Samenbildung. Da es sich hier um Klone handelt, die einen gewissen Komplex von Eigenschaften konstant weitervererben, kann man diese Formen auch nicht als individuelle Modifikationen, durch das Einwirken äusserer Faktoren hervorgerufen, betrachten. Ebenso wenig können sie als das Resultat von Mendelspaltungen angesehen werden, als sekundäre Bastarde also, denn auch diese Lokalformen haben eine Chromosomengarnitur vom F_1 -Typus. Ich habe in meinem Untersuchungsmaterial mehrere solche Formen, die nur von einem engbegrenzten Gebiet her bekannt sind, z. B. die schon erwähnte *coriifolia* **Matssonii* var. *Wittrockii* aus dem Bergianschen Garten, *coriifolia* **helsingica* MATSS. und *coriifolia* **solanifolia* MATSS. aus Prov. Hälsingland, die sich zytologisch auf keinerlei Weise von den weiter verbreiteten Mikrospezies unterscheiden.

Dass schliesslich alle derartigen geographischen Rassen und lokalen Abänderungen, die zusammen die grossen Kollektivarten ausmachen, ursprüngliche direkte Kreuzungsprodukte tertiären Alters wären, die seit ihrem ersten Auftreten ihre äusseren Eigenschaften unverändert beibehalten hätten und nun nur auf begrenzten Gebieten vorkämen, kann nicht ernstlich aufgenommen werden. Es scheint von verschiedenen Gesichtspunkten das natürlichste zu sein, diese geographischen Rassen, wie die Rhodologen es bis jetzt gemacht haben, als Endemismen zu erklären, von denen viele in sehr später Zeit entstanden sind. Für gewisse Formen, denen der systematische Wert besonderer Spezies zugeteilt wird, ist ein neoendemischer Ursprung behauptet worden, z. B. für *R. rhaetica*, die nur in einigen Alpentälern vorkommt (BRAUN-BLANQUET 1917, S. 8).

Da nun aber solche lokale Sippen aus pflanzengeographischen Gründen keine unveränderte primäre (präglaziale) Bastarde sein können, ebenso wenig, aus zytologischen Gründen, später entstandene Sexualprodukte, noch, wie Kulturversuche zeigten, als durch äussere Faktoren veranlasste individuelle Modifikationen gelten können, so bleibt nur die eine Möglichkeit übrig, dass sie in neuerer Zeit auf rein vegetative Weise sich aus den ursprünglichen hybriden Klonen differenziert haben. Da die letzteren nach der Chromosomengarnitur zu urteilen, als Artbastarde der F_1 -Generation und daher als komplizierte Heterozygoten aufzufassen sind, können die veränderten Merkmale der neuen Sippen auf eine in den Ursprungszellen des apomiktischen Embryos erfolgte vegetative Mutation zurückgeführt werden. Die Veränderungen kommen hier nicht wie im allgemeinen bei vegetativen, phanerogamen Mutationen bloss an einzelnen Teilen eines Individuums zum Vorschein (Knospen- oder Sprossmutation), sondern betreffen das ganze Individuum und lassen in der Folge einen neuen Klon entstehen. Aus diesem Grund müssen wir annehmen, dass die Veränderungen schon früh im Embryo erfolgen. Die Art der Mutationen erinnert deshalb scheinbar an solche, die im Zusammenhang mit der geschlechtlichen Samenproduktion entstehen (Sämlingsmutationen). Prinzipiell unterscheiden sie sich jedoch nicht von gewöhnlichen Knospenmutationen; man kann ja in diesem

Fall den Embryo, in dem die Veränderungen vor sich gegangen sind, als eine Knospe auffassen.

Es könnte vielleicht unangebracht scheinen, in diesem Fall die Bezeichnung Mutation anzuwenden, da ja die Stammformen sicherlich keine homozygote Sippen, sondern nur stark heterozygote Artbastarde der F_1 -Generation waren; ich tue es aber dennoch, da ich mir vorstelle, dass die genetischen Veränderungen innerhalb eines Chromosoms eintreffen. Die Chromosomengarnitur des Klons wird ja keiner numerären Veränderung unterworfen, kein Chromosom geht verloren und kein neues kommt hinzu. Es handelt sich hier nicht um eine Rekombination, wie sie bei der Reduktionsteilung und der darauffolgenden Befruchtung bei sexuellen Arten stattfindet. Unter dieser Voraussetzung ist es eigentlich gleichgültig, ob der Klon homozygot oder heterozygot ist.

Die Frage, in welcher Ausdehnung diese Embryomutationen als Ursache der Polymorphie angesehen werden können, wird weiter unten S. 325 besprochen. Ich komme dort auf die lokalen Rosen und ihre grosse Anzahl zurück.

II. Die Embryomutationen als Ursache der Formbildung.

Matsson's Aussaatversuch mit einer *tomentosa*-Form.

Wenn ich nun zu dem Schluss komme, dass die Formbildung innerhalb der *Canina*-Sektion wenigstens teilweise, d. h. was die lokalen, endemischen Elementararten angeht, durch vegetative Mutation innerhalb der Klone zustande gekommen sein muss, so geschieht dies in erster Linie auf Grund oben angeführter Umstände. Die zytologische Kontrolluntersuchung an einer durch Kultur erhaltenen Abänderung deutet aber auch darauf hin. Die in Frage stehenden Kulturversuche wurden von MATSSON ausgeführt und sind von ihm in Svensk Bot. Tidskr. 1912, S. 592 beschrieben worden. Ich habe diese Versuche schon vorher erwähnt als Stütze für meine Ansicht, dass die Vermehrung der Rosen der *Canina*-Sektion in überwiegendem Masse durch apomiktische Samen erfolgt (siehe S. 267). Ich muss jedoch hier näher auf sie eingehen, besonders da MATSSON's Arbeit in schwedischer Sprache geschrieben ist.

Der zu den Versuchen benutzte Mutterstrauch war dasjenige Individuum der *R. tomentosa* **subcristata* SCHEUTZ, das hier als Nr. 262 erwähnt worden ist. Es wird in dem Bergianschen Garten bei Stockholm kultiviert, stammt aber ursprünglich aus der Provinz Bohuslän im westlichen Schweden. Diese *tomentosa*-Form, die sich als eine gute Subspezies herausgestellt hat, ändert in Bohuslän unbedeutend ab, ist aber im östlichen Schweden in verschiedene Rassen zersplittert. Im Jahre 1904 sammelte MATSSON von dem genannten bergianschen Exemplar eine Anzahl Scheinfrüchte, die er in seinem damaligen Garten in Ilsbo nahe der Stadt Hudiksvall, Provinz Hälsingland, aussäte. Die Befruchtung war nicht kontrolliert worden. Aus der Saat erwuchsen 47 Pflanzen. Von diesen stellten sich 5 als von der Mutter deutlich abweichende Formen heraus, zwei andere waren nur unbedeutende Abänderungen.

Einer der 5 abweichenden Sträucher wurde als ein intermediärer Bastard der betreffenden *tomentosa*-Form mit *R. pendulina* erkannt. Die Fruchtbarkeit dieses

Individuums war sehr gering. Die Entstehung eines solchen Bastardes bietet nichts Merkwürdiges dar. Verbindungen der *Caninae*-Spezies mit sexuellen tetraploiden Rosen kommen leicht zustande. Die hier zytologisch beschriebenen *R. involuta* und *R. hibernica* sind Kreuzungsprodukte dieser Art. Auf die Entstehungsweise eines anderen in derselben Saat aufgegangenen Strauches, der hier als Nr. 264 erwähnt wurde, werde ich hier nicht eingehen, da die damit verbundenen Umstände nicht völlig klar liegen.

Die 3 übrigen Individuen dagegen sind sehr interessant. Über dieselben spricht MATSSON die Ansicht aus, dass sie möglicherweise als durch Mutation entstanden angesehen werden könnten. Zwei davon sind einander völlig gleich. Sie unterscheiden sich (nach MATSSON's Beschreibung) von dem Muttertypus durch die Farbenschattierung der Blättchen (rein graugrün anstatt bläulich graugrün wie bei der Mutter), durch deren Form (breit, nicht schmal eiförmig), durch die Form der Zähne (diese mit $\pm$ ausgebogenen Rändern allmählich in die Spitze hinauslaufend; bei der Mutter hingegen kurz, dreickig, mit geraden Rändern und abgesetzter Spitze) und durch die Form der Scheinfrucht der mittleren Blüte (elliptisch, nicht birnförmig). Die andere als Mutante gedeutete Form ändert in folgender Weise ab: Bewaffnung schwach (bei der Mutter stark), Blättchen rein graugrün (Mutter siehe oben!), die Form derselben oval-eiförmig—oval, Zähne kurz und breit mit geraden Rändern, Scheinfrucht schmal birnförmig.

Wie sind jetzt diese in bezug auf mehrere Merkmale abgeänderten Individuen zu erklären? MATSSON selbst äussert über diese Frage (S. 593): »Ob Mutation hier wirklich vorliegt, kann natürlich erst dann mit Sicherheit entschieden werden, wenn neue Kulturversuche die Gelegenheit geben zu sehen, ob die Formen konstant sind«. Jedoch dürften solche Kulturen keine endgültige Antwort auf diese Frage geben können. Infolge der in dieser Rosengruppe vorherrschenden apomiktischen Fortpflanzungsweise ist es nämlich in höchstem Grade wahrscheinlich, dass auch die neugebildeten Formen apomiktisch Samen ansetzen, mögen diese Formen als Mutanten oder als Kreuzungsprodukte entstanden sein. Man muss deshalb mit einer unmittelbaren Fixierung derselben rechnen, unabhängig von ihrer Entstehungsweise. Eine Entscheidung darüber, ob eine Mutation oder Bastardierung vorliegt, dürfte in diesem speziellen Fall nur nach zytologischer Untersuchung getroffen werden; und dies unter der Voraussetzung, dass hier unter Mutation eine vegetative verstanden wird. Eine sexuelle Mutante kann zytologisch nicht von einem sekundären Bastard unterschieden werden (siehe unten!). Werden die Kulturversuche mit Klonen gemacht, bei denen, wie bei der *Canina*-Sektion, die Möglichkeit auch sexueller Fortpflanzung nicht ausgeschlossen ist, so kann aber diese wichtige Fehlerquelle vermieden werden durch ausschliessliche Verwendung von Samen, die sich in kastrierten Blüten entwickelt haben (vgl. die Versuche OSTENFELD's über *Hieracium*-Mutationen, siehe S. 323).

Man könnte sich fünf Möglichkeiten denken, um die in Frage stehenden abweichenden Individuen zu erklären; man könnte sie deuten als:

- 1) Modifikationen,
- 2) Mendelspaltungen, nach vorhergegangener Selbstbefruchtung,
- 3) Produkte neuer Kreuzungen,

- 4) Auf sexuellem Weg neu entstandene Mutanten,
- 5) Auf apomiktischem Weg neu entstandene Mutanten (Embryomutanten).

Inwieweit Modifikation vorliegt, kann natürlich nicht auf zytologischem Wege kontrolliert werden. Dass jedoch diese Eventualität hier nicht in Frage kommen kann, darauf deutet der Umstand hin, dass nicht weniger als 40 Sträucher derselben Aussaat dem Mutterindividuum vollkommen gleich waren. Wie sollten da gerade nur drei Exemplare durch äussere Faktoren so beträchtlich verändert werden und von diesen drei zwei auf dieselbe Weise und das dritte auf eine andere? Die Abweichungen von dem Muttertypus treten ja auch teilweise in Eigenschaften auf, die man sich schwer durch äussere Faktoren beeinflussbar denken kann, z. B. die Form der Zähne und Scheinfrüchte. Die Ursache des Auftretens dieser abgeänderten Formen müssen tiefer liegen.

Die Mendelspaltung nach vorhergehender Selbstbefruchtung, die Erzeugung neuer Varietäten- oder Spezies-Bastarde und die Entstehung von Mutanten in der sexuellen Nachkommenschaft einer Pflanze, alle diese Fälle, wo neue Formen auftreten können, setzen ja das Stattfinden eines neuen Befruchtungsaktes voraus. Da diese Fälle aus diesem Grund auch zytologisch sich auf dieselbe Weise äussern, können sie hier gleichzeitig behandelt werden. Die Frage bleibt demnach in dem vorliegenden Fall: zeigt die zytologische Untersuchung einer solchen abweichenden Form, dass ein neuer Befruchtungsakt ihrem Entstehen vorausgegangen ist?

Dass das Eintreffen eines neuen Befruchtungsaktes wirklich innerhalb dieser Rosengruppe mit Hilfe zytologischer Methoden nachgewiesen werden kann, wurde schon verschiedentlich hervorgehoben. Man muss ja von vornherein erwarten, dass eine Chromosomengarnitur vom F_1 -Typus, aus 7 Gemini und 21 Einzelchromosomen bestehend, sich bei den Individuen einer sexuellen Nachkommenschaft nicht konstant erhalten kann. Die Verteilung der ungepaarten Chromosomen während der meiotischen Teilungen, die der Gametenzellenbildung, geschieht nämlich mehr oder weniger unregelmässig. Dies gilt besonders von der Teilung der Pollenmutterzellen. Die Pollenkörner erhalten also eine sehr variierende Anzahl Chromosomen (siehe S. 206). Die Individuen, die durch einen Befruchtungsprozess gebildet werden, bei welchem solche Gameten mitgewirkt haben, müssten also selbst einen mehr oder weniger atypischen Chromosomensatz erhalten (aneuploide Formen). Die Richtigkeit dieser Überlegung wird auch bestätigt durch die zytologische Untersuchung sicherer Bastarde zwischen Formen, die dieser Rosengruppe angehören. Über diese untersuchten Bastarde und ihre Chromosomengarnitur wurde oben näheres mitgeteilt (siehe S. 234 u. S. 272). Hier brauche ich nur zu betonen, dass sie sich nicht nur in der Chromosomenzahl in somatischen Zellen in der Regel vom F_1 -Typus unterscheiden, sondern auch in der häufig stark variierenden Anzahl der Doppelchromosomen. Wenn auch durch einen Zufall die somatische Chromosomenzahl bei einem solchen Bastard genau 35 wäre, so lässt jedoch das Verhalten der Gemini in den weitaus meisten Fällen die Hybridnatur erkennen. Keine der untersuchten *Caninae*-Hybriden hatte genau 7 Doppelchromosomen. Diese Erscheinung findet darin ihre Erklärung, dass dem befruchtenden Pollenkorn bei der Meiosis eine verschiedene Anzahl Chromosomen zugeteilt worden war. Es ist auch durch Zählung der Chromosomen bei der ersten Teilung im

Pollenkorn pentaploider Rosen festgestellt worden, dass die meisten Pollenkörner eine höhere Chromosomenzahl haben als 7 (S. 206).

Nur in einem Fall dürfte es schwer sein, einen sekundären Bastard karyologisch von einer Rose von reinem F_1 -Typus zu unterscheiden, wenn nämlich der männliche Gamet genau 7 Chromosomen und der weibliche genau 28 gehabt hätten. Dass die Makrospore, die sich zum Embryosack entwickelt, bei den pentaploiden Rosen 28 Chromosomen besitzt, also einen Satz von Gemini-Abkömmlingen samt allen Einzelchromosomen, ist nun eine so gewöhnliche Erscheinung, dass sie als Regel betrachtet werden kann. Seltener dürften jedoch — nach den oben erwähnten Zählungen — diejenigen Fälle sein, wo die Pollenkörner genau 7 Chromosomen erhalten (15 %). Nach dem vorliegenden statistischen Material könnte man die Entstehung von sekundären Bastarden mit einer Chromosomengarnitur von scheinbarem F_1 -Typus bei etwa 12 % der Fälle erwarten (S. 272).

Ich habe das eine Individuum der von MATSSON als Mutante Nr. 1 bezeichneten Form untersucht (Nr. 263). Die Chromosomengarnitur und der regelmässige Verlauf der Teilungen sprechen eindeutig zu Gunsten der Auffassung MATSSON's, dass hier eine Mutante vorliegt. Der Mutationsprozess muss aber vegetativer Natur sein. Alle untersuchten Teilungsstadien deuten nämlich auf den unveränderten F_1 -Typus hin. Es darf wohl als weniger wahrscheinlich gelten, dass gerade hier ein solcher, obenerwähnter Fall von sekundärem, genau pentaploidem Kreuzungsprodukt mit 7 Gemini vorliegt. Da also das Individuum die eigenartigen zytologischen Eigenschaften des ebenfalls untersuchten Mutterstrauches bis ins Einzelne beibehalten hat, finde ich es am wahrscheinlichsten, dass die abweichenden äusseren Merkmale durch einen vegetativen Mutationsprozess entstanden sind, und da die Abänderungen an allen Teilen des Strauches zu Tage treten, müssen sie sich im jungen Embryo abgespielt haben.

Es ist leicht einzusehen, dass man aus zytologischen Untersuchungen nur dann Nutzen ziehen kann für den Nachweis von Embryomutanten in Klonen, wo sexuelle Nachkommenschaft nicht ausgeschlossen ist, wenn diese Klone, wie es bei den Rosen der *Canina*-Sektion der Fall ist, eine eigentümliche und charakteristische Chromosomengarnitur und unregelmässige meiotische Teilungen haben. Innerhalb Klonen hingegen, wo nur gepaarte Chromosomen bei der Reduktionsteilung auftreten, und die ganze Meiosis regelmässig verläuft, scheinen zytologische Methoden von diesem Gesichtspunkt aus wertlos. In diesen Fällen kann nämlich ein sexuelles Produkt zytologisch nicht von einer Embryomutante unterschieden werden.

Dingler's Aussaatversuch mit *R. canina* L. var. *atrichostylis* Borbas f. prox.

Ich habe in einem vorhergehenden Kapitel auf DINGLER's (1908, s. 105) sehr lehrreiche Aussaatversuche mit einer Form der *R. canina* hingewiesen; ich erwähnte seine dabei gewonnenen Resultate als eine kräftige Stütze für die Auffassung, dass die Rosen der *Canina*-Sektion sich in der freien Natur nahezu ausschliesslich durch apomiktisch erzeugte Samen fortpflanzen. Der Versuch zeigte auch, dass diese *canina*-Form, trotz ausgezeichneter Hybridisierungsmöglichkeiten mit in unmittelbarer Nähe wachsenden verschiedenen Arten der

Canina-Sektion, wie *tomentella*, *glauca*, *tomentosa*, *rubiginosa* und *micrantha*, in ihrer Nachkommenschaft kein einziges Individuum hatte, das eine deutliche Zwischenform zwischen *canina* und diesen anderen Formen gewesen wäre. Bei 119 der 126 aufgegangenen Individuen waren die mütterlichen Merkmale ohne grössere Schwankungen weitervererbt. Nach DINGLER's Auffassung war diese Mehrzahl durch Selbstbefruchtung des Individuums entstanden. Jetzt können wir sie mit grösserem Recht als apomiktische Nachkommen des Mutterindividuum deuten. Was uns jedoch in diesem Zusammenhang am meisten interessiert, ist die Deutung der sechs abweichenden Individuen. (Das 126. Individuum konnte leicht als *R. arvensis* erklärt werden, das zufällig in das Saatbeet geraten war.) Dingler äussert über diese Frage (s. 107): »Die übrigen sechs Individuen, von denen freilich bisher nur eine einzige (1904 er) geblüht hat, scheinen untereinander vollkommen gleich zu sein, in Wuchs, Blattform und Farbe usw. Sie sind sehr auffallend und schon von weitem nicht mit den übrigen zu verwechseln. Eine Verunreinigung im botanischen Garten ist ausgeschlossen, da keine gleiche Pflanze daselbst kultiviert wurde, dagegen kommen am Standort der Mutterpflanze ähnliche, wenn auch nicht gleiche Sträucher vor. Ich kann einstweilen nicht mit Sicherheit entscheiden, ob hier Mutation oder Bastardierung vorliegt.«

Diese Frage dürfte, bevor eine zytologische Untersuchung dieser abändernden Individuen vorgenommen worden ist, kaum beantwortet werden können. Der vorliegende Fall stimmt mit den Versuchen MATSSON's darin überein, dass auch bei den letzteren dieselbe Abänderung an mehr als einem Individuum auftrat: von drei abgeänderten Sträuchern waren zwei einander vollkommen gleich. In dem letztgenannten Fall, wo ein vegetativer Mutationsprozess aus zytologischen Gründen anzurechnen war, scheint also eine bestimmte Veränderung in der genetischen Zusammensetzung des Klons besonders leicht zu erfolgen. Meiner Ansicht nach würde man, falls Mendelspaltung durch Selbstbefruchtung oder sekundäre Bastardierung das Entstehen der sechs abweichenden Individuen in DINGLER's Versuchsserie bewirkt hätten, kaum erwartet haben, dass gerade alle sechs genau dieselbe Abänderung zeigten. Da, nach der Chromosomengarnitur der *Caninae*-Formen zu urteilen, diese selbst Bastarde vom F_1 -Typus sind und deshalb also sicher heterozygot, sollte man eher als Resultat einer Selbstbefruchtung des Mutterstrauches und in noch höherem Grade einer neuen Kreuzung, eine mannigfach abändernde Nachkommenschaft erwarten. Diese unerhört polymorphen *Caninae*-Arten, deren Bastardnatur ja in allen Fällen zytologisch nachweisbar ist, dürften wohl nicht minder heterozygot sein als die *Hieracium*-Arten der ebenfalls polymorphen *Pilosella*-Gruppe. OSTENFELD (1912, s. 351) schreibt: «As an example of the heterogeneity of the F_1 -Generation I may mention that a single cross between *H. auricula* (a sexual species) and *H. aurantiacum* gave twenty-nine hybrid-individuals all of which differed from each other.» Und doch ist der Formenreichtum dieser beiden *Hieracium*-Arten nicht zu vergleichen mit dem der *R. canina*. Ein anderer Versuch OSTENFELD's (1910) zeigt grössere Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei den *Caninae*-Rosen, da die benutzte Mutterpflanze, *H. excellens*, wie jene teils apomiktische, teils sexuelle Fortpflanzung besitzt und zytologisch sich als einen Bastard herausgestellt hat (ROSENBERG 1917). Die Kreuzung zwischen *H. excellens* ♀ und

H. aurantiacum ♂ ergab 26 Individuen, von welchen 20 reine *excellens* (apomiktischen Ursprungs) waren und 6 deutliche Bastarde. Die letztgenannten waren jedoch alle untereinander verschieden. Andererseits sagt BAUR (1914, S. 291) über vegetative Mutationen: »Von einem gewissen Interesse ist dabei, dass, wenn eine Pflanze heterozygotisch in mehreren Genen ist, die Mutation jeweils nur eines davon betrifft. Ich habe verschiedene solche Fälle beobachtet.«

Kann DINGLER's Kulturversuch nicht gerade als ein sicheres Beispiel für die Erzeugung von vegetativen Mutanten bei den Rosen gelten, so verdient er dennoch in diesem Zusammenhang erwähnt zu werden, dies umsomehr als, abgesehen von MATSSON's obengenannter Aussaat, dies der einzige in umfassende Weise unternommene Aussaatversuch mit einer *Caninae*-Rose ist, der in der Litteratur ausführlich beschrieben worden ist. ALMQUIST (1912, S. 11) gibt an, dass auch er 1903 eine grosse Aussaat von einer *coriifolia*-Form im Bergianschen Garten vorgenommen hat, um das eventuelle Auftreten von Mutanten zu erforschen. Der Versuch wird jedoch nicht näher beschrieben. Die einzige Mutation, die möglicherweise auftrat, zeigte sich nach ALMQUIST in dem Auftreten einer »Grund«-Form (mit einfach gesägten Blättchen) aus dem Samen einer »prae«-Form (mit doppelgesägten Blättchen und drüsentragenden Zähnen). Sonst waren alle Individuen in jeder Hinsicht dem Mutterstrauch gleich.

Die Entstehung vegetativer Mutanten in der Gattung *Hieracium*.

Von der grössten Bedeutung für die Frage nach dem Vorkommen von Embryomutationen innerhalb Klonen mit apomiktischem Samenansatz sind die Kulturversuche, die OSTENFELD (1912 und 1919) mit *Hieracium tridentatum* ausgeführt hat. Wir haben es nämlich hier mit einem dank experimenteller Versuchsanordnung völlig einwandfreien Falle der Erzeugung von Mutanten vegetativer Natur zu tun. OSTENFELD ging bei diesen Kulturversuchen von einer Fragestellung aus, die nahe mit derjenigen übereinstimmt, welche meiner zytologischen Untersuchung der Mikrospezies der *Canina*-Sektion zu Grunde liegt. Er stützte sich in erster Linie auf die Untersuchungen SAMUELSSON's (1910) über die geographische Verbreitung gewisser endemischer schwedischer *Archieracium*-Formen. Er wollte prüfen, inwieweit die Annahme SAMUELSSON's richtig sei, dass derartige Sippen aus andern mehr verbreiteten Formen (vgl. MURBECK 1904) durch Mutation entstanden seien. Dazu wollte er eine der mehr verbreiteten Formen verwenden, um zu sehen, ob man aus dieser einige Mutanten erhalten könnte, die als Erstlinge neuer Arten gedeutet werden könnten (1912, S. 352 u. 1919, S. 213). OSTENFELD wählte eine allgemein verbreitete dänische Art aus der Untergattung *Archieracium*, *H. tridentatum*, das er in mehreren Generationen unter fortwährender Kastrierung gezogen hatte. Nach der Aussaat der aus »kastrierten« Köpfchen eines Individuums erhaltenen Samen kamen eine Anzahl Pflänzchen auf, von welchen 153 sich vollkommen entwickelten und blühten. Unter diesen 153 wick ein Exemplar hinsichtlich verschiedener Merkmale von der Mutterpflanze und den 152 untereinander gleichen Geschwistern ab; die Abweichungen betrafen die Hüllblätter, die Länge der Köpfchen und die Höhe und Kraft der Pflanze überhaupt;

waren sie nichtgerade gross, so waren sie doch deutlich wahrnehmbar. Durch »Kastrierung« der Köpfehen dieses Individuums entstand eine Nachkommen-schaft, die sich wie die Mutter verhielt. Die Abweichung war also sofort fixiert, d. h. eine neue Kleinart war entstanden. Dies ist es, was wir nach HUGO DE VRIES eine Mutation nennen, aber sicher eine, nicht auf sexuellem, sondern apogamem Wege entstandene Mutation. Da ich nur ein einziges abweichendes Exemplar bei meinem Versuch erhalten hatte — zwei andere gleichzeitige Versuche bleiben ohne positives Resultat — nahm ich später die Versuche in etwas grösserem Massstabe wieder auf: 1916 säete ich eine grosse Anzahl »kastrierter« Früchte von *H. tridentatum*. Durch diese Aussaat erhielt ich letztes Jahr eine Serie von 638 und eine von 469 Individuen, im ganzen 1107; unter diesen schienen 4 Individuen von abweichender Art zu sein, und diese wurden deshalb kastriert. Die darnach erhaltenen Früchte wurden im Früh-jahr 1918 ausgesät; das Resultat können wir erst nächstes Jahr erfahren, da sie erst dann ihre volle Entwicklung erreicht haben« (1919, S. 213—214, aus d. Dän. übers.).¹

Da die bei diesen Versuchen verwendeten Samen aus kastrierten Köpfchen stammten, kann, wie OSTENFELD sagt, ein Sexualakt unmöglich dem Entstehen der abweichenden Formen vorausgegangen sein, sondern sie müssen vegetative Mutationen sein, am besten mit Knospenmutationen zu vergleichen: »If we take all these facts and arguments together, it is, I think, permissible to say that new forms may arise by means of single variations, *i. e.*, mutations, which may be classed under bud-mutations, as no fertilisation is required for their appearance.« (1912, S. 353). Da in diesem Fall der apogam erzeugte Embryo die »Knospe« ausmacht, könnte man, wie ich vorgeschlagen habe, diese Art von Mutation als Embryomutation bezeichnen.

Wir haben es hier deutlich mit einem Mutationsprozess derselben Art zu tun wie bei den Rosen der *Canina*-Sektion. Beide Pflanzengruppen zeigen ja mannigfache Ähnlichkeit untereinander. Sie dürften die zwei Verwandtschaftskreise sein, wo die Formengliederung unter allen Phanerogamen am weitesten geht. Eine weitere Ähnlichkeit zeigt sich in der Hybridnatur der Chromosomengarnituren. Die meisten von ROSENBERG (1917) untersuchten apogamen Archierazien sind triploid ($2x = 27$) und werden von ihm aufgefasst als durch Kreuzung zwischen Keimzellen mit 9 bzw. 18 Chromosomen entstanden. Bei allen Formen der *Canina*-Sektion tritt die Bastardnatur mit noch grösserer Deutlichkeit hervor, denn hier deutet nicht nur die somatische Chromosomenzahl (in den Fällen wo diese 35 ist) auf Bastardierung hin, sondern vor allem die Bindungsverhältnisse der Chromosomen während der Reduktionsteilung. Bei allen diesen unzähligen Rosensippen weist nämlich der Chromosomenbestand den bei *Drosera longifolia* $\times$ *rotundifolia* und mehreren anderen sicheren Bastarden (siehe Kap. 1) gefundenen F_1 -Typus auf. Obwohl der Verlauf der Meiosis bei den triploiden Archierazien nicht den droseroiden Typus aufweist, müssen diese auf Grund ihrer genau triploiden somatischen Chromosomenzahl von rein zytologischem Gesichtspunkt aus als F_1 -Bastarde angesehen werden, d. h. ein neuer Sexualakt hat nicht mehr stattgefunden nach der Vereinigung der 9-

¹ Eine spätere Mitteilung über diese Versuche wurde 1921 veröffentlicht, als dieser Teil des Manuskripts schon abgeschlossen war. Siehe weiter die Fussnote S. 362.

chromosomigen und 18-chromosomigen Gametenzellen, infolge welcher sicherlich vor langer Zeit die ursprünglichen triploiden Klone entstanden sind.

In einer Hinsicht unterscheidet sich aber *Archieracium* von der *Canina*-Sektion. Während die Sippen in dem ersten Verwandtschaftskreis entweder obligat apogam (die meisten) oder rein sexuell sind (eine geringe Anzahl, z. B. *H. umbellatum* und *H. virgaurea*), scheinen sich alle in Frage stehenden Rosen-Formen, auf Grund ihres offenkundigen Vermögens Bastarde zu bilden, durch fakultative Sexualität auszuzeichnen. Dies kann zur Fehlerquelle werden bei Aussaatversuchen, die mit solchen Rosen zur Untersuchung der Entstehung vegetativer Mutanten angestellt werden; deshalb dürfen solche Versuche nur mit Samen kastrierter Blüten unternommen werden. Diesen Umstand hatte MATSSON bei seinen Versuchen ausser Acht gelassen, da er ja damals keinen Anlass hatte an vegetative Mutationen zu denken, und *R. tomentosa* auch nicht zu denjenigen Rosenarten gehörte, bei welchen er durch Experiment das Vermögen, auf apomiktischem Wege Samen anzusetzen, festgestellt hatte. Als ich deshalb (1919) eine der Mutanten, die MATSSON erhalten zu haben meinte, fixierte, glaubte ich, ungeachtet dieser Fehlerquelle, aus der Chromosomen-garnitur herauslesen zu können, ob ein Sexualprodukt oder eine vegetative Mutante vorlag — eine sexuelle Mutante kann ja, wie vorhin bemerkt, nicht von einer sexuellen Nachkommenschaft anderer Art unterschieden werden. Ich dachte mir, dass eine so eigentümliche Chromosomengarnitur wie die von *R. tomentosa* ($7_{II} + 21_I = 35$) — ich hatte den Mutterstrauch der Versuchsserie schon untersucht — ohne Zweifel nach einem Befruchtungsprozess verändert sein müsste, jedoch sich unverändert erhalten haben würde, wenn die abweichende Form eine Embryomutante wäre. Dies ist dieselbe Betrachtungsweise, wie ich sie benutzt habe bei der Beurteilung der Entstehungsweise der zahlreichen Sippen der *Caninae*-Spezies.

Bei den obligat apogamen *Archieracium*-Formen kommt diese Fehlerquelle nicht in Betracht, da ein Befruchtungsprozess vor vornherein ausgeschlossen ist. In den Versuchsserien, die Mutanten ergaben, benutzte OSTENFELD ausserdem nach Kastrierung erhaltene Samen. Unter solchen Umständen können abweichende Formen offenbar eindeutig bestimmt werden. Eine von ROSENBERG ausgeführte zytologische Untersuchung an einer dieser Mutanten hat ihren vegetativen Ursprung endgültig bewiesen: die Mutante hatte die triploide Chromosomenzahl unverändert beibehalten. (Mitgeteilt in der Sitzung d. Schwed. bot. Verein 15. Dez. 1919). Siehe weiter S. 359.

Die Bedeutung der Embryomutationen für das Zustandekommen der Polymorphie der *Canina*-Sektion.

Wir haben im vorhergehenden gezeigt, dass zwei Faktoren von Bedeutung gewesen sind bei der Entstehung der Formengliederung der *Canina*-Sektion, nämlich teils die pliozänen Bastardierungen, wodurch eine Anzahl Klone von dem zytologischen F_1 -(*Drosera*-)Typus gebildet wurden, und wovon die Chromosomengarnitur aller untersuchten Formen der Sektion Zeugnis ablegt, teils in diesen Klonen stets vorsichgehende Embryomutationen. Dagegen haben wir gefunden, dass wir zur Erklärung der Entstehung der Kleinarten fast ganz von

Mendelspaltung auf sexuellem Wege und dem Eintreffen neuer Kreuzungen absehen können.

Was uns nun am meisten interessiert, ist die Frage, in welchem Massstabe Embryomutationen zum Formenreichtum der *Canina*-Sektion beigetragen haben. Es wurde oben (S. 317) gezeigt, dass für alle die zahlreichen Sippen mit beschränkter Verbreitung, die allgemein als Endemismen gelten, keine andere Entstehungsweise in Betracht kommen kann als gerade vegetative Mutation. Sekundäre Bastardierung ist, wie erwähnt, aus zytologischen Gründen ausgeschlossen; aus pflanzengeographischen Gründen kann man nicht unveränderte Urbastarde, Relikte aus präglazialer Zeit, annehmen. Die Frage bleibt, wie viele der unzähligen Kleinarten, aus welchen die Kollektivarten bestehen, zu der Kategorie lokaler Sippen gerechnet werden können, und für welche also ein Entstehen durch vegetative Embryomutation mit Wahrscheinlichkeit angenommen werden kann.

Die Beantwortung dieser Frage macht grosse Schwierigkeiten, denn das Studium der Elementararten der *Canina*-Sektion ist in den verschiedenen Ländern mit verschiedener Intensität betrieben worden und vor allem mit allzu verschiedenartigen Methoden, so dass sie keine direkten Schlüsse über die Verbreitung der Kleinarten zulassen. Die Zergliederung der kollektiven Spezies ist z. B. von verschiedenen Autoren verschieden weit getrieben worden. Dass viele Rhodologen Abstand genommen haben von einem ins Einzelne gehenden Studium der zahlreichen Abänderungen, beruhte in vielen Fällen darauf, dass diese Forscher nicht an deren Konstanz glaubten, sie vielmehr auffassten als zufällige und unbeständige Variationen von der Natur einer Modifikation, einer durch Autogamie entstandenen Neukombination oder einer Varietätenhybride. Andere Forscher wiederum, die durch genaue Beobachtungen in der Natur oder durch Kulturversuche sich von der Konstanz dieser Kleinarten — oft unbedeutende lokale Rassen — überzeugt hatten, haben ausführliche Analysen verschiedener Verwandtschaftskreise vorgenommen; diese Untersuchungen haben zum Unterscheiden zahlreicher Elementararten geführt. Ich will hier besonders an MATSSON's (1915) Bearbeitung der nordeuropäischen *mollis*-Formen erinnern; er hat in einem skandinavischen *mollis*-Material nicht weniger als 123 Subspezies unterschieden, die Varietäten nicht mit einberechnet; und in ALMQUIST's Zusammenstellung der schwedischen *Rosae* (1919) sind ungefähr 100 *glauca*-Sippen und etwa ebensoviele Kleinarten der *coriifolia* aufgenommen, die meisten von ihm selbst und von MATSSON beschrieben. Von andern Forschern, die sich mit dem Studium von Elementararten beschäftigt haben, seien genannt: DÉSEGLISE, GANDOGER und BRAUN. Was eine solche weitgetriebene Aufteilung von Kollektivarten betrifft, dürfte diese als vollkommen motiviert erachtet werden, da die Konstanz der Kleinarten nun weiter durch die zytologische Untersuchung bestätigt zu werden scheint. Die letztere hat gezeigt, dass die Elementararten eigentlich als Klone aufzufassen sind, und dass ferner sexuelle Nachkommen selten entstehen. Wir haben es hier mit Mikrospezies derselben Art zu tun wie bei anderen apomiktischen Gattungen, wie *Hieracium*, *Taraxacum* und *Alchemilla*. Das eingehende Studium der verschiedenen Klone einer Gegend kann zu interessanten Problemstellungen führen, wenn gleichzeitig

pflanzengeographische Gesichtspunkte in Betracht gezogen werden (vgl. SAMUELSSON 1910, siehe oben S. 323).

Auch die Charakterisierung der neuen Sippen erfolgt oft auf verschiedene Weise — Merkmale, die der eine Forscher als bedeutend und arttrennend ansieht, betrachtet ein anderer als sekundär. Als Beispiel mag erwähnt werden, dass solchen Merkmalen wie einfach- oder doppelgesägte Blätter, Drüsenreichtum der Blättzähne und der Kelchblätter, die den meisten Rhodologen als ein Haupteinteilungsgrund bei der Formgliederung der kollektiven Spezies der *Eucaninae* dienen, von den Rosenforschern MATSSON und ALMQUIST nur untergeordnete Bedeutung beigelegt wird. Diese beiden Forscher unterscheiden nach den genannten Merkmalen bei jeder Kleinart Grund-, sub-, per-, prae- und super-Formen, welche von allen Abänderungen den geringsten systematischen Wert besitzen. Hingegen legen diese beiden Rhodologen sehr grossen Wert der Form und Farbe der Blättchen sowie der Form der Zähne bei, Merkmale, die von vielen Verfassern nur in aller Kürze beschrieben werden. Es ist klar, dass es unter solchen Umständen schwer ist, die verschiedenen Mikrospezies der Arten zu identifizieren und sichere Schlüsse über das Vorkommen einer Form innerhalb des gesamten Verbreitungsgebietes der Art zu ziehen.

Dient eine grössere analysierende Arbeit eines einzelnen Forschers als Leitfaden, so erhält man im allgemeinen zwar keine Übersicht über die Erscheinungsformen der Kollektivarten innerhalb ihres ganzen Verbreitungsgebiets, das sich ja für viele Arten über Europas Grenzen ausdehnt, doch ist das Material nach einem einheitlichen Gesichtspunkt behandelt. Bei näherer Untersuchung der Verbreitungsangaben in systematischen Arbeiten dieser Art sieht man sofort, dass die überwiegende Anzahl der unterschiedenen Formen nur für ein engbegrenztes Gebiet bekannt sind. Dies kann teilweise darauf beruhen, dass das bearbeitete Material nicht reichlich und repräsentativ genug war; doch die genannte Erscheinung ist zu allgemein, als dass sie nicht tatsächlichen Verhältnissen entsprechen sollte. In der obengenannten, auf 25-jährigem Studium gestützten Übersicht MATSSON's über die nordeuropäischen Formen von *R. mollis* werden 123 Subspezies beschrieben neben zahlreichen Varietäten. Bei der Untersuchung der Verbreitungsangaben in dieser Arbeit findet man, dass die meisten Sippen (37 % der in Schweden angetroffenen) nur für einen einzelnen Fundort oder einen kleineren Teil einer Provinz angegeben werden, 37 % sind an mehreren Stellen in einer bestimmten Provinz gefunden, 14 % in mehreren angrenzenden Provinzen aber bloss 9 % an verschiedenen Stellen in Süd- und Mittel-Schweden, 4 % in einem kleineren Teil Schwedens sowie in den benachbarten Provinzen der angrenzenden Länder und 4 % an verschiedenen Orten in Schweden und in einem der anstossenden Länder; keine Form ist für den ganzen betreffenden Bezirk angegeben.

Zu gleichartigem Resultat führt eine Prüfung der analytischen Arbeiten fast aller andern Verfasser, vorausgesetzt dass die Formengliederung in diesen Arbeiten ziemlich weit getrieben ist. Das Resultat ist nämlich ein anderes, wenn man auf die kollektiven Sippengruppen Rücksicht nimmt, die von vielen Verfassern Varietäten genannt werden und die nur durch einige wenige Merkmale gekennzeichnet sind, z. B. doppeltesägte Blätter und drüsenlose Blütenstiele. Solche Abänderungen können im ganzen Verbreitungsbezirk einer Art

angetroffen werden, aber sie können nicht mit Elementararten, wie man solche innerhalb apomiktischer Verwandtskreise aufzufassen pflegt, verglichen werden, sondern umfassen selbst zahlreiche, unter einander sehr verschiedene Mikrospezies. Sogar die Arten, in welche ALMQUIST (1920) seine Sektionen *Caninae*, *Afzelianae*, *Villosae* und *Tomentosae* einteilt, sind trotz ihrer grossen Anzahl als Vereine mehrerer Kollektivarten aufzufassen, denn jede Art ist nur durch einige wenige Merkmale charakterisiert, obgleich die letzteren sich im Gegensatz zu den oben angeführten Beispielen, mehr auf Form und Serratur der Blätter beziehen. Indem er auf solche Weise die Artgrenzen bedeutend erweitert, kann ALMQUIST die *Eucaninae*-Formen vieler verschiedener Länder mit einander identifizieren; so rechnet er, um nur ein Beispiel anzuführen, gewisse schwedische *glauca*-Formen zu der sonst als rein alpin betrachteten *R. Chavim* (siehe Nr. 224—225). Unter diesen Umständen ist es sehr verständlich, dass ALMQUIST für die meisten seiner Arten eine so grosse geographische Verbreitung angibt. Er betrachtet sie jedoch nicht selbst als Mikrospezies, sondern als Arten im Sinne LINNÉ's und unterscheidet selbst zahlreiche denselben angehörende Elementararten, die sich stets als Lokalformen von geringer Verbreitung herausstellen.

In diesem Zusammenhang möchte ich einige Worte des hervorragenden Rhodologen H. DINGLER in Aschaffenburg (1907, p. 31) anführen: »Die Zerspaltung der heute lebenden Formen der Gattung *Rosa* ist eine sehr bedeutende, sehr zahlreiche deutlich unterscheidbare Formen existieren nur einzelnen oder ganz wenigen Individuen. Die meisten der Formen dürften samenbeständig sein. Zwischen vielen sogenannten Arten der *Caninae*, zwischen Formen der *R. arvensis* und Formen der *R. pimpinellifolia*, welche man in Mitteleuropa in Massen studieren kann, existieren zahllose Übergänge, die z. T. gleitend erscheinen, zum Teil aber auch deutlich der Charakter JORDAN'scher Arten oder Elementararten (DE VRIES) an sich tragen und scharf von den anderen nächst verwandten getrennt sind. Diese Elementararten scheinen vielfach nur ganz lokal aufzutreten. Das ganze Verhalten spricht dafür, dass die Gattung oder wenigstens ein Teil der Formen in Umbildung begriffen ist.«

Da also das Studium der systematischen Litteratur klarzulegen scheint, dass die überwiegende Mehrzahl der beschriebenen Mikrospezies der *Canina*-Sektion eine sehr beschränkte Verbreitung hat und als geographische Rassen endemischer Natur, und demgemäss verhältnismässig jüngeren Datums betrachtet werden kann, so kann unmöglich die enorme Polymorphie dieser Pflanzengruppe unmittelbar bei denjenigen Bastardierungsprozessen entstanden sein, die wahrscheinlich in uralter Zeit die Entstehung der ersten Klone bewirkten. Die Zahl dieser letzteren dürfte verhältnismässig gering gewesen sein, aber diese Klone, die nach ihrem zytologischen Bau F_1 -Bastarde vom *Drosera*-Typus gewesen sind, und nach ihrer genetischen Konstitution zweifelsohne kompliziert heterozygotisch, haben seit jener Zeit durch Hervorbringung neuer Kombinationen auf rein vegetativem Wege die überaus zahlreichen, konstanten Abänderungen ins Leben gerufen. Wie schon erwähnt, können die letzteren aus zytologischen Gründen nicht als Neukombinationen in einer sexuellen Nachkommenschaft oder als neuentstandene Kreuzungsprodukte betrachtet werden. Embryomutation muss die wichtigste Entstehungsweise der Polymorphie der

Caninae-Rosen sein, indem die Differenzierung in die vielen Kleinarten durch diesen Prozess vor sich gegangen ist.

Über die mutmassliche genetische Natur der Embryomutationen.

Wir haben ja schon (S. 317) darauf hingewiesen, dass die Sämlingsmutationen in apomiktischen Klonen als Knospenmutationen betrachtet werden müssen — ein Vergleich, den schon OSTENFELD (1910, S. 275) gemacht hat — obgleich die Knospe hier von dem jungen apomiktischen Embryo dargestellt wird. Dass Knospenmutationen an anderen Pflanzenteilen der Rosen erfolgen können, ist eine Erscheinung, die den Gärtnern von alters her bekannt ist. Viele Rassen der Gartenrosen sind auf diese Weise zutage getreten. HURST (1921) erwähnt, dass mehrere Abänderungen der *R. muscosa* und nicht weniger als 63 der *R. centifolia* als «bud-variations» hervorgetreten sind; die ersten Rassen der Moosrose entstanden durch Sprossmutation aus der Zentifolie. Auf Grund dessen, dass die Stammklone in ihrer Eigenschaft von Artbastarden der F_1 -Generation komplizierte Heterozygoten gewesen sein müssen, dürften sie hierbei wohl am ehesten mit solchen Fällen vegetativer Mutation zu vergleichen sein, wo die mutierenden Individuen heterozygotisch in dem fraglichen Faktor waren, und von dieser Art sind die meisten der in der Literatur beschriebenen Fälle. Es ist nämlich in höchstem Grade wahrscheinlich, dass es auch bei diesen hybriden Rosen-Klonen vor allem die heterozygotisch repräsentierten Genen sind, die mutieren. Das Verhältnis scheint aber leider nicht mit Erfolg experimentell untersucht werden zu können, da sowohl die Selbstbefruchtung des Ausgangsindividuums als auch Kreuzungsversuche zwischen dem letzteren und den Mutanten wegen der dominierenden apomiktischen Embryoentwicklung wahrscheinlich negativ ausfallen dürften.

Trotzdem ich also für wahrscheinlich halte, dass die Stammsippen wenigstens in überwiegender Masse in den mutierenden Faktoren heterozygotisch waren, und dass die Elementarartenbildung daher in einer Ausdifferenzierung neuer Merkmalekombinationen bei heterozygotischen F_1 -Bastarden bestanden hat, benutze ich für diese Erscheinung doch die Bezeichnung Mutation und zwar aus folgenden zytologischen Gründen. Die Chromosomengarnituren erfahren bei den vegetativen Mutationsprozessen dieser Rosen keinerlei Veränderung in numerischer Hinsicht, kein Chromosom geht verloren und kein fremdes Chromosom wird der Garnitur einverleibt. Es erfolgt somit kein Chromosomenaustausch mit irgend einem anderen Individuum wie das bei der Kreuzbefruchtung sexueller Pflanzen der Fall ist und auch nicht eine Neukombination der in ein und demselben Individuum repräsentierten Chromosomen wie das bei der Selbstbefruchtung der Fall ist. Das Hervortreten der neuen Rassen bei den *Caninae*-Rosen kann deshalb aus zytologischen Ursachen seinen Grund nur darin haben, dass die genotypische Veränderung innerhalb einer nach ihrer Zusammensetzung konstanten Chromosomengarnitur und wahrscheinlich innerhalb eines ihrer Chromosomen erfolgt. Da also in diesem Fall die neuen Merkmaleverbindungen der Mutanten nicht das Resultat einer solchen Neukombination der Chromosomen des heterozygoten F_1 -Bastards sein können, wie das bei den sexuellen Pflanzen der Fall ist, und da überhaupt jede Veränderung

der genotypischen Zusammensetzung der Chromosengarnitur, ausser wenn dieselbe rein innerer Natur ist, ausgeschlossen ist, ist ja der sonst für verschiedenartige Erscheinungen angewandte Terminus Mutation in diesem Falle in der Tat am Platz. Derselbe kann übrigens mit grösserer Sicherheit für Klonmutationen aller Art verwandt werden, wenn die Chromosomenanzahl konstant bleibt — selbst wenn die mutierenden Faktoren heterozygot sind — als für andere Fälle, denn bei dem vegetativen Mutationsprozess ist die Fehlerquelle vollständig ausgeschlossen, die in dem Austausch ganzer Chromosomen liegt, welcher stets bei der Reduktionsteilung und darauf folgende Befruchtung der sexuellen Pflanzen stattfindet.

Da demgemäss wegen der innerhalb der *Canina*-Sektion vorherrschenden Apomixis der genetische Wert dieser Embryomutationen durch Kulturversuche sehr schwer zu ermitteln ist, kann man darüber nur Vermutungen äussern. Gemeinsam für alle erblichen vegetativen Mutationen ist einerseits, dass sie sog. Verlustmutationen sind, andererseits, dass sie auf die Änderung in einem einzigen Gen zurückzuführen sind. Wir wollen nun untersuchen welche Konsequenzen in bezug auf die genetische Deutung der Elementarartenbildung die Annahme mit sich bringt, dass in diesen Beziehungen die Embryomutationen dieser Rosen sich auf dieselbe Weise verhalten.

Wenn vegetative Mutationen immer auf der Wirkung eines einzigen Faktors beruhen, wie sind dann die oben erwähnten Beispiele von mehrere Organe beeinflussenden Embryomutationen zu erklären? Die von MATSSON erhaltene, von mir untersuchte *tomentosa*-Abänderung wich nämlich in mehr als einer Hinsicht von dem Mutterstrauch ab. Die Unterschiede bezogen sich auf die Bewaffnung, die Farbe, Form und Zahnung der Blättchen und die Form der Scheinfrüchte. Von diesem Mutanten-Typus erhielt MATSSON zwei Individuen. Die andre abweichende Form, die ich nicht untersucht habe, die aber vielleicht ebenfalls eine vegetative Mutante war, zeigte Abweichungen in denselben Organen aber von anderer Art. Wenn die sechs vom Mutterstrauch abweichenden aber unter einander gleichen Individuen, die bei dem Saatversuch DINGLER's mit *R. canina* var. *atrachostylis* hervortraten, ebenfalls, was wahrscheinlich ist (siehe S. 321) einen vegetativen Spaltungsprozess ihr Dasein verdanken, so kann dieselbe zum selben Typus gerechnet werden, denn die Abweichungen berührten mehrere Organe. Auch die einwandfreie Embryomutante von *Hieracium tridentatum*, die OSTENFELD (siehe oben S. 323) näher beschreibt, wich von dem Mutterindividuum in mehreren Beziehungen ab, nämlich was die Hüllenschuppen, die Köpfchenlänge und die Höhe und Kraft der ganzen Pflanze betrifft.

Diese Fälle brauchen jedoch nicht im Widerspruch zu stehen zu der obenerwähnten, bei der experimentellen Prüfung der Knospen- und Sprossmutationen gemachten Erfahrung, denn man könnte sich hierbei Erbeinheiten denken, die sich in mehreren verschiedenen Aussenmerkmalen äussern. Derartige Fälle sind ja mehrfach beschrieben worden. Faktoren, die eine pleiotrope, verschiedene Organe beeinflussende Wirkung haben, hat z. B. HERIBERT-NILSSON (1918) in der Gattung *Salix* nachgewiesen. Er fand, dass die beiden Faktoren, die zusammen die *caprea*-Breite der Blätter bedingen, ausserdem jede für sich und in verschiedener Weise die Blattform, Blattfarbe, Höhe des Strauches und die

Periodizität der Pflanze beeinflussen. Es muss hier jedoch bemerkt werden, dass es für die Erklärung der fraglichen, mehrere Organe gleichzeitig beeinflussenden Embryomutationen nicht notwendig ist, eine pleiotrope Einwirkung in einem einzigen Gen anzunehmen. Dasselbe Resultat könnte natürlich erreicht werden, wenn eine Veränderung mehrerer an einander gekoppelter Genen einträte. Wir hätten es dann mit Komplexmutationen zu tun von derselben Art, die neulich bei dem Weizen von NILSSON-EHLE (1920) beschrieben werden. Bis jetzt sind jedoch vegetative Mutationen von so komplizierter Art nicht studiert worden.

Die bei den Caninen vorkommenden Embryomutationen dürften jedoch nicht ausschliesslich von dieser pleiotropen Art sein. Auch Abänderungen, die nur kleinere Unterschiede von dem Ausgangstypus aufweisen, dürften vegetativ abgespalten werden können. Bei dem genannten Versuche ALMQUIST's (S. 323) trat in der Nachkommenschaft einer Form mit zusammengesetzten und drüsenreichen Blattzähnen (»prae-Form«) ein Individuum auf, dass nur durch einfache, drüsenfreie Blattzähne von der Mutter abwich (»Grund-Form«), und MATSSON hat mir mündlich mitgeteilt, dass er bei einem Aussaatversuch mit einer schmalblättrigen Form der *coriifolia* **helsingica* auch breitblättrige Individuen derselben Subspezies bekommen habe.

Es fragt sich nun, ob man sich vom genetischen Standpunkt vorstellen kann, dass der so überaus grosse Formenreichtum der *Canina*-Sektion durch das vegetative Abspalten neuer Formen von einer geringen Anzahl heterozygoter Artenbastarde der F_1 -Generation erklärt werden kann. ALMQUIST (1920 b, S. 5) z. B. schätzt die nur in Schweden vorkommenden verschiedenen Sippen auf Zehntausende. Die Herleitung einer sehr grossen Anzahl genotypisch verschiedener Abänderungen von einem einzigen Heterozygoten ist jedoch möglich, auch wenn das Abspalten nur in rezessiver Richtung erfolgt (»Verlustmutation«). Wenn die ursprünglichen F_1 -Klone nur in zehn unabhängigen mendelnden Erbfaktoren heterozygot waren, so könnte ein jeder von ihnen bei sukzessiver Abspaltung neuer Formen in rezessiver Richtung 1024 genotypisch verschiedene Abänderungen erzeugen. Wären sie in 15 Genen heterozygotisch, so würde die Anzahl möglicher »Verlustmutanten« 32,768 betragen und wenn es sich um 20 Genen handelte, wäre die entsprechende Anzahl 1,048,576. Eine Annahme von 10 Differenzen zwischen den ursprünglichen Stammspezies kann man eher als zu niedrig, denn als zu hoch berechnet ansehen, wenn man weiss, dass z. B. bei *Antirrhinum majus* die Blütenfarbe allein schon von mehr als 10 mendelnden Faktoren abhängig ist. Es ist freilich wahr, dass der grosse habituelle Unterschied zwischen *Salix viminalis* und *caprea* in bezug auf Wuchsform und Blattform nur von drei mendelnden Faktoren, derjenige zwischen *viminalis* und *daphnoides* sogar nur von zwei bedingt ist, aber die betreffenden Faktoren bestimmen nur die fundamentalen Eigenschaften, die grösste morphologische und systematische Differenz dieser Arten, und ausser ihnen gibt es noch andere, »die zwar auch zum Teil systematisch als essentiell angesehen werden, die aber nicht habituell, sondern mehr ausmeisselnd wirken« und welche »unabhängig von den genannten Faktoren spalten (Narbenlänge, Behaarung der Blätter und Staubblätter, Blütezeit, gewisse anatomische und physiologische Differenzen)«. Wie die Haarigkeit der Blätter von *Salix caprea* und von *S. viminalis* wahr-

scheinlich von unabhängigen polymeren Komplexen verursacht wird (S. 82), könnte auch bei diesen Rosen das Vorkommen von polymeren Faktoren behauptet werden. Es ist nicht ausgeschlossen, dass diese es sind, welche die sehr zahlreichen Abstufungen in bezug auf die Farbe, die Haarigkeit und den Drüsenreichtum verschiedener Organe hervorrufen.

Wenn die hier dargelegte Ansicht richtig ist, dass es gerade die heterozygote Beschaffenheit der uralten F_1 -Klone ist, welche die wichtigste Voraussetzung für die reiche Elementarartenbildung darstellt, könnte die Erklärung der Ursachen für die Formengliederung der *Canina*-Sektion etwas anders formuliert werden. Während ich früher die unbedeutende Rolle betont habe, die Kreuzungen bei dem Zustandekommen des Formenreichtums gespielt haben, so könnte man nun gerade sagen, dass die Polymorphie zum grössten Teil auf Bastardierungen zurückzuführen ist. Nur sind die wichtigsten Bastardierungen nicht in unser Zeit vor sich gegangen, sondern in präglazialer, die Ausdifferenzierung der durch diese Kreuzungen ermöglichten Kombinationen ist dagegen ein langsamer Prozess gewesen und setzt sich noch heute fort: Die erschienenen Neukombinationen stellen die direkte Deszendenz uralter F_1 -Bastarde dar, von denen sie auf vegetativem Wege sukzessiv abgegeben worden sind. Da alle bisher bekannten Fälle von erblichen »vegetativen Mutationen« sogenannte Verlustmutationen sind, dürfte es sich auch hier um das Abbauen von F_1 -Bastarden in rezessiver Richtung handeln (z. B. $AaBbCcDd \dots \rightarrow AaBbCcddEe \dots \rightarrow AaabbCcddEe \dots$). Da die durch diese vegetative Spaltung verwirklichten Kombinationen denjenigen entsprechen, die bei sexuellen Bastarden in der F_2 -Generation auftreten, könnte man mit einer etwas drastischen Formulierung sagen: die F_1 -Generation derjenigen Kreuzungen, welche die Polymorphie der *Canina*-Sektion verursacht, ist tertiären Alters, die der F_2 -Generation entsprechenden Neukombinationen sind sukzessiv und auf rein vegetativem Wege (»Embryomutation«) hauptsächlich im Quartär entstanden. Die F_2 -Kombinationen werden also durch die Mutationen verwirklicht. Es ist aber zu bemerken, dass die Mutanten nur in bezug auf ihre genotypische Konstitution als Mitglieder der F_2 -Generation anzusprechen sind, von zytologischem Gesichtspunkte aus sind sie noch immer droseroide F_1 -Bastarde, denn die numerischen Eigenschaften der Chromosomengarnitur sind von dem vegetativen Mutationsprozess auf keinerlei Weise beeinflusst worden.

Die Bedeutung der Apomixis für die Fixierung der Polymorphie ist eine sehr grosse gewesen. MURBECK (1897) hat als erster auf diese Rolle der apomiktischen Fortpflanzungsart hingewiesen und OSTENFELD hat sie durch Experimente bewiesen und in mehreren Arbeiten klar hervorgehoben: «But whether the origin of new species takes place in one way or the other, apogamy serves as a preserver of the new species, and the polymorphism in the apogamous genera is therefore explained hereby. Apogamy does not produce polymorphism, but if once numerous micro-species are present, it keeps them alive, in exactly the same way as vegetativ propagation preserves the existing races of many of our cultivated plants» (1919, S. 218). Die durch den vegetativen Spaltungsprozess herausdifferenzierten Formen haben dank der asexuellen Fortpflanzung sogleich die Natur von Klonen bekommen und sich als konstante

Elementararten herausgestellt. Wären die ursprünglichen F_1 -Bastarde und ihre ganze Nachkommenschaft sexuell statt apomiktisch gewesen, würde die *Canina*-Sektion eine Polymorphie andrer Art aufweisen; der Formenreichtum würde dann sowohl homozygote als auch heterozygote Rassen umfassen. Zahlreiche Abänderungen, die jetzt als konstante Elementararten auftreten, würden dann wegen ihrer Heterozygotie nur ephemäre Formen darstellen, die es nicht verdienen, dass man sie mit besonderem Namen bezeichnete.

Die Apomixis hat aber auch die Verwirklichung der möglichen Neukombinationen sehr verzögert. Diejenigen Faktorenkonstellationen, die bei anderen Bastarden sogleich in der unmittelbaren sexuellen Nachkommenschaft der F_1 -Generation realisiert werden könnten, sind bei diesen Rosenkreuzungen sukzessiv und in vielen Fällen erst nach langen Zeiten verwirklicht worden. Dass dieser Abspaltungsprozess (Mutationerscheinung) noch nicht abgeschlossen ist, zeigen die Kulturversuche und die in der Natur häufig auftretenden, als sehr junge Endemismen anzusprechenden Lokalformen. Träfe es zu, dass die Differenzierung hier nur in rezessiver Richtung erfolgt sei, bestände auch darin ein Unterschied zwischen diesem hybriden Verwandtschaftskreise und der Nachkommenschaft eines sexuellen Bastards, dass in der letzteren, dank den unbegrenzten Kombinationsmöglichkeiten der Gametenzellen, auch die in bezug auf verschiedene Erbenheiten dominierenden Homozygoten zu finden sind.

Anderé Konsequenzen der hier vorgeführten Anschauung (z. B. hinsichtlich systematischer Fragen) werden in dem folgenden Abschnitt berührt.

Über die phaenotypischen Eigenschaften der Embryomutationen und über das System Almquist's.

Wir haben oben darauf hingewiesen, dass auf Grund der innerhalb der Sektion vorherrschenden apomiktischen Samenbildung die genotypische Natur der Embryomutationen durch Kreuzungsversuche kaum ermittelt werden kann. Dagegen können planmässig geordnete Aussaatversuche unzweifelhaft interessante Aufklärungen geben über die quantitativen und qualitativen Eigenschaften der durch die vegetative Spaltung bedingten äusseren Veränderungen, also über die phaenotypische Beschaffenheit der »Mutationen«.

Da ja die Möglichkeit eines Befruchtungsprozesses nicht ausgeschlossen ist, müssen zuerst Garantien dafür geschaffen werden, dass die bei den Saatversuchen eventuell erhaltenen Abänderungen wirklich auf vegetativem und nicht auf sexuellem Wege entstanden sind. Diese Garantien können entweder experimenteller oder zytologischer Natur sein. Wendet man das Verfahren an, das OSTENFELD bei seinen Mutationsversuchen mit *Hieracium tridentatum* anwendete, nämlich nur solche Samen, die von kastrierten Blüten herkommen auszusäen, müssen die auftretenden abweichenden Individuen als einwandfreie vegetative Mutanten angesehen werden. Wenn dieser Versuch jedoch in grosser Umfassung gemacht werden soll, dürfte er sich für die Rosen der *Canina*-Sektion als beschwerlicher erweisen, als für die Hierazien, denn einerseits sind die Kastrierungsprozeduren an und für sich bei den ersteren zeitraubender, und andererseits müssen dieselben an einer sehr grossen Anzahl Blüten vorgenommen werden, da der Keimungsprozentsatz im allgemeinen sehr niedrig zu sein scheint.

DINGLER (1908, S. 107) fand, dass derselbe bei seinem Versuch mit *R. canina* var. *atrachostylis* 1,5 % betrug. Um die 126 Individuen (wovon 6 mutmassliche Mutanten), die aus der Saat hervorgingen, zu erhalten, hatte er die Früchtchen von 435 Scheinfrüchten (aus unkastrierten Blüten hervorgegangen) verwandt. Die OSTENFELD'sche Methode liefert, wenn sie auch beschwerlich ist, jedoch ein völlig einwandfreies Resultat, und die Versuche können daher, wenn die Kastrierung sorgfältig ausgeführt wird, unabhängig von zytologischer Kontrolle ausgeführt werden. Eine solche ist dagegen notwendig, wenn die Aussaat mit von unkastrierten Blüten herstammendem Samen gemacht wird. Die Garantie, die eine zytologische Untersuchung bietet, sehe ich, was die Rosen der *Canina*-Sektion betrifft, als zuverlässig an, und ich habe für diese Auffassung bereits früher (Kap. 2) Gründe angegeben. Der Vorteil, den diese Methode also vor der ersteren hat, ist der, dass die Versuche ohne grössere Schwierigkeiten in sehr grossem Umfang ausgeführt werden können; die abweichenden Individuen, die zytologisch kontrolliert werden müssen, werden dabei wohl nicht sehr zahlreich sein.

Kein Saatversuch ist bis jetzt beschrieben, der mit Früchtchen kastrierter Blüten vorgenommen wurde und in welchen abweichende Individuen aufgetreten wären. Nur eine einzige, aus Samen unkastrierter Blüten hervorgegangene Abänderung ist zytologisch kontrolliert worden; sie wurde oben (S. 319) beschrieben. Das experimentelle Material, worauf eine sichere Auffassung von den phaenotypischen Veränderungen, die die Embryomutationen herbeiführen, gegründet werden kann, ist also besonders mager. Die betreffende Mutante zeigt indessen, dass die Veränderungen sich gleichzeitig in verschiedenen Organen zeigen, und dass sie auch dasselbe Organ (die Blättchen) in mehreren Beziehungen (Form, Farbe, Zahnung) beeinflussen können. Angesichts des plötzlichen Auftretens eines solchen neuen Merkmalekomplexes, der natürlich dank der Apomixis treu weiter vererbt wird, ist es interessant von MATSSON's (1912, p. 590) Ausspruch Kenntnis zu nehmen, der oben (S. 266) zitiert wurde, und worin er die Treue hervorhebt, womit gewisse Eigenschaften zu einer Einheit, einem Merkmalekomplex, zusammengehalten werden, der das für jede Elementarart, selbst die rein lokalen Rassen, charakteristische Kennzeichen ausmacht. Es wäre sehr gut möglich, dass Merkmale, die eine derartige hervortretende Einheit bilden, in manchen Fällen von einem einzigen Erbfaktor bedingt und bei einer und derselben Embryomutation zum Vorschein gekommen sind.

Keine anderen Fälle von aus Experimenten hervorgegangenen vegetativen Mutationen sind also bei den *Caninae*-Rosen bis jetzt konstatiert — einige wahrscheinliche wenngleich unkontrollierte Fälle sind S. 321 und 323 angegeben. — Indessen hat ALMQUIST sich in den meisten seiner Rosen-Arbeiten sehr eingehend mit der Frage nach dem Einfluss der »Mutationen« auf die Artbildung und nach der Grösse und Richtung der Abänderungen, die von den Mutationen bewirkt werden, beschäftigt. Da die Ansichten des Verfassers obgleich fast ausschliesslich auf Beobachtungen in der Natur gegründet von grossem Interesse für die hier behandelte Frage sind, will ich über dieselben kurz berichten (die betreffenden Arbeiten sind auf Schwedisch erschienen).

Schon in seiner ersten *Rosa*-Arbeit (1907), die eine eingehende Analyse der im Bergianschen Garten spontan vorkommenden Formen der *R. glauca* und

coriifolia enthält, spricht ALMQUIST die Ansicht aus, dass, was für das Individuum völlig typisch ist, auch für die Elementarart, der es angehört, als konstant angesehen werden kann. Der Verfasser ist somit in Übereinstimmung mit z. B. MATSSON und DINGLER von der Konstanz der Elementararten überzeugt. Er vergleicht in dieser Hinsicht die Rosen mit den Alchemillen und zieht die Schlussfolgerung, dass die Ursache bei beiden dieselbe ist, nämlich eine mehr oder weniger dominierende apogame Fortpflanzung. Die Seltenheit, mit der Hybriden auftreten, scheint in seinen Augen diese Auffassung zu unterstützen. Die Vielgestaltigkeit innerhalb des untersuchten, unbedeutenden Gebiets [circa 40 verschiedene Sippen, zu der Kollektivart gehörend, die er damals *R. solstitialis* (= *R. glauca* + *R. coriifolia*) nannte, denkt er sich als zu überwiegendem Teil durch einen auf dem Platze vor sich gegangenen Mutationsprozess entstanden, was auch den Umstand erklären würde, dass eine bedeutende Zahl dieser Formen rein lokal ist und teilweise nur durch vereinzelte Individuen repräsentiert wird. Diese auf Beobachtungen in der Natur gegründeten Schlussfolgerungen stimmen, wie man sieht, mit denjenigen überein, die ich auf Grund zytologischer Untersuchungen ziehen musste.

Die Abänderungen, von denen er in seiner ersten *Rosa*-Arbeit annimmt, dass sie von Mutationen bewirkt sind, sind recht unbedeutend. Der Umstand, dass er so oft sub-, per-, prae- und super-Formen untereinander gemischt fand (nur durch einfache oder zusammengesetzte, drüsenfreie oder drüsentragende Blattzähne und durch den Grad der Drüsigkeit der Kelchblätter von einander unterschieden) sieht er als auf einer stattgefundenen Mutation beruhend an. In den meisten Fällen gehören die Formen, die er als Mutanten betrachtet, fortwährend der selben Varietät oder Subvarietät (hier ungefähr = Subspezies seiner späteren Arbeiten) wie die Stammform an. Doch ist er der Meinung, dass auch Varietäten mit stark drüsigen Blättern aus Formen mit drüsenfreien Blättern mutieren können.

In seinen späteren Arbeiten räumt ALMQUIST den Mutationen immer grössere Bedeutung für die Formenbildung in der Natur ein. In seiner Studie (1911) über die skandinavischen Formen der *R. afzeliana* FR. sectio *glaucoformis* ALMQU. (= die glauken Formen der *R. coriifolia*) spricht er eine im Jahre 1907 bereits angedeutete Ansicht aus, dass haarblättrige glauke Formen durch Mutation aus entsprechenden kahlblättrigen glauken Elementararten entstehen können. Er gründete diese Anschauung auf den von ihm oft beobachteten Umstand, dass zwei Sippen, die sich ausschliesslich durch ihre verschiedene Behaarung von einander unterscheiden, innerhalb eines beschränkten Bezirks neben einander wachsen, während ausserhalb dieses Bezirks keine derselben anzutreffen war. Unter Benutzung der üblichen Nomenklatur würden wir hier also nach ALMQUIST eine Mutation von einer Kollektivart (*R. glauca*) in eine andre (*R. coriifolia*) haben. In seiner Arbeit über die skandinavischen Formen der *R. afzeliana* sectio *virens* und *virentiformis* (= die grünblättrigen Formen der *R. glauca* und *R. coriifolia*) sagt er, dass auf dieselbe Weise grünblättrige haarige Formen (*coriifoliae*) aus grünen kahlblättrigen (*glaucae*) mutieren können und dass häufig mehrere Elementararten der erstgenannten Kategorie aus einer und derselben Sippe der letzteren entstehen können. Da er weiter die Erfahrung macht, dass die entsprechenden grünen und glauken Elementararten in vielen Fällen ent-

sprechende geographische Verbreitung haben, meint er, dass sie sich durch Mutation aus einander entwickelt haben können, oder dass sie sich beide von einem und demselben Typus differenziert haben, welcher schon vor der Spaltung nicht nur in allen Haupteigenschaften fixiert war, sondern auch bereits diejenige geographische Verbreitung erhalten hatte, die seine Nachkommen seither unverändert beibehalten haben. In dieser Arbeit äussert er die Meinung, dass es Mutation und nicht Bastardierung ist, was innerhalb der Kollektivart *R. afzeliana* das eigentümliche, an das System der Archierazien erinnernde Formenschema mit paralleler Formengliederung innerhalb der verschiedenen gleichlaufenden Serien hervorgebracht hat.

Als ALMQUIST unter seinen fortgesetzten Studien auch die übrigen grösseren Kollektivarten der *Canina*-Sektion analysierte, fand er an ihnen Abänderungen, die ganz denjenigen gleichkamen, die er innerhalb einer jeden der vier parallelen zur *afzeliana*-Gruppe gehörigen Serien *glauca*, *glaucoformis*, *virens* und *virentiformis* unterschieden hatte. Die Anzahl dieser »Spezialtypen« hat er auf 31 festgesetzt, und sie unterschieden sich von einander durch Eigenschaften die vornemlich die Form und Serratur der Blätter betreffen. Ein jeder dieser 31 Spezialtypen ist gewöhnlich innerhalb der alten Kollektivarten durch 2 Arten repräsentiert, eine mit grünen und eine mit an der Unterseite blaugrünen Blättern, und eine jede dieser beiden Arten können in einer kahl- und einer haarblättrigen Form auftreten, wobei die eine als Hauptart und die andre als Subspezies betrachtet wird. Ausserdem existieren viele Elementararten, die als Subspezies angesehen werden. Die Kollektivarten, oder Kollektivartenkomplexe — ALMQUIST nennt sie Artgruppen — die auf solche Weise eingeteilt werden können, sind *Afzelianae* (hauptsächlich *glauca* und *coriifolia*), *Caninae* (einschliesslich *dumetorum*), *Villosae*, *Tomentosae*, *Rubiginosae* und *Agrestes*. In einer späteren Arbeit (1920) paart er die beiden letzteren mit *Afzelianae* bzw. *Caninae*, innerhalb welcher sie drüsige Parallelserien darstellen. Einer gewissen grün- und kahlblättrige Art der Gruppe *Afzelianae* entspricht also eine andre zum selben Spezialtypus gehörende grün- und kahlblättrige Art z. B. in der Gruppe *Caninae*, und eine jede von ihnen hat ihre glaukblättrige Parallelart und ihre haarblättrigen Unterarten. ALMQUIST meint nun, dass alle Arten und Formen, die demselben Spezialtypus angehören in einem nahen phylogenetischen Zusammenhang mit einander stehen; sie können durch Mutation in einander übergehen, sogar wenn sie verschiedenen Kollektivarten oder Untersektionen — in älterer Auffassung dieser Bezeichnungen — angehören. Eine gewisse *glauca* kann also durch Mutation eine konforme *tomentosa* oder *canina* erzeugen und *rubiginosa* kann zu einer *mollis* mit derselben Blattform und Zahnung mutieren. Was ALMQUIST veranlasst hat eine so weit gehende Mutation anzunehmen, ist auch hierbei die Beobachtung gewesen, dass konforme, obgleich zu verschiedenen Kollektivarten gehörende Formen sehr häufig beieinander zu wachsen pflegen und er liefert eine Reihe von Beispielen hierzu (1916, 1920 B). Als direkte Veranlassung zu den Mutationen sieht er äussere Faktoren an; Mutanten werden somit an solchen Standorten gebildet, die für sie geeignet sind. Auf günstigen sonnigen Stellen mutiert eine glauke *canina* gern zu der konformen grünen *dumetorum* und auf schattigen Plätzen ist es geradezu die Regel, dass eine *glauca* zu einer konformen grünblättrigen *corii-*

folia (1916, p. 270) mutiert. Zwischen den Arten, die verschiedenen Spezialtypen angehören, existiert dagegen, nach ALMQUIST, keinerlei nähere Verwandtschaft, *R. rubiginosa* und die konforme *mollis*-Art sind demgemäss verwandt, aber nicht zwei zu verschiedenen Spezialtypen gehörenden *mollis*-Formen. Er betrachtet also die Formencharaktäre, die die verschiedenen Spezialtypen von einander unterscheiden, als wesentliche und bei Mutationen unveränderliche Merkmale, die übrigen Merkmale, selbst diejenigen, die man anzuwenden pflegt, um die Kollektivarten und Sektionen von einander zu unterscheiden, als weniger bedeutungsvolle.

ALMQUIST beschränkt diese Auffassungsweise jedoch nicht etwa nur auf die Formen der *Canina*-Sektion, sondern wendet sein System innerhalb der ganzen Gattung an. Die früher als Einzelart betrachtete *R. gallica* sieht er als eine durch Mutationen in gleichartiger habitueller Richtung entstandene Artgruppe an, *Gallicae*, innerhalb welcher er eine Anzahl Arten unterscheidet, die nicht weniger als 23 der 31 Spezialtypen repräsentieren. Die übrigen Spezies der sexuellen Sektionen, welche im allgemeinen auch von ALMQUIST als Arten beibehalten werden, da eine jede von ihnen in der Regel nur einen Spezialtypus repräsentiert, werden in sein System auf 6 neue Artgruppen verteilt eingeführt, von denen nur eine, *Systylae*, ihr Gegenstück in den CRÉPIN'schen Sektionen hat. In bezug auf die Phylogenie gilt von diesem Teil der Gattung dasselbe, was von der *Canina*-Sektion gilt: »Alles scheint mir darauf hinzuweisen, dass die Spezialtypen die ursprünglichen *Rosa*-Arten sind, deren sukzessive Evolution unter dem Einfluss der ungeheuer verschiedenen Naturverhältnissen verschiedener Zonen und Weltteile jene Veränderungen namentlich in bezug auf das Hautsystem bewirkt hat, die die Merkmale der Gruppen sind.« (1916, S. 271.) Eine logische Folge dieser Anschauung ist z. B., dass die eigentümliche einfachblättrige *R. persica*, die oft zu einer besondern Gattung gerechnet wird, mit einer schwedischen konformen *R. coriifolia* näher verwandt sein sollte, als letztere mit einem andern in der nächsten Nähe wachsenden *coriifolia*-Strauch, der eine etwas andere Form der Kleinblätter hat.

Mich über die rein systematischen Principien in ALMQUIST's System zu äussern, liegt keine Veranlassung für mich vor. Ich will nur untersuchen, in wie weit ALMQUIST's Ansichten über die Wege, die die Artbildung gegangen ist, mit den oben dargelegten aus zytologischen Daten deduzierten Auffassungen von den Ursachen der Polymorphie der *Canina*-Sektion übereinstimmen.

Was erstlich die von ALMQUIST beschriebenen Fälle betrifft, wo *mollis*-Formen durch Mutation aus *rubiginosa* und *glauca* (1916, S. 268—269) entstanden sein sollen, oder selbst zu *coriifolia* (1920 b, S. 11) mutiert haben sollen, muss hier bemerkt werden, dass eine solche Mutation, nach den bis jetzt untersuchten Repräsentanten dieser Arten zu urteilen, von zytologischem Standpunkt undenkbar ist, da *mollis* eine numerisch ganz andere Chromosomen-garnitur hat als die übrigen, nämlich $7_{II} + 14_I = 28$ (die übrigen $7_{II} + 21_I = 35$). Die Chromosomengarnitur kann sich ja bei vegetativen Mutation nicht ändern. ALMQUIST hat nun zwar niemals gesagt, dass die Mutationen vegetative wären, aber selbst wenn er Mutationen in einem sexuellen Abkömmling meint, lässt die Hypothese sich nicht mit den zytologischen Verhältnissen dieser Formen in Einklang bringen. Die Formen der *mollis* (soweit sie sich als mit den bis

jetzt untersuchten übereinstimmend erweisen) können überhaupt nicht irgend einen näheren phylogenetischen Zusammenhang mit den pentaploiden und hexaploiden Spezies der Untersektionen *Eucaninae* und *Rubiginosae* gehabt haben. Nicht einmal mit der äusserlich sehr ähnlichen *tomentosa* kann man sich aus denselben zytologischen Gründen irgend einen direkten Zusammenhang denken. Die Formengliederung muss also innerhalb der kleinen Artengruppe *Villosae* unabhängig von den Mutationsprozessen in den übrigen Artengruppen vor sich gegangen sein. Nur die sehr abweichende *rubrifolia* ist von demselben zytologischen Typus. Sollte ALMQUIST's Ansicht über die Konstanz der Spezialtypuscharaktere unter solchen Verhältnissen dennoch zur Geltung kommen, so muss man annehmen, dass alle der Gruppe *Villosae* angehörenden Elementararten von 31, in bezug auf den Spezialtypus verschiedenen Ur-Villosen abstammen, welche ihrerseits, von einander unabhängig, von verschiedenen Seiten ihre Abstammung herleiten. Von zytologischem Standpunkt muss es dann 31 verschiedenen F_1 -Bastarde gegeben haben, die einerseits in bezug auf die Aussenmerkmale zufällig den *villosa*-Typus vertraten, andererseits, ebenfalls zufällig, dieselbe seltene Chromosomengarnitur haben. Wie viel natürlicher ist es, sich vorzustellen, dass alle Elementararten der *Villosa*-Gruppe von einem einzigen Bastarde mit *villosa*-Äusserem vegetativ abgespaltet wurden, der die erwähnte seltene Chromosomengarnitur besass, und dass auch die Merkmale der 31 Spezialtypen im Zusammenhang mit Embryomutationen als Neukombination sekundär hervorgetreten sind. In diesem Falle wären es also die der ganzen *Villosa*-Gruppe gemeinsamen Merkmale, die unter den Mutationen unverändert beibehalten wurden, und nicht die Merkmale der Spezialtypen.

Die phylogenetische Spekulation, auf der ALMQUIST's System ruht, führt jedoch von zytologischem Standpunkte aus zu noch unnatürlicheren Konsequenzen, und zwar aus folgenden Gründen. ALMQUIST glaubt nicht, dass die Spezialtypuseigenschaften als Neukombinationen im Zusammenhang mit Kreuzungen aufgetreten seien, sondern dass sie von der ältesten Vorgeschichte der *Rosa*-Gattung an fixiert sind, und dass sie sich später während der ganzen Evolution unverändert beibehalten haben. Andererseits habe ich aber mit Hilfe der Chromosomengarnitur gezeigt, dass die Arten der *Canina*-Sektion von uralten F_1 -Bastarden stammen. Sollten sich diese beiden Anschauungen vereinigen lassen, kann man erstens nicht annehmen, dass die dieser Sektion angehörenden Formen ihren Ursprung von einer geringeren Anzahl F_1 -Bastarden hergeleitet haben, sondern die Anzahl dieser letzteren müsste (vorausgesetzt dass alle *villosa*-Formen dieselbe Chromosomenzahl haben) mindestens 68 betragen haben, nämlich 31 Stück vom Typus $7_{II} + 21_I = 35$, 31 Stück vom Typus $7_{II} + 14_I = 28$ und mindestens 6 vom Typus $7_{II} + 28_I = 42$, denn die von mir untersuchten Formen letztgenannter Kategorie gehören nach ALMQUIST's Bestimmung 6 verschiedenen Spezialtypen an. Da nach ALMQUIST die Spezialtypuscharaktäre nicht hybride Kompromisstypen, bei diesen ersten F_1 -Individuen entstanden, sein können, so müssen die sexuellen Stammeltern der letzteren aus mindestens 99 verschiedenen Formen bestanden haben und zwar aus 31 verschiedenen diploiden, 31 verschiedenen hexaploiden, 31 verschiedenen oktoploiden und mindestens 6 verschiedenen dekaploiden Formen. Ferner müssen die Kreuzungen nur zwischen konformen Stammformen vor sich

gegangen sein. Eine diploide Form des Spezialtypus Nr. 23 ist mithin nur mit den hexaploiden, oktoploiden und dekaploiden Formen desselben Spezialtypus gekreuzt worden, nicht aber z. B. mit Formen, die den Spezialtypus Nr. 24 repräsentieren.

Da also die phylogenetische Hypothese ALMQUIST's, wenn sie dem hier bewiesenen Umstand, dass die Rosen der *Canina*-Sektion uralte Bastarde sind, gegenübergestellt wird, zu so absurden Konsequenzen führt, folgere ich daraus, dass sie unrichtig ist. Ich halte es dagegen für in höchstem Grade wahrscheinlich, dass die Spezialtypuscharaktere ebensowohl wie andre Aussenmerkmale, die die Mikrospezies der *Canina*-Rosen kennzeichnen, bei den Embryomutationen der hybriden Klonen ausdifferenziert wurden. Dass die Formencharaktäre der Blätter bei verschiedenen sexuellen Rosen in hohem Grade dem einen oder andern der Spezialtypen gleichen, finde ich durchaus nicht merkwürdig. Es wäre eher merkwürdig, wenn sie es nicht täten, denn die Fähigkeit der Kleinblätter sich in Form und Zahnung zu verändern ist wohl schwerlich so unbegrenzt, dass nicht z. B. die Blätter einer systylen Rosenart in dieser Hinsicht eine mehr oder weniger grosse Übereinstimmung mit irgend einem der 31 Typen aufweisen könnte, besonders da deren Variationsbreite nach ALMQUIST recht gross ist — innerhalb jeden Typus können die Blätter gross oder klein, breit oder schmal, die Blattbasis breit oder schmal, die Zähne breit oder schmal, lang oder kurz, nach aussen oder nach innen gekehrt und spitz oder stumpf sein (1920, S. 6). Dass ALMQUIST allein innerhalb der Gruppe *Gallicae* nicht weniger als 23 Spezialtypen repräsentiert gefunden hat, beruht vermutlich darauf, dass diese Gruppe in der Fassung ALMQUIST's ausser der spontanen *R. gallica* auch noch zahlreiche Gartenformen wahrscheinlich hybriden Ursprungs enthält. Auch hier könnten also die vielen Varianten im Formencharakter der Blätter durch Bastardierung erklärt werden und zwar als durch eine sexuelle Mendelspaltung differenzierte Neukombination.

Es ist jedoch auch auf experimentellem Wege möglich, die Haltbarkeit der ALMQUIST'schen Hypothese zu prüfen. Wenn nämlich bei den Aussaatversuchen mit einer *Caninae*-Rose oder mit einer *gallica*-Form, die einem gewissen Spezialtyp angehört, auch solche Individuen abgespaltet werden, welche einem der anderen Spezialtypen angehören, so ist damit die Unrichtigkeit der Theorie auch experimentell bewiesen.

Obige Kritik gilt nur der phylogenetischen Grundlage des ALMQUIST'schen Systems, d. h. der Hypothese über die absolute Konstanz der Spezialtypuscharaktere während der Evolution der Gattung. Über den Wert der ALMQUIST'schen Spezialtypcharaktere als praktischen Einteilungsgrund für die zahlreichen den verschiedenen Sammelarten angehörenden Elementararten ein Urteil zu fällen, bin ich nicht kompetent. Meiner Meinung nach hat man jedoch kein Recht, irgend einem Einteilungsgrund von dieser Art irgend welche phylogenetische Bedeutung beizumessen, denn wir wissen ja im allgemeinen nichts darüber, in wie weit phaenotypische Ähnlichkeit gemeinsamem Ursprung entspricht. *R. glutinosa* und ihre Varietät *lioclada* sind doch in den meisten habituellen Charakteren und sogar in Spezialtypuscharaktären einander gleich, müssen jedoch aus zytologischen Gründen als von verschiedenen präglazialen F_1 -Bastarden abstammend angesehen werden! Wählt man als Beispiel den Elementararten-

komplex der Gruppe *Villosae*, wo man aus zytologischen Ursachen nicht mit einem direkten phylogenetischen Zusammenhang mit anderen Gruppen (siehe oben S. 338) zu rechnen hat, sondern wo die Abstammung von einem einzigen F_1 -Bastard das wahrscheinlichste ist, so können die zahlreichen Elementararten der *mollis* und *pomifera*, welche Arten wegen Auftretens von Zwischenformen schwer scharf abzugrenzen sind (KELLER 1900, S. 73), vom genetischen Gesichtspunkt aus am ehesten mit Neukombinationen in der F_2 -Generation eines sexuellen Bastards verglichen werden, und sie sind daher mit einander eigentlich ebenso nahe verwandt, wie die letzteren untereinander. Aber wenn auch ALMQUIST's Hypothese als allgemeines Prinzip unrichtig ist, kann man sich natürlich doch solche Fälle denken, wo die Spezialtypusmerkmale bei mutierenden *Caninae*-Klonen selbst bei den Mutanten konstant bleiben. Eine vegetative Mutation braucht ja nicht notwendigerweise eine Änderung gerade in diejenigen Gene, die die Formencharaktere der Blätter beeinflussen, herbeizuführen sondern kann ja in Erbeinheiten erfolgen, die sich auf andere Aussenmerkmale beziehen. Es ist die Überzeugung von der Häufigkeit solcher Fälle, die ALMQUIST zu der ganz unberechtigten Schlussfolgerung geführt hat, dass die Mutationen stets konforme Abänderungen hervorbrächten und also niemals die Spezialtypuscharaktere beeinflussten.

Wir wissen demgemäss gegenwärtig nicht in wie weit die Grenzen, die man zwischen den grossen Kollektivarten gezogen hat, bei dem vegetativen Abspaltungsprozess überschritten werden. Der Umstand, dass diese Grenzen in vielen Fällen sehr unklar erscheinen, indem die verschiedenen Kollektivarten mit einander durch zahlreiche Zwischenformen verbunden scheinen, dürfte vielleicht darauf hinweisen, dass diese Grenzen wenigstens partiell überschritten werden.

Viele derartige Mittelformen findet man z. B. zwischen den Sammelarten der Untersektion *Eucaninae* einerseits und denjenigen der Untersektion *Rubiginosae* andererseits. Es ist aber auch möglich, dass viele dieser Zwischenformen sehr alt sind und ungefähr gleichzeitig mit den typischeren Repräsentanten der Kollektivarten, die sie verbinden, abgespaltet wurden. Es darf nämlich nicht als ausgeschlossen betrachtet werden, dass mehrere verwandte Sammelarten aus ein und demselben ursprünglichen F_1 -Klon entstanden sind. Deren typischere Repräsentanten und die Mittelformen bilden unter solchen Verhältnissen, von genetischem Standpunkt betrachtet, beigeordnete Neukombinationen mit einheitlichem Ursprung und entsprechen zusammen ungefähr den Formen einer F_2 -Generation. Die Systematiker haben anfangs diejenigen Formen herausgewählt, die sich durch eine gewisse Originalität auszeichneten, und sie den Arten zu Grunde gelegt, die man nun als Kollektivspezies betrachtet; die weniger markanten und »typischen« Zwischenformen, die erst später die Aufmerksamkeit der systematischen Forschung erregt haben, sind bald zu der einen, bald zu der andern Sammelart gerechnet worden oder zu besonderen Arten gemacht worden.

Da innerhalb der *Canina*-Sektion die Chromosomenzahl so wenig wechselt, kann man im allgemeinen keinerlei Lehren aus ihnen ziehen betreffs des phylogenetischen Zusammenhangs zwischen den verschiedenen Kollektivarten. Nur in einigen wenigen Fällen kann die Zytologie uns einen direkten Fingerzeig geben in welcher Richtung die Formenbildung in dem vegetativen Abspaltungsprozess vor sich gegangen ist. Ich spiele vor allem auf den kürzlich (S. 338) angeführten Fall der kleinen Artgruppe *Villosae* an, die aus den nahe »verwandten« Arten *pomifera* und *mollis* besteht, beide, im Gegensatz zu den meisten andern Arten der Sektion, tetraploid ($7_{II} + 14_I = 28$). Zu dieser Gruppe dürfte man auch die »häufig dem Formenkreis der *R. mollis* zugezählte« *R. omissa* (siehe KELLER 1900, S. 76), die nach BLACKBURN & HARRISON (1921) dieselbe Chromosomengarnitur aufweist, und möglicherweise auch die »eigentümliche Halb-Villose« *R. orientalis* (ALMQUIST 1918, S. 363), die noch nicht zytologisch untersucht worden ist. Wie ich oben hervorhob, dürfte das Vorkommen dieser seltenen Chromosomenzahl innerhalb dieser kleinen Artgruppe darauf hinweisen, dass die Elementarartbildung hier innerhalb der Grenzen der Artgruppe vor sich gegangen ist.

Dasselbe gilt von der Untersektion *Rubrifoliae*, die nur eine einzige Art *R. rubrifolia* enthält. Diese hat dieselbe ungewöhnliche Chromosomengarnitur wie die *Villosae*. Aus zytologischen Gründen kann diese Art also nicht von *R. glauca* oder von *R. canina* hergeleitet werden, wie einige Verfasser angenommen haben. Von rein zytologischem Standpunkt liegt kein Hindernis vor, anzunehmen, dass sie dagegen gemeinsamen Ursprung mit der *Villosae*-Gruppe hat, aber da ihre äusseren Merkmale in hohem Grade von denen der genannten Gruppe abweichen, dürfte ein selbständiger Ursprung am wahrscheinlichsten sein. Übrigens kann die zytologische Untersuchung auch darin von Nutzen sein, dass sie in gewissen vereinzelt Fällen Aufklärung darüber geben kann, in welcher Richtung der Abspaltungsprozess nicht gewirkt haben kann. Wie schon hervorgehoben (S. 315) gehören die hexaploiden *R. glutinosa* var. *lioclada* und *R. stylosa* var. *evanida* phylogenetisch nicht direkt zu den Kollektivarten, denen sie zugezählt werden, und die ebenfalls hexaploide *R. inodora* hat nicht gemeinsamen Ursprung mit den pentaploiden Formen der *R. elliptica* und *R. agrestis*, als Varietät welcher Arten sie gewöhnlich betrachtet wird. In allen diesen Fällen kann nur der eine der Eltern dieser hybriden, verschiedenchromosomigen aber habituell ähnlichen Formen gemeinsam gewesen sein, nämlich der diploide.

Auch nicht durch Experimente werden wir wohl jemals den ganzen phylogenetischen Zusammenhang zwischen den Formen der *Canina*-Sektion erforschen können, wahrscheinlich auch nicht einmal den Zusammenhang zwischen den meisten Kollektivarten. Ist nämlich meine Darstellung richtig, dass wir die Embryomutationen auffassen müssen als auf vegetativem Wege vor sich gegangene sukzessive Abspaltungsprozesse kompliziert heterozygoter F_1 -Bastarde, welche die Natur von Klonen bekamen, so müssten, damit wir auf experimentellem Wege diese Frage lösen könnten, uns sämtliche, auch die ältesten Klone, ja sogar auch die unveränderten F_1 -Klone zu Gebote stehen. Nimmt man an, dass die Embryomutationen, analog allen bis jetzt untersuchten Fällen von vegetativer Mutation, nur Veränderungen in rezessiver Richtung bedeuten, so

müssen sich ja die ältesten Klone durch eine kompliziertere Heterozygotie als die jüngeren ausgezeichnet haben. Ob diese ältesten Klone gegenwärtig noch existieren, darüber wissen wir nichts. Man könnte sich ja sehr wohl vorstellen, dass ein Teil solcher Urklone schon früh eine Reihe recht abweichender Abänderungen abgespaltet hätten, und dass sie darauf selbst ausgestorben wären. Solche Mutationen könnten natürlich, wenn die Stammklone fehlen, niemals mehr hervorgerufen werden.

Die Anschauung anderer neuerer Autoren über die Artenbildung der *Canina*-Sektion.

Das Studium der übrigen neueren rhodologischen Litteratur zeigt, dass die Ansichten über die Ursachen der innerhalb der *Canina*-Sektion herrschenden Polymorphie recht geteilt sind. Als Faktoren, die bei der Entstehung der letzteren mitgewirkt, hat man »Mutationen«, die Einwirkung von Aussenbedingungen und vor allem Kreuzungsprozesse angegeben.

Ausser ALMQUIST haben auch DINGLER (1907) und SCHWERTSCHLAGER (1910) in grösserem Umfang mit dem jetzt so vage gewordenen Begriff Mutation bei der Erklärung der Entstehung neuer Arten und Formen laboriert. Diese beiden Forscher nehmen in Übereinstimmung mit CHRIST (1889) an, dass die Kollektivarten, die sog. montanen Charakter, d. h. sich aufrichtenden Fruchtkelch und dicht behaarte Griffel, zeigen, ihren Ursprung von den parallelen Ebenenrosen mit zurückgeschlagenem Kelch und schwachbehaarten oder kahlen Griffeln herleiten. DINGLER nimmt an, dass diese Veränderungen durch »Mutation« vor sich gegangen sind. *R. glauca* würde z. B. aus *canina* entstanden sein, *coriifolia* aus *dumetorum*, *elliptica* aus *agrestis*, *rubiginosa* aus *micrantha* u. s. w. DINGLER hat in der erwähnten, hier mehrmals zitierten Arbeit diese Hypothese auf anregende Weise entwickelt und motiviert. Er nimmt an, dass solche in bezug ihres Resultats gleichartige Mutationen innerhalb verschiedener Sektionen parallel vor sich gegangen sind. »Wiederholte Entstehung von Combinationen dieser neuen Eigenschaften aus den älteren, wärmeliebenden Formen, welchen die genannten Merkmale gefehlt hatten, ist für das heutige Bild der Gattung *Rosa* eine unabweisbare Annahme.« Innerhalb der *Canina*-Sektion sollten diese Mutationen während der Eiszeit erfolgt sein. DINGLER diskutiert auch diese Mutationen von genetischem Gesichtspunkt: »Es scheint aber nicht unberechtigt, aus den beobachteten Tatsache jetzt den Schluss zu ziehen, dass die Rosen zu Mutationen in ihrer Fruchtkelchstellung neigen. Zu der notwendigen Zahl der Anlagen sei nur die kurze Bemerkung gestattet, dass 2 (oder höchstens 3) antagonistische Anlagenpaare im Grunde genügen dürften. Die Fruchtkelche können einerseits zurückgeschlagen oder aufgerichtet, andererseits kurzlebig oder langlebig sein.«

Von rein zytologischem Gesichtspunkt bietet sich dem Gedanken kein Hindernis, dass die Gebirgsrosen durch Embryomutationen aus dem Ebenenrosen hervorgegangen sind, denn die von DINGLER aufgezählten Beispiele paralleler Arten haben alle, soweit sie zytologisch untersucht sind, numerisch dieselbe Chromosomengarnitur. Sollte demgemäss vegetative Mutation die

Ursache des Hervortretens der montanen Charaktere sein, so ist dieselbe vermutlich rezessiver Art.

Die Frage nach der Ursache für die weitgehende Zergliederung der kollektiven Spezies behandelt DINGLER in dieser Arbeit nicht näher. Er scheint doch, gleich SCHWERTSCHLAGER (siehe oben S. 310 u. 311), aber im Gegensatz zu ALMQUIST, der Ansicht zu sein, dass bei der Entstehung der Polymorphie auch Bastardierungen eine Rolle gespielt haben: »Wiederum treten unter solchen Umständen günstige Umstände für Erhaltung von durch Mutationen und vielleicht auch durch Bildung fruchtbarer Bastarde entstandenen neuen Formen ein, und so wächst der Formenreichtum ...« (S. 36 vgl. auch S. 31).

Als Erklärung für die zahlreichen lokalen Abänderungen der Kollektivarten nimmt AIGRET (1908) teils das Abspalten neuer Kombinationen von Sippen, die als alte Kreuzungsprodukte gedeutet werden können, an, teils neue Bastardierungen zwischen verwandten Formen und teils die Umprägung der neuentstandenen Formen durch die an ihrem Standorte obwaltenden Aussenbedingungen. — Über die Mutationen schreibt er: «Les variations dites 'de mutation' ne sont peut-être au fond que des métiis attardés rappelant de lointaines alliances plus ou moins compliquées» (p. 185). Dieser Ausspruch stimmt mit meiner eigenen Anschauung völlig überein, es bedürfte nur noch des Zusatzes, dass diese Neukombinationen nicht, wie der Verfasser sich denkt, auf sexuellem sondern statt dessen auf vegetativem Wege erfolgen.

SCHWERTSCHLAGER (1910), der von allen Rhodologen phylogenetische Fragen am ausführlichsten diskutiert hat, teilt die verschiedenen Unterscheidungsmerkmale der *Caninae*-Rosen nach NÄGELI in Organisationsmerkmale und Anpassungsmerkmale ein. Erstere sieht er als durch Mutation, letztere als durch Vererbung direkter Anpassungen entstanden. Durch einen dieser Vorgänge seien die verschiedenen Kollektivarten der *Canina*-Sektion entstanden aus einer einzigen oder aus einer geringen Anzahl von Arten innerhalb jeder Untergattung, und diese Stammformen seien asiatischen Ursprungs. Alle Kollektivarten innerhalb der Untersektion *Eucaninae* leitet er von *R. canina* her. Von dieser Art stammt auch *rubrifolia* und *stylosa* ab. Stammarten innerhalb der Untersektion *Rubiginosae* sind *ferox*, *glutinosa* und *micrantha*. Von letzterer stammen die meisten der übrigen Kollektivarten dieser Gruppe ab. Innerhalb der Untersektion *Vestitae* ist *tomentosa* die älteste Art. *R. Funzillii* rechnet er zur Sektion *Gallicae*. SCHWERTSCHLAGER konstruiert sogar eine vollständige Stammtafel (S. 228) über die Arten der Sektion, und durch Bewertung ihrer Unterscheidungsmerkmale traut er es sich zu, zu bestimmen, welche Arten durch »Mutation« und welche durch blosse erbliche Anpassung entstanden sind. Zu letzterer Gruppe gehören die meisten. *R. dumetorum*, *glauca* und *coriifolia*, die demgemäss von *canina* durch blosse Anpassungsmerkmale abweichen, sind von dieser Art infolge der erblich befestigten Einflüsse äusserer Faktoren abgezweigt. Den Zeitpunkt und Ort ihrer Artenbildung berechnet SCHWERTSCHLAGER unter Zugrundelegung der heutigen geographischen Verbreitung dieser Arten. Die Entstehung der genannten 3 Kollektivspezies aus der *R. canina* sieht er z. B. als in Westasien und zwar vor oder während der Eiszeit vor sich gegangen an.

Vom gegenwärtigen Standpunkt der experimentellen Erblchkeitsforschung muss es jedoch als ganz unberechtigt angesehen werden, von zwei verschiedenen, sogar in ihrem Äusseren unterscheidbaren Kategorien erblicher Eigenschaften zu reden und darauf die Hypothese von verschiedener Entstehungsweise der verschiedenen Arten aufzubauen, je nachdem ob die Eigenschaften derselben zu dieser oder jener Kategorie gerechnet werden können. Das ist derselbe Fehler, den ALMQUIST begeht, wenn er dem Formencharakter der Blätter nicht nur aus systematischem, sondern auch aus phylogenetischem Gesichtspunkt grössere Bedeutung zuerkennt, als den übrigen Merkmalen der Rosen. Neuere experimentelle Untersuchungen haben ja gezeigt, dass von genetischem Standpunkt keinerlei prinzipieller Unterschied zwischen den verschiedenen innerhalb einer Artgruppe bemerkbaren Unterscheidungsmerkmalen höherer oder niedrigerer systematischer Valör existiert, »denn weder in bezug auf die Spaltung und Rekombination noch in bezug auf die faktorielle Komplikation sind die Artmerkmale von den Varitätsmerkmalen verschieden«, (HERIBERT-NILSSON 1918, S. 134).

Einige Details in SCHWERTSCHLAGER's Abstammungsschema über die Arten der *Canina*-Sektionen werden durch die zytologischen Befunde direkt widerlegt. Wie schon früher betont wurde, kann nämlich *rubrifolia* nicht von *canina* entstanden sein, noch auch *pomifera* aus *tomentosa*, denn die tetraploiden Arten müssen einen von den pentaploiden getrennten Ursprung haben, indem sie von verschiedenen F_1 -Bastarden abstammen müssen. Als Ursache, die zu der grossen Vielgestaltigkeit innerhalb der verschiedenen Kollektivarten beigetragen hat, nennt SCHWERTSCHLAGER fluktuierende Variation der Organisationsmerkmale, die Erzeugung von Anpassungseigenschaften und Varietätenkreuzungen, also Ursachen anderer Art als diejenige, die in obiger Darstellung als die bedeutungsvollste bezeichnet wurde. Dass die Merkmale, die eine bestimmte Sippe kennzeichnen, nicht nennenswert fluktuieren, geht jedoch unmittelbar schon daraus hervor, dass jede, auch die unbedeutendste Eigenschaft wegen der apomiktischen Fortpflanzung samenbeständig ist; dieses ist auch durch Züchtungsversuche bewiesen, unter anderen von SCHWERTSCHLAGER selbst (S. 193). Die Ansicht, dass Varietätenkreuzungen bei der Entstehung der Polymorphie eine hervorragende Rolle gespielt hätten, muss man, wie oben nachgewiesen wurde, aus zytologischen Gründen verwerfen. Was schliesslich die Annahme anbetrifft, dass neue Sippen durch die Vererbung direkter Anpassungen entstanden wären, so möchte ich folgendes bemerken. Dass ein einer gewissen Sippe angehörendes Individuum von den Standortsverhältnissen beeinflusst wird, ist selbstverständlich. Solche Standortsunterschiede laufen aber »meist auf bloss graduelle Unterschiede hinaus. Vergrösserung des Leibes, Erweiterung der Gewebe, Ausdehnung der Blattspreiten, Veränderungen der Internodien hier — bei starker Feuchtigkeit; Condensierung des Wuchses, schmale Blätter, dichter zusammentretende Behaarung, einblütige Stengel dort — bei starker Trockenheit — und sie sind es allein, welche die Cultur zu modificiren im Stande ist, während die Art- und selbst die Varietätenmerkmale mit zäher Ausdauer der Cultur widerstehen« (CHRIST 1884, S. 314). Da jedoch SCHWERTSCHLAGER annimmt, dass selbst grössere Umprägungen als diejenigen die bei dem ersten, der Einwirkung gewisser Faktoren ausgesetzten Individuum

durch direkte Anpassung (vgl. das Abstammungsschema) verursacht werden, erklärt er dieses so, dass die Anpassungsfaktoren sich lange Zeit und viele Generationen hindurch geltend machen müssen, ehe die neuen Eigenschaften zu Tage treten, befestigt werden und vererbt werden können. Gehen wir von dem hier nachgewiesenen Umstand aus, dass jede Sippe infolge der Apomixis einen Klon darstellt, so muss die Einwirkung, die äussere lokale Faktoren auf einen gewissen Klon ausüben können, am ehesten mit den induzierten Modifikationen oder Dauermodifikationen verglichen werden, die in grosser Zahl bei den Mikroorganismen, besonders bei den Bakterien, beschrieben worden sind. In fast allen Fällen hat man jedoch konstatieren können, dass die Veränderungen solcher Klone, trotzdem dass die neuen Eigenschaften auch hier bei langanhaltender oder gesteigerter Einwirkung allmählich stärker werden können, bei aufs neue veränderten äusseren Bedingungen nicht wirklich dauernd und vor allem nicht erblich fixiert waren. Nur in äusserst seltenen Fällen hat man in Klonen von Mikroorganismen das Auftreten erblicher Abänderungen konstatieren können, die als »echte Mutationen« (JOLLOS 1914) bezeichnet worden sind. Da es sich auch hier um »Verlustmutationen« zu handeln scheint (JOLLOS 1914, S. 29), dürfte die betreffende Erscheinung jedoch von den vegetativen Mutationen bei den Phanerogamen und auch nicht von den Embryomutationen der *Rosa*-Klone prinzipiell verschieden sein.

SCHWERTSCHLAGER betont indessen selbst, dass irgend ein Beweis für die Vererbung direkter Anpassungen nicht erbracht worden sei, weder für die Rosen noch für andere Organismen. Dass er sich trotzdem dieser Auffassung anschliesst, motiviert er damit, dass die wahrscheinlichste und natürlichste Erklärung einer Masse von Beobachtungen durch sie erfolgt. Die betreffenden Beobachtungen könnte man jedoch auch von dem Standpunkte erklären, dass der Formenreichtum zum grössten Teil durch die sukzessive, auf vegetativem Wege erfolgte Abspaltung neuer Kombinationen von einer geringen Anzahl tertiärer F_1 -Bastarde entstanden, und dass die Anpassung indirekt durch Selektion vor sich gegangen ist. Ein solches nur selektives Eingreifen der äusseren Verhältnisse sieht DINGLER (1907, S. 9) im Gegensatz zu SCHWERTSCHLAGER als eine volle Erklärung für die Verbreitung der Ebenenrosen und Gebirgsrosen an.

ALMQUIST dagegen (1916, 1920 b) glaubt, dass die Anpassungen direkte sind, und er stellt sich den Verlauf so vor, dass durch den Einfluss der äusseren Faktoren auf einem gewissen Standort durch Mutationsprozesse gerade solche Formen erzeugt werden, welche sich besonders für diesen Platz eignen (siehe oben S. 336). Was den Zusammenhang zwischen der Einwirkung äusserer Faktoren und den Mutationen anbetrifft, so wäre ein solcher nur in der Form denkbar, dass äussere Agentien auf den vegetativen Mutationsprozess auslösend einwirken könnten, d. h. sein Hervortreten beschleunigen. Dagegen hat man kein Recht sich vorzustellen, dass sie einen Einfluss auf die Eigenschaften der Mutanten haben könnten, denn letztere werden ganz und gar von der genotypischen Zusammensetzung der Rasse bedingt. Mit einem solchen Einfluss der äusseren Faktoren auf die Häufigkeit der Mutationen hat MATSSON (1912, S. 591) bei der Anordnung seiner Kulturversuche gerechnet. Er wollte nämlich den von DE VRIES im Anschluss an WAGNER's Migrationstheorie aufgeworfenen

Gedanken einer Prüfung unterwerfen, dass nämlich »die Samen von versetzten Individuen in dieser Richtung besonders günstig seien«. MATSSON's Versuche sind jedoch nicht von genügend umfassender Natur, um ein Urteil in dieser Frage zu gestatten.

HARRISON (1921) ist bei seinen *Rosa*-Studien fast in allen Details zu derselben Auffassung gekommen wie ALMQUIST, was die Parallelismen der Arten und Formen in der *Canina*-Sektion anbetrifft. Bei der Darlegung seines Systems kann er deshalb auch zum Teil die ALMQUIST'sche Terminologie verwenden. Der einzige Unterschied zwischen ihm und ALMQUIST, was die Konstruktion des Systems anbelangt, scheint der zu sein, dass letzterer mit 31 Arttypen rechnet, während HARRISON nur »seventeen or more« unterschieden hat. Die Anzahl der Artgruppen ist indessen dieselbe (6), und er benennt und charakterisiert sie auf dieselbe Weise, wie ALMQUIST. Innerhalb jeder Artgruppe ist nach der Auffassung beider Verfasser jeder Arttypus durch eine Form mit grünen und eine mit blaugrünen Blättern vertreten, und eine jede dieser Formen hat eine haarige und eine kahle Abänderung.

Anlässlich dieses Parallelismus zwischen den Formen innerhalb der Artgruppen und Arttypen dieser Sektion zieht HARRISON den Schluss, die Evolution orthogenetisch, d. h. »along definite lines« stattgefunden hat. Die Urform der ganzen Sektion hat nach seiner Meinung zwei Zweige hervorgebracht, und ein jeder dieser Zweige zwei Sektionen; diese Sektionspaare waren: *Afzelianae-Eucaninae*, *Rubiginosae-Agrestes* und *Villosae-Tomentosae*, die wir ja schon aus ALMQUIST's System kennen. Jede solche Artgruppe hat sich in verschiedene Spezialtypen differenziert, und von letzteren hat ein jeder eine grüne und eine glauke Form gebildet, von denen eine jede ihrerseits eine haarige und eine kahle Varietät hervorgebracht hat. In Übereinstimmung hiermit meint HARRISON, dass die Entwicklung »proceeds on orthogenetic lines even if of a rather peculiar type,« und er sagt, dass er hiermit »the first illustration of the law (der Orthogenesis) derived from the phanerogams« gegeben habe. Er behauptet auch, dass ALMQUIST sein System konstruiert habe »without the slightest inkling of its genetic import.« Es scheint, als ob er annähme, dass ALMQUIST ausschliesslich mit rein systematisch-morphologischen Erwägungen gearbeitet habe. In Wirklichkeit aber verhält es sich so, dass in fast allen ALMQUIST'schen *Rosa*-Arbeiten, von denen HARRISON die 6 vor 1919 in schwedischer Sprache erschienenen Abhandlungen nicht zu kennen scheint, die phylogenetischen Gesichtspunkte stark hervortraten, und sein ganzes System ruht ja auf einer Spekulation über die Konstanz der Arttypen. Wie oben erwähnt (S. 335), sprach ALMQUIST schon in seiner ersten Arbeit (1907) einige Ansichten über die Formenbildung innerhalb der Gattung aus, welche mit den Resultaten zytologischer Untersuchungen in gutem Einklang stehen. In ALMQUIST's Arbeit vom Jahre 1912, also schon ehe HARRISON seine *Rosa*-Studien begonnen hatte, ist sein System hinsichtlich der parallelen Variationen in der Artengruppe *Afzelianae* schon in nuce gegeben, sowohl vom rein systematischen als auch vom phylogenetischen Standpunkt, und in seiner Arbeit von 1916 umfasst dasselbe alle skandinavischen Artengruppen der Sektion; seine Ansichten über die Artenbildung erstreckt er sogar hier auf die ganze Gattung.

Die Wege, die die Evolution gegangen ist, um eine solche Menge Paral-

lelbildungen hervorzubringen, werden von den beiden Forschern jedoch in etwas abweichender Art angegeben. ALMQUIST ist der Ansicht (siehe oben 337), dass die Arttypuscharaktere, d. h. die Formencharaktere der Blätter älter und fundamentaler sind als die Sektionscharaktere, welche letztere nur Anpassungseigenschaften sind, die sich parallel und unabhängig innerhalb der verschiedenen Arttypen entwickelt haben; HARRISON glaubt im Gegenteil, dass die Entstehung der Arttypen parallel und unabhängig innerhalb der verschiedenen Sektionen erfolgt ist. Letztere Anschauung stimmt besser mit dem von mir hervorgehobenen Umstand überein, dass wenigstens für die sehr zahlreichen verschiedenen Arttypen, die die *Villosa*-Formen repräsentieren, aus zytologischen Gründen ein gemeinsamer Ursprung angenommen werden muss. Dabei sprach ich die Meinung aus, dass Arttypuscharaktere ebenso gut wie andere Unterscheidungsmerkmale als Neukombinationen bei dem vegetativen Mutationsprozess hervorgetreten und also ursprünglich von der Heterozygotie der uralten F_1 -Bastarde bedingt sein können. HARRISON aber, trotzdem er die *Caninae*-Rosen wegen ihrer schlecht ausgebildeten Pollen für maskierte Bastarde hält, will keinen Zusammenhang zwischen dem Hervortreten der Arttypuscharaktere und ihrer Bastardnatur anerkennen: «the species-type idea is absolutely independant of hybridity,» und der Grund dieser Auffassung ist der Umstand, dass dieselben Arttypen auch bei zu andern Sektionen gehörenden und geographisch weit getrennten Arten, die nicht als Hybriden betrachtet werden können, gefunden werden. Dass trotzdem, dass die *Caninae*-Rosen Bastarde sind, die Arttypuscharaktere rein geblieben sind, erklärt er auf die Weise, dass sie bei den Kreuzungsprodukten als dominierende Eigenschaften aufgetreten sind. Was unter solchen Umständen die Entstehung so zahlreicher Arttypen innerhalb jeder Sektion veranlasst hat, nennt er nicht. Dagegen spricht HARRISON die Vermutung aus, dass die Spaltung eines jeden der drei ursprünglichen *Caninae*-Zweige in 2 Sektionen, wovon die eine mit Blütenbau von autogamen, die andre mit solchem von allogamen Typus (entsprechend CHRIST's Gebirgsrosen resp. Ebenenrosen) «was possibly a response to environmental factors,» also dieselbe Annahme, die vor ihm schon CHRIST (1884) und SCHWERTSCHLAGER (1910) ausgesprochen haben. DINGLER (1907) hatte diese Auffassung von der Hand gewiesen, und ich habe mich im obigen seiner Meinung angeschlossen. Was endlich die Entstehung der kleinsten systematischen Einheiten innerhalb der Sektion «the microgenes» anbetrifft, und deren Varietäten, so scheint HARRISON, wie so manche andere Rhodologen z. B. MATTHEWS 1919 (siehe oben S. 311) zu der Ansicht zu neigen, dass sie auf neuen, in der Natur noch jetzt fortdauernden Bastardierungsprozessen beruhen. Auch gegen diese Deutung habe ich oben Widerspruch erhoben (siehe weiter unten BLACKBURN & HARRISON). Meiner Ansicht nach könnte man der Parallelismus, der bei den Formen der *Canina*-Sektion oft beobachtet werden kann, zu grossen Teil als auf einer gleichartigen genotypischen Konstitution der ursprünglichen F_1 -Bastarde beruhend ansehen; die auf vegetativem Wege abgespaltenen Mutanten dieser Bastarde können daher bei den verschiedenen Nachkommen grössere oder geringere Übereinstimmung, was ihren äusseren Charakter betrifft, aufweisen.

In einer soeben (1921) erschienenen Arbeit haben BLACKBURN und HAR-

RISON im Anschluss an ihre zytologischen Studien eine Reihe Schussfolgerungen betreffs der Formenbildung innerhalb der *Canina*-Sektion gezogen. So wie ich selbst (1920) leiten auch sie darin ihre Auffassung von der Hybridennatur der *Caninae*-Rosen von der Beschaffenheit der Chromosomengarnituren her. Von dem Einfluss der Kreuzungen auf die Entstehung der Polymorphie haben sie dieselbe auch von mir als richtig angesehene Auffassung, dass der ganze Formenreichtum nicht schon zugleich mit dem Auftreten der F_1 -Bastarde entstanden sein kann, sondern dass die Zugliederung erst in der Nachkommenschaft der F_1 -Bastarde wirklich zu Tage getreten ist. Diese Nachkommenschaft denken sie sich jedoch, im Gegensatz zu mir, auf sexuellem Wege hervorgebracht durch sekundäre Kreuzungen. Die auf zytologischen Gründen ruhende Motivierung dieser Annahme kann jedoch nicht als beweiskräftig angesehen werden. Die Verfasser stützen ihre Deutung der regelmässig pentaploiden (35-chromosomigen) Formen als sekundäre Kreuzungsprodukte auf die Annahme, dass die Chromosomenzahl bei den bei der Befruchtung wirksamen Pollenkörnern regelmässig 7, und bei den befruchteten Eizellen 28 beträgt. Seine Ansicht, dass die Eizellen regelmässig 28 Chromosomen, d. h. $\frac{4}{5}$ der somatischen Zahl enthalten, haben sie einerseits auf eine theoretische Spekulation, welche an und für sich als recht kühn bezeichnet werden muss, andererseits auf die Angaben meiner vorläufigen Mitteilung basiert, dass die Makrosporen, die ihre Entwicklung zu Embryosäcken fortsetzen, auf Grund eines Reduktionsteilungsverlaufs von bis jetzt unbekanntem Typus, gewöhnlich und zwar im Umfange von 80 % diese Chromosomenzahl erhalten. Nach Untersuchung grösseren Materials habe ich die Häufigkeit solcher Fälle, in denen wirklich alle univalenten Chromosomen an den mikropylaren Pol gehen, etwas geringer gefunden, circa 75 %. Was die Annahme der Verfasser betrifft, dass 7 die regelmässige Chromosomenzahl in den tauglichen Pollenkörnern ist, so widersprechen meine Erfahrungen derselben direkt. Die Verfasser gründen ihre Annahme ausschliesslich auf Zählungen der Chromosomen in den nach der homotypischen Teilung neugebildeten Kernen. Ich habe es jedoch recht aussichtslos gefunden, exakte Zählungen der Chromosomen in den Telophasekernen vornehmen zu wollen, denn einerseits sind die Chromosomen in diesem Stadium sehr klein und ihre Lage schwer zu bestimmen — da nämlich einzelne Chromosomen auch im Plasma um die Kerne herum vorkommen, ist es oft schwer zu sehen, ob ein Chromosom in einem Kern drin liegt, oder aber unter oder über demselben — andererseits dürfte es auch in einem so frühen Stadium schwer zu entscheiden sein, welche der zahlreichen »Tetrad«-Kerne sich später zu befruchtungstauglichen Pollenkörner weiterentwickeln werden. Die Zählungen müssen aus diesem Grunde in etwas älteren Pollenkörnern vorgenommen werden, die sich dadurch als entwicklungsfähig herausstellen, dass ihre Kerne sich teilen. Während dieser Teilung sind auch die Chromosomen gross und deutlich. Bei der Zählung der Chromosomen während dieses Teilungsstadiums fand ich (S. 206), dass die Pollenkörner mit der Chromosomenzahl 7 nur eine Minorität (15 %) ausmachten. Legt man die erwähnten Prozentzahlen für das Vorkommen 7-chromosomiger Pollenkörner und 28- bzw. 21- und 35-chromosomiger Makrosporen — welche Prozentzahlen, wie ich an anderer Stelle hervorhob, als vorläufig betrachtet werden müssen — einer Abschätzung

derjenigen Fälle, wo normalchromosomige Bastarde entstehen könnten, zu Grunde, so erhält man die Ziffer 11—12 %. Die sekundären Bastarde dürften daher nur im Ausnahmefalle eine Chromosomengarnitur aufweisen, die numerisch an den F_1 -Typus erinnert.

Das Hybridenmaterial dieser Art — zwischen zwei zur *Canina*-Sektion gehörigen Formen — das BLACKBURN und HARRISON untersucht haben, besteht aus einer einzigen Form, nämlich *R. canina* var. *lutetiana* $\times$ *R. coriifolia* var. *Lintoni*. Sie ist wie die Stammformen pentaploid und weist während des Metaphasenstadiums 7 doppelte und 21 einfache Chromosomen auf. Sie müsste also zu der meinen Berechnungen nach seltenen Kategorie gehören, wo die Chromosomengarnitur numerisch dieselbe wie bei den Stammformen ist. Aus den Angaben, die uns über die spätere Entwicklung des Pollens und der Früchte gegeben wird, scheint hervorzugehen, dass wir es hier wirklich mit einem sekundären Bastard zu tun haben: «In the homotype the movement of the chromosomes to the spindle is even more disturbed by the hybrid combination at work, and despite the fact that the scheme followed is that typical of pentaploid forms, the tetrad is so very abnormal that almost the whole of microspores are abortive. Two per cent. of good grains was the best count made from a microscopical inspection of the contents of a number of anthers. Similarly megaspore formation cannot have been uniformly successful, for although the bush produces some well developed seeds by a process of apomixis, only a small proportion of the fruits swell satisfactorily as the seeds ripen within; the remainder simply contain a mass of chaffy scales.» (S. 168.) Wir finden also, dass auch dieser Bastard, obgleich seine Chromosomengarnitur numerisch die normale ist, sich in anderen Hinsichten von dem gewöhnlichen Elementararttypus unterscheidet. Dieses Beispiel kann also nicht eine Theorie stützen, nach der die Tausende von lokalen Sippen mit reicher Fruchtbildung ebenfalls durch sekundäre Bastardierung entstanden sein sollen. Dass die Form eine geringe Anzahl scheinbar wohlausgebildeter Samen erzeugt, beweist noch nicht, dass diese Samen auch keimfähig sind. Meine eigene Erfahrung über die Zytologie der sekundären Bastarde gründet sich, wie früher erwähnt, auf mehrere verschiedene Kombinationen, welche eindeutig durch die abweichenden Chromosomengarnituren (aneuploide Formen) ihren Ursprung verrieten.

Die Verfasser stellen sich vor, dass durch solche sekundäre Kreuzungsprozesse neue Elementararten während verschiedener Zeiträume entstanden sein können: «We feel certain that the forms arranged under *Rosa subcanina*, *R. subcollina*, and other groups are comparatively recent developments rendered possible by northern forms belonging to the *Afzelianae* clashing with the more southern *Eucaninae*, possibly at the onset of the Glacial Period, whilst others, like *R. foetida* and *R. andegavensis* allies, may even yet be coming into being» (S. 184). Aus diesem Ausspruch scheint hervorzugehen, dass die Verfasser, wie auch ich (1920), der Meinung sind, dass die ursprünglichen F_1 -Bastarde vor sehr langer Zeit entstanden sind und zwar vor der Eiszeit. Sie scheinen auch das Hervortreten gewisser neuer Formen in denselben geologischen Zeitabschnitt verlegen zu wollen. Dass es so gewesen ist, erscheint sehr wahrscheinlich. Ich glaube indessen nicht, dass diese Formen, selbst wenn sie wie

bei den erwähnten Beispielen den Stempel der Zwischenformen tragen, durch sekundäre Bastardierungen entstanden sind, sondern durch Mutation auf vegetativem Wege. Meine eigene Ansicht über die Entstehung solcher Mittelformen habe ich auf S. 340 ausgedrückt.

Kap. 6. Erörterung der Frage nach der Entstehungsweise der Polymorphie in einigen anderen agamospermen Pflanzengruppen.

Die Frage nach dem Zustandekommen des Polymorphismus in apomiktischen Verwandtschaftskreisen kann als ein aktuelles Problem bezeichnet werden, und viel ist über dieses Thema in den zwei letzten Jahrzehnten geschrieben worden. Die verschiedenen Ansichten, die dabei ausgesprochen wurden, sind beinahe ebenso zahlreich, wie die Anzahl der Forscher, die an der Diskussion über dieses Problem teilnahmen. Es ist nicht meine Absicht, hier ausführlich über alle diese verschiedenen Ansichten Bericht zu erstatten, sondern verweise ich auf die Zusammenstellungen der Litteratur über diese Frage, die uns BÖÖS (1917), ERNST (1918), HOLMGREN (1919) und WINKLER (1920) gegeben haben.

In den meisten Fällen wurde die Diskussion über die Art des Hervortretens der Elementararten mit der Erörterung eines andern aktuellen Problems verbunden, nämlich mit der Frage nach den Ursachen der apomiktischen Samenbildung. Letzterer Frage, die in den letzten Jahren von den oben erwähnten Verfassern, namentlich von ERNST, HOLMGREN und WINKLER, sowie auch von WINGE (1917) und ROSENBERG (1917) behandelt worden ist, werde ich in nachstehender Diskussion über die Entstehung der Polymorphie innerhalb verschiedener apomiktischer Gattungen keinerlei Aufmerksamkeit schenken. Dieses beruht nicht etwa darauf, dass ich die Wichtigkeit der Frage unterschätze, sondern bin ich der Meinung, dass keinerlei neue wertvolle Beiträge zur Lösung des Problems geliefert werden können, ehe die betreffenden Pflanzengruppen einerseits eine von systematischem, pflanzengeographischem und zytologischem Gesichtspunkt gründliche Bearbeitung erfahren haben, andererseits, wo dieses möglich ist, zum Gegenstand experimenteller Forschung gemacht worden sind. Wie ich in Obigem (S. 283) hervorgehoben habe, bin ich in Übereinstimmung mit HOLMGREN (1919) der Ansicht, dass die Untersuchung der apomiktischen Samenbildung in genetischer Hinsicht gegenwärtig das erfolgreichste Studium in dieser Frage bildet, und zwar bei solchen Pflanzengruppen, wo eine Möglichkeit der Bastardierung zwischen apomiktischen und sexuellen Arten vorhanden ist. OSTENFELD (1910) hat schon durch seine wichtigen Kreuzungsversuche an Arten, die zu der Untergattung *Pilosella* gehören, den Forschungen dieser Art den Weg gewiesen. Diejenigen Schlussfolgerungen, die auf der Grundlage zytologischer Untersuchungen gemacht werden können bezüglich der Gültigkeit von ERNST's und WINGE's Bastardierungshypothese in bezug auf die apomiktischen Rosen, habe ich in Kap. 3 dargestellt.

Im vorigen Kapitel habe ich meine Ansicht über die Entstehung der

Polymorphie innerhalb der *Canina*-Sektion dargelegt, und die Gründe, die ich dort zum Beleg meiner Meinung angeführt habe, waren zytologischer und pflanzengeographischer Art. Die Entstehungsweise des überaus grossen Formenreichtums dieser Pflanzengruppe kann demgemäss durch das folgende Schema veranschaulicht werden.

Uralte Bastardierungen zwischen verschiedenchromosomigen Arten oder Rassen(F_1)

↓
Apomiktische Samenbildung mit Beibehaltung fakultativer Sexualität
(F_1 -Klonen)

↓
Vegetative Embryomutationen

↓
Elementararten → Sekundäre Kreuzungen

↓
Ephemäre Bastardrassen

↓
Polymorphie

Im folgenden will ich untersuchen, ob man innerhalb einiger anderer grösserer polymorpher Pflanzengruppen mit apomiktischer Samenbildung sich eine mehr oder weniger ähnliche Entstehungsweise des Formenreichtums denken kann. Wie die meisten Verfasser von vornherein voraussetzen, dass die Elementarartbildung nach einem gemeinsamen Schema innerhalb der verschiedenen apomiktischen Verwandtschaftskreise vor sich gegangen ist, könnte leicht zu falscher Verallgemeinerung führen. Die verschiedenen Gruppen müssen deshalb einzeln besprochen werden. Dabei muss vor allem beachtet werden, ob die Apomixis obligat oder fakultativ ist, ob die Formen aus zytologischen oder anderen Gründen als Kreuzungsprodukte angesehen werden können, ob die Elementararten zu beträchtlichem Teil Lokalformen sind, ob es geglückt ist, durch Züchtung Mutationen innerhalb apomiktischer Rassen zu erhalten und ob es auf experimentellem Wege gelungen ist, Bastarde von verschiedenen apomiktischen Elementararten, oder aber von letzteren und rein sexuellen verwandten Formen zu erzeugen.

Hieracium.

Die Gattung *Hieracium* wird in 4 Untergattungen geteilt: *Archieracium* (*Euhieracium*), *Pilosella*, *Stenotheca* und *Mandonia*. Für eine grosse Anzahl Arten der beiden ersten Untergattungen ist der experimentelle Nachweis der apomiktischen Samenbildung durch OSTENFELD und RAUNKJÆR erbracht, und solche Fälle sind embryologisch und zytologisch von MURBECK und besonders

von ROSENBERG untersucht worden. Die in bezug auf ihren Fortpflanzungsmodus geprüften Arten der Untergattung *Stenotheca* haben sich als sexuell herausgestellt; für die kleinere Untergattung *Mandonia* liegen keine derartige Untersuchungen vor. *Mandonia* ist auf das andine Gebiet Boliviens und Argentiniens beschränkt, *Stenotheca* bewohnt Nord-, Zentral- und Südamerika und hat einzelne Vertreter in Südafrika, Madagaskar, Ostindien, Japan und den Alpen. Das Hauptverbreitungsgebiet der beiden Untergattungen, bei denen apomiktische Samenbildung vorkommt, ist dasselbe wie für die *Canina*-Sektion, nämlich Europa und die angrenzenden Teile von Nord-Afrika und Asien. Das Verbreitungsgebiet der *Pilosellen* ist nahezu dasselbe wie dasjenige der Caninen, nur umfasst es auch Sibirien. Das Areal der Untergattung *Archieracium* ist noch grösser, ihre Arten bewohnen ausserdem grössere Teile des Zentralasiatischen Gebiets, den nördlichen Teil des temperierten Ostasiens einschliesslich Japans, die Beringsländer und das arktische und boreale Gebiet Nordamerikas.

Ich habe die geographische Ausbreitung der in der folgenden Diskussion behandelten grossen formenreichen Pflanzengruppen mit apomiktischer Samenbildung besonders hervorgehoben, da ein Vergleich ihrer Verbreitungsareale grosse Übereinstimmung zeigt, was recht wohl in gewisse Verbindung gebracht werden kann mit dem Umstande, dass der Zeitpunkt für den ersten Eintritt der Apomixis und Elementarartbildung innerhalb dieser Verwandtschaftskreise ungefähr in ein und dieselbe Zeit fällt (siehe unten).

Bei der Diskussion über die Entstehungsweise der Polymorphie innerhalb *Archieracium* und *Pilosella* dürfte es angemessen sein, eine jede dieser Gruppen für sich besonders zu behandeln, denn mehrere Umstände scheinen darauf hinzudeuten, dass innerhalb dieser beiden Untergattungen die Elementararten auf verschiedene Weise entstanden sind.

Pilosella.

In bezug auf diese Pflanzengruppe sind die Fortpflanzungsverhältnisse für mehr als ein Dutzend Arten ganz besonders gut bekannt, dank der von OSTENFELD ausgeführten, vieljährigen, experimentellen Untersuchungen, sowie der zytologischen und embryologischen Studien, die ROSENBERG an OSTENFELD's Material gemacht hat.

Hinsichtlich der Entstehungsweise der Vielgestaltigkeit innerhalb dieser Gattung müssen folgende Tatsachen berücksichtigt werden: 1) Sowohl obligat sexuelle (*H. auricula*) als auch apomiktische Arten sind vorhanden, 2) die Apomixis ist in diesem Fall Aposporie; die entweder fakultativ (*excellens*) oder beinahe obligat (*aurantiacum*, *pilosella*, *flagellare*) sein kann; 3) Spezies selbst mit letzterer Fortpflanzungsart (*aurantiacum*, *pilosella*) können befruchtungsfähiges Pollen haben; 4) apospore Arten können zur Hybridisierung unter einander und mit sexuellen Arten gebracht werden; 5) auf diese Weise erzeugte Bastarde sind, sofern nicht Sterilität vorliegt, noch in den folgenden Generationen konstant und bilden Ausgangspunkte für neue Klone (Elementararten); 6) apomiktische Arten übertragen durch das Pollen die Anlage für Aposporie sogar auf ihre Bastarde mit sexuellen Arten (*auricula* × *aurantiacum*); 7) durch

Kreuzung erhält man stark heterogene F_1 -Generationen, was beweist, dass wenigstens der eine Erzeuger selbst ein Bastard sein muss; 8) sogar die Chromosomengarnituren gewisser aposporer Arten (z. B. *excellens*) weisen stark darauf hin, dass letztere Kreuzungsprodukte sind (vgl. ROSENBERG 1917), jedenfalls müssen sie aus der Vereinigung von Gameten mit verschiedenen Chromosomenzahlen entstanden sein; 9) zweimal sind Formen, die als Mutationen gedeutet wurden, entstanden; die eine Form trat in der F_2 -Generation von *excellens* $\times$ *aurantiacum* zu Tage.

Auf Grund dieser Verhältnisse, namentlich der direkten Resultate von OSTENFELD's zahlreichen interessanten Kreuzungsversuchen, muss es als erwiesen angesehen werden, dass innerhalb dieser Gruppe Artbastardierungen eine sehr grosse Bedeutung für das Zustandekommen neuer Klonen mit dem Charakter von Elementararten haben. Betreffs der Entstehung der Polymorphie innerhalb dieser Untergattung schliesse ich mich daher vollkommen denjenigen Ansichten an, die OSTENFELD (1910, 1912, 1919) und ROSENBERG (1917) ausgesprochen haben.

Aus einem Vergleich zwischen der *Canina*-Sektion und der Untergattung *Pilosella* in bezug auf die Entstehungsweise der Elementararten scheint hervorzugehen, dass ein beträchtlicher Unterschied vorhanden ist. Innerhalb der ersteren Verwandtschaftsgruppe haben die sekundären Bastardierungen wahrscheinlich keinerlei Bedeutung für die Erzeugung neuer Elementararten, innerhalb der letzteren scheinen sie jedoch von grosser Bedeutung zu sein. Von prinzipiellem Gesichtspunkte ist der Unterschied freilich nicht so gross, denn in beiden Fällen liegt fakultative Sexualität vor, und es ist somit die Möglichkeit für die Entstehung neuer Formen durch Bastardierung gegeben. Die sekundären Kreuzungsprodukte stellen sich jedoch in der Sektion *Caninae* als Individuen heraus, die zur Entstehung neuer lebenskräftiger, normalfertiler Elementararten nicht beitragen dürften; in *Pilosella* dagegen entstehen neben sterilen Bastarden auch solche, die die Ausgangspunkte für neue fertile Klonen bilden. Auch darin besteht eine Ähnlichkeit zwischen diesen beiden Verwandtschaftsgruppen, dass neue Formen durch vegetative Sämlingsmutationen entstehen können. Während man die Menge der auf diese Weise erzeugten lebenskräftigen Formen innerhalb *Pilosella* gegenwärtig nicht beurteilen kann — die beiden bis jetzt entstandenen Mutanten waren völlig steril (OSTENFELD 1919 S. 214) — kann auf der Basis zytologischer und pflanzengeographischer Gründe nachgewiesen werden, dass es derartige Formen sind, die in der *Canina*-Sektion auf das kräftigste zum Formenreichtum beigetragen haben.

Archieracium.

Auch unsre Kenntnis der Fortpflanzungsverhältnisse innerhalb dieser Untergattung verdanken wir vor allem OSTENFELD's experimentellen und ROSENBERG's zytologischen Untersuchungen. Embryologische und zytologische Beiträge haben auch MURBECK (1904) und JUEL (1905) geliefert.

Obgleich OSTENFELD (1919, S. 218) dazu neigt, für die Polymorphie innerhalb dieses Verwandtschaftskreises eine ähnliche Entstehungsweise anzunehmen wie für den Formenreichtum innerhalb *Pilosella*, also in erster Linie Bastar-

dierungen zwischen sexuellen und teilweise apogamen Formen¹, scheint mir eine ganze Anzahl Umstände darauf hinzudeuten, dass die Mikrospezies der Untergattung *Archieracium* nicht zu wesentlichem Teil auf diese Art und Weise erzeugt sind, sondern dass sie auf dieselbe Weise wie die Elementararten innerhalb der *Canina*-Sektion, nämlich durch vegetative Embryomutationen entstanden sind.

Eine grosse Anzahl der *Hieracium*-Sippen haben eine sehr geringe geographische Verbreitung. Sie können nicht anders denn als junge Endemismen gedeutet werden (vgl. MURBECK 1904, S. 272; SAMUELSSON 1910). Man muss annehmen, dass eine lebhafte Bildung neuer Mikrospezies ständig stattfindet. Da die Elementarartenbildungen innerhalb dieser Untergattung sicherlich zu verschiedenen Zeiten im Prinzip auf dieselbe Weise vor sich gegangen sind, genügt es zunächst, das leichter zuzängliche Problem, auf welche Weise diese jungen apogamen Sippen entstanden sind, zu diskutieren: ob durch neue Kreuzungsprozesse, durch das Ausmendeln neuer Kombinationen auf sexuellem Wege oder durch das Auftreten vegetativer Sämlingsmutationen. Für die Beantwortung dieser Frage sind folgende Umstände von Bedeutung:

1) Nur eine geringe Anzahl (3) sexueller Arten (z. B. *H. umbellatum*) sind bis jetzt getroffen worden, dagegen hat OSTENFELD Apogamie bei ungefähr 60 verschiedenen Rassen nachgewiesen. Die Mehrzahl dieser zahlreichen apogamen Sippen, welche sehr verschiedenen Gruppen innerhalb dieser Untergattung angehören, können von systematisch-morphologischem Standpunkte kaum als moderne Bastarde mit den wenigen bis jetzt bekannten sexuellen Arten als Eltern angesehen werden. Als eine Ausnahme könnte *H. umbellatum* var. *linearifolium* angeführt werden, die einzige der 11 von OSTENFELD untersuchten, aus verschiedenen Gegenden stammenden *umbellatum*-Rassen, die sich als apogam erwiesen hat. Wie diese Form entstanden ist, dürfte gegenwärtig schwer zu ermitteln sein. Es braucht jedoch nicht einmal diese Form als junges Kreuzungsprodukt zwischen sexuellen *umbellatum*-Rassen gedeutet zu werden. Da sie sich gleich den meisten apogamen Archierazien als ein zytologischer Bastard herausstellt ($2x = 27$), ist sie vermutlich durch das Zusammenreffen von Gameten mit 9 bzw. 18 Chromosomen entstanden (ROSENBERG 1917). Die Gameten der sexuellen *umbellatum*-Sippen sind 9-chromosomig; dagegen sind bis jetzt weder sexuelle, noch apogame Archierazien mit regelmässig 18 Chromosomen in ihren Gameten bekannt. Nimmt man an, dass die diploide Gamete in diesem Fall durch eine zufällige Chromosomenverdoppelung bei irgend einer diploiden ($x = 9$) *umbellatum*-Rasse mit sexueller Fortpflanzung entstanden ist, so bleibt noch durch Experimente nachzuweisen: erstens, dass solche triploide Mutanten (vgl. die triploiden Abkömmlinge der *Oenothera Lamarckiana* und die von OSAWA beschriebenen triploiden *Morus*-Formen) von *H. umbellatum* überhaupt erzeugt werden können, und zweitens, dass sie auch apogam werden. Wie es sich nun auch mit dem Zustandekommen der fraglichen *umbellatum*-Form verhalten möge, so ist es doch aus systematischen Gründen schwer, die grosse Mehrzahl der mehr oder weniger lokalen apogamen Archierazien Sippen von den bis jetzt bekannten, rein sexuellen Arten herzuleiten.

¹ Über eine soeben erschienene Schrift OSTENFELD's siehe die Fussnote S. 362.

2) Gegen die Auffassung, dass neue apogame Klone noch jetzt beständig durch Kreuzung zwischen sexuellen und »teilweise« apogamen Formen entstehen, spricht der Umstand, dass bis heute keine sicheren Beweise für die Annahme erbracht sind, dass es innerhalb dieser Untergattung überhaupt »teilweise« apogame Rassen gibt. Bei der embryologischen Untersuchung (ROSENBERG 1917, S. 117) haben die apogamen Archierazien sich als zu den sog. *Antennaria*-Typus gehörig erwiesen, d. h. die einzige EMZ entwickelt sich ohne Reduktion der Chromosomenzahl und ohne Tetradenbildung zum Embryosack. Eine solche Embryosackentwicklung deutet darauf hin, dass hier obligate Apogamie vorliegt. Die aposporen Hierazien der Untergattung *Pilosella* sind im Prinzip fakultativ sexuell, aber in *Archieracium* ist ja die Aposporie gar nicht vorhanden. Bei solchen apogamen Formen wie die Archierazien kann das Vorkommen partieller Sexualität nur in der Weise gedacht werden, dass gewisse Samenanlagen bei einer sonst apogamen Pflanze nach erfolgter Chromosomenreduktion sexuelle Embryosäcke ausbilden. Diese Erscheinung soll freilich bei z. B. *Thalictrum purpurascens* (OVERTON 1904) und *Houttuynia cordata* (SHIBATA und MIYAKE 1908) vorkommen, ist aber noch nicht bei *Archieracium* festgestellt.

Bei seinen Kastrierungsversuchen hat jedoch OSTENFELD (1910) bei einigen wenigen *Archieracium*-Formen darunter auch bei dem obengenannten *H. umbellatum* var. *linearifolium*, einen merkbar geringeren Fruchtansatz bei den kastrierten als bei den unkastrierten Köpfchen desselben Individuums beobachtet. Er erklärt diese Erscheinung mit der Annahme, dass bei diesen Formen partielle Sexualität vorhanden ist. Er scheint jedoch von der Beweiskraft dieser Erscheinung selbst nicht überzeugt zu sein. «The supposition is only of a restrained value, as the investigations are few and most of the deviations are from 1909 with its rainy summer. Thus it is possible that the frequent rains may have had more influence on the head made open through castration than upon the intact heads, which are protected by their tracts» (S. 250). Man braucht daher dieses experimentelle Resultat nicht mit Notwendigkeit als einen zwingenden Beweis für das Vorkommen partieller Sexualität anzusehen. In einer späteren Abhandlung (1912, S. 348) nimmt OSTENFELD diese Fälle als ziemlich sicher an, und er unterscheidet daher 3 Stadien von apogamer Entwicklung innerhalb der Archierazien, nämlich 1) sexuelle, 2) teilweise apogame und 3) absolut apogame Arten. Meiner Meinung nach wäre es am geratensten, nicht mit partieller Apogamie innerhalb dieser Untergattung zu rechnen, solange zytologische Untersuchungen das Vorhandensein dieser Erscheinung nicht bekräftigt haben.

3) Sekundäre Bastarde zwischen sexuellen und apogamen Arten könnte man sich natürlich auch auf die Weise entstanden denken, dass letztere als Pollenpflanzen gedient haben. Ihr Pollen kann dann, wie es bei der von OSTENFELD experimentell hervorgebrachten Verbindung *H. auricula* (sexuell) $\times$ *H. aurantiacum* (aposporsch) der Fall ist, die Anlage für Apogamie auf den Bastard übertragen, der dadurch der Ausgangspunkt für einen neuen Klon (Elementarart) werden könnte. Eine Vorbedingung hierfür wäre natürlich, dass die apogamen Arten wenigstens in gewisser Masse fertiles Pollen hervorbrächten. Die Untersuchungen, die OSTENFELD über die Beschaffenheit des

Pollens solcher Arten gemacht hat, bieten jedoch für diese Annahme keinen Stützpunkt: «Among the apogamous *Archieracia* some species have pollen which has degenerated into a few yellow-brownish lumps, and in these species the anthers look empty; hence these species are functionally female. In other species we find pollen consisting of grains very unequal in size, a greater or smaller number of them very small and evidently not fertile; but they do not throw off the exine when laid in water, and I suppose that this pollen also is incapable of germination» (1912, S. 349). Die Pollenkörner bei dem sexuellen *H. umbellatum*, die alle von ungefähr gleicher grösse sind, werfen dagegen das Exin im Wasser ab auf den Stellen, wo die Pollenschläuche hervorzutreten pflegen. Es muss erwähnt werden, dass ein wirkliches Auskeimen von Kompositenpollen in artifiziellen Kulturen noch von keinem Forscher beobachtet worden ist.

4) Der wichtigste Beitrag zur Lösung der Frage, ob neue apogame Klone durch Kreuzung zwischen sexuellen und apogamen Archierazien entstehen können, würde natürlich durch Versuche erbracht werden können, solche Hybriden künstlich zu erzeugen. Bastardierungsexperimente mit dieser Untergattung angehörenden Arten sind jedoch bis jetzt nur in sehr geringem Umfang ausgeführt worden. Die Versuche OSTENFELD's (1912, S. 350, 1919, S. 217) haben noch keine positiven Resultate ergeben.¹ Eine Pflanze des sexuellen *H. virgaurea* ergab doch «without isolation a heterogenous offspring with hybrid-looking individuals» (1912). Welcher Kreuzung diese Nachkommenschaft ihren Ursprung verdankt, weiss man jedoch nicht. Die einzigen beschriebenen Fälle von künstlich erzeugten Bastarden zwischen Archierazien scheinen diejenigen zu sein, die MENDEL im Jahre 1870 (CORRENS 1905) ausführte. MENDEL machte Hybridisierungsversuche mit 17 verschiedenen Archierazien, jedoch nur in zwei Fällen scheint er ein positives Resultat erhalten zu haben. Es gelang ihm nämlich die Bastarde *H. barbatum* × *umbellatum* und *H. vulgatum* × *umbellatum* herzustellen. In beiden Fällen wurde das sexuelle *H. umbellatum* als Pollenpflanze verwandt. *H. barbatum* gehört nicht zu den von OSTENFELD auf Apogamie geprüften Arten, aber von *H. vulgatum* hat dieser Forscher Apogamie bei zwei Rassen festgestellt. Die eine derselben zeigte jedoch verminderten Fruchtsatz nach der Kastration, und OSTENFELD zählt daher diese Form zu den von ihm als fakultativ sexuell angesprochenen Formen. MENDEL's Versuche können jedoch nicht als zwingende Beweise dafür angesehen werden, dass apogame Formen in gewissen Fällen befruchtet werden können, denn die Fortpflanzungsverhältnisse der von ihm verwandten Mutterindividuen waren ja nicht bekannt. Dieselben können ja rein sexuellen Rassen derselben Art wie *H. umbellatum* angehört haben. Aus den bis dato beschriebenen Bastardierungsversuchen können also keine sicheren Schlussfolgerungen hinsichtlich des Vorkommens fakultativer Sexualität bei apogamen Archierazien gezogen werden. (Siehe weiter S. 358.)

5) Als ich in Kap. 5 die Gründe für meine Auffassung darlegte, dass sekundäre Bastardierungen nicht zu Entstehung neuer Elementararten innerhalb der *Canina*-Sektion beigetragen haben, gab mir die Beschaffenheit der Chromosomengarnituren bei den apomiktischen Rosen den vornehmsten Beweis

¹ Dieses bekräftigt OSTENFELD in seiner jüngsten *Hieracium*-Arbeit (1921).

dafür. Man muss sich nämlich vorstellen, dass diese aus einer regelmässigen Anzahl doppelter oder einfacher Chromosomen zusammengesetzten Garnituren sich in den allermeisten Fällen nach einem neuen Befruchtungsakte numerisch verändern. Dass dieses wirklich der Fall ist, beweisen ja auch die untersuchten sekundären Bastarde. Kann man nun auch aus der Zytologie der *Archieracium*-Arten ähnliche Schlussfolgerungen ziehen für das Vorhandensein noch jetzt stetig fortschreitender Bastardierungsprozesse, bei denen die apogamen Formen dieser Untergattung mitwirken? Das Studium von ROSENBERG's (1917) ausführlicher Arbeit über die Zytologie dieser Formen zeigt, dass wenigstens die von ihm untersuchten Formen schwerlich als das Resultat moderner Kreuzungen angesehen werden können. ROSENBERG erwähnt (1917, S. 177) dass die meisten der von ihm untersuchten apogamen Arten 27, und eine Minderzahl derselben 36 Chromosomen in den somatischen Zellen haben. In der betreffenden Abhandlung ist keine Angabe über die Anzahl der zu diesen beiden Kategorien gehörenden untersuchten Arten, aber der Verfasser hat mir auf meine Anfrage hin freundlichst mitgeteilt, dass die untersuchten triploiden Formen 12 und die tetraploiden 5 an der Zahl waren. Die triploide Chromosomenzahl ist, wie ROSENBERG betont, unzweifelhaft durch Zusammentreffen von Gameten mit 9 resp. 18 Chromosomen entstanden. Sind diese die triploiden Formen erzeugenden Kreuzungsprozesse so jungen Datums, dass auch die zahlreichen endemischen Lokalformen, unter denen sich sicherlich zahlreiche triploide befinden, als direkt durch sie entstanden gedacht werden können? Gegen diese Annahme spricht unter anderem die Tatsache, dass man noch keine *Archieracium*-Formen angetroffen hat, deren Gameten normal 18-chromosomig sind und die also durch Bastardierung mit diploiden sexuellen Arten die triploiden Formen hervorgebracht haben können. Die obenerwähnten tetraploiden Apogamen dürften nämlich kaum als Stammformen angesprochen werden, denn ihre apogamen Eier haben 28 Chromosomen und ihre Pollenkörner, wenn überhaupt fertile gebildet werden, was nach OSTENFELD's oben angeführten Keimversuch sehr zweifelhaft erscheint, haben wegen der unregelmässigen meiotischen Teilungen eine sehr wechselnde Anzahl Chromosomen. Selbst die Annahme, dass es diploide sexuelle Rassen waren, welche, dank einer zufälligen Erzeugung diploider statt haploider Gameten, imstande wären fortlaufend diese zahlreichen triploiden, obligat apogamen Arten hervorzubringen, scheint nicht sehr wahrscheinlich, unter anderem schon darum, weil bis jetzt nur sehr wenige solche sexuelle diploide Archierazien angetroffen worden sind (nur 3). Wenn eine derartige Entstehungsweise neuer apogamer Klone einigermaßen wahrscheinlich erscheinen soll, könnte man nämlich erwarten, solche sexuelle Formen in einer jeden der apogamen Gruppen, in den noch eine Artenbildung vor sich geht, zu finden. Da also bis jetzt überhaupt keine tetraploiden *Archieracium*-Arten angetroffen wurden, die normalerweise 18-chromosomige Gameten hätten, und da nur wenige diploide Rassen gefunden wurden, scheint es mir als ob gegenwärtig recht schwache Grundbedingungen für die Entstehung triploider Formen innerhalb der verschiedenen Gruppen dieser Untergattung beständen. Die Ansicht scheint mir deshalb bei weitem wahrscheinlicher, dass die Triploidie der apogamen *Archieracium*-Formen, ob sie nun durch Kreuzung zwischen verschiedenchromosomigen Arten, oder aber durch Mitwirkung diploid gewordener

Gameten zustande gekommen ist, sehr alten Ursprungs ist, und dass die Chromosomenzahl durch die apogame Fortpflanzung erhalten blieb, die bei den ersten triploiden Individuen, welche die Ausgangspunkte für die triploiden Klone bildeten, ausgelöst wurde.

Aber wenn dem so ist, dass die Triploidie eine sehr alte Erscheinung ist, so können die zahlreichen endemischen Elementararten, soweit sie triploid sind, nicht durch neue Befruchtungsprozesse entstanden sein, bei denen Gameten anderer älterer triploider Formen mitgewirkt haben. Selbst wenn triploide apogame Sippen befruchtungsfähige Gameten entwickeln könnten, was jedoch nach dem oben Dargelegten höchst unwahrscheinlich ist, so würden in der Regel die Bastarde, bei deren Entstehung ein oder zwei solcher Gameten mitgewirkt haben, grösster Wahrscheinlichkeit nach nicht die genau triploide, sondern eine abweichende Chromosomenzahl haben, weil die Pollenkörner wegen der unregelmässigen meiotischen Teilungen sehr verschiedene Chromosomenzahlen erhalten. Man muss daher folgern, dass die jungen triploiden apogamen Formen aus älteren derartigen Formen entstanden sind, ohne Veränderung der Chromosomenzahl. Das ist aber nur möglich, falls die neuen Klone auf vegetativem Wege entstanden sind und zwar durch vegetative Embryomutationen. Ein neuer Befruchtungsakt kann daher bei diesen Klonen nicht eingetreten sein, seit die triploiden Chromosomengarnituren zuerst erzeugt wurden, und von rein zytologischem Standpunkt müssen daher diese triploiden Rassen der F_1 -Generation gleichzustellen sein.

Man kann sich auch nicht denken, dass die tetraploiden apogamen *Archieracium*-Formen von anderen derartigen Formen auf anderem als auf rein vegetativem Wege, d. h. durch Mutation, ihren Ursprung genommen haben, denn da auch bei ihnen die meiotischen Teilungen unregelmässig verlaufen (ROSENBERG 1917, S. 178), so müssen Bastarde, zu deren Entstehung Gameten solcher Formen beigetragen haben, mit grösster Wahrscheinlichkeit eine veränderte Chromosomenzahl aufweisen. Diese tetraploiden Formen dürften von ebenso altem Ursprung sein wie die triploiden und sind wohl durch einen ähnlichen Prozess wie jene entstanden, allein die zusammentreffenden Keimzellen haben dieselbe und nicht verschiedene Chromosomenzahl gehabt. Auch innerhalb der agamospermen *Canina*-Sektion gibt es ja mehrere (3) Typen von Chromosomengarnituren, jedoch alle mit deutlicher Bastardnatur.

Es dürfte geeignet sein, in diesem Zusammenhang auf die Frage über das eventuelle Vorkommen partieller Sexualität bei den apogamen Archierazien zurückzukommen. Wenn bei einer triploiden Rasse sexuelle Embryosäcke nach erfolgter Chromosomenreduktion sich entwickeln würden, welche Chromosomenzahl würde dann die Eizelle besitzen? Dies ist nicht leicht zu beantworten, denn es hängt von dem Verhalten der Einzelchromosomen ab, vielleicht würde aber die Zahl 13—14 betragen. Könnte nun durch die Befruchtung einer solchen sexuellen Eizelle eine neue genau triploide Rasse entstehen? Die Unwahrscheinlichkeit einer derartigen Annahme ist so gross, dass man damit nicht zu rechnen braucht. Man kann also daraus folgern, dass die genau triploiden apogamen Formen nicht von anderen derartigen Rassen, die zufälligerweise sexuelle Embryosäcke besaßen, abstammen.

6) Den wichtigsten positiven Beitrag zur Frage, wie die Artenbildung

innerhalb dieser Gattung vor sich geht, hat OSTENFELD (1919) geliefert, der in seinen Kulturen des obligat apogamen *H. tridentatum* eine Mutante erhielt, die aus den Samen von kastrierten Köpfchen stammt; diese Mutante war fertil und selbst apogam. Über diese Experimente habe ich im vorigen Kapitel ausführlich referiert (S. 323).¹ OSTENFELD hat also zu voller Evidenz bewiesen, dass neue Elementararten durch vegetative Mutation wirklich aus obligat apogamen Klonen entstehen können.

In einem Vortrag im Schwedischen Botanischen Verein in der Sitzung vom 15. Dez. 1919 hat ROSENBERG die Resultate einer zytologischen Untersuchung des OSTENFELD'schen Materials dargelegt. Er fand bei dem Stammklone und dessen Mutante genau dieselbe Anzahl Chromosomen und zwar 27. Dieser Umstand beweist ja klar, dass triploide Formen aus andern derartigen ohne Veränderung der Chromosomenzahl entstehen können, und dass dieses nur dann möglich ist, wenn sie durch vegetative Mutation zustande kommen.

Obgleich OSTENFELD früher (1910, S. 272—273) die Ansicht gehegt zu haben scheint, dass die Mutationen bei dem Zustandekommen der Polymorphie innerhalb der Gattung *Hieracium* eine grosse Rolle gespielt hat, misst er diesem Faktor für die Artenbildung innerhalb apogamer Verwandtschaftskreise in seiner jüngsten *Hieracium*-Arbeit (1919) keine grössere Bedeutung bei: «I feel most inclined to suppose that among apogamous plants new species arise mainly by hybridization and only seldom by mutation which perhaps even is only the after-effect of an earlier cross.» Was den Verfasser davon überzeugt hat, dass Bastardierungen bei diesem Prozess eine so grosse Rolle spielen, sind einerseits die schönen positiven Resultate, die seine Bastardierungsversuche mit zur *Pilosella*-Gruppe gehörenden Arten gezeitigt haben, und andererseits der Umstand: «that in all the polymorphous genera where apogamy has been ascertained, we come across some species, which are normally sexual.» Dass die Elementarartenbildung innerhalb der Untergattung *Pilosella* in der Weise vor sich gegangen ist, wie OSTENFELD sie sich denkt, nämlich hauptsächlich durch Kreuzungsprozesse, kann kaum bezweifelt werden, aber ich finde, dass man kein Recht hat, diesen Vorgang ohne weiteres zu verallgemeinern. Die Bedingungen für Bastardbildungen sind ja nicht bei allen apogamen Verwandtschaftsgruppen die gleichen. Bei *Pilosella* sind die Voraussetzungen hierfür sehr gross, einerseits da rein sexuelle Arten existieren, und andererseits weil auch die aposporen Arten (wenigstens ein Teil derselben) befruchtungsfähige sexuelle Embryosäcke oder auch befruchtungsfähiges Pollen besitzen. Aber wie in obiger Darstellung hervorgehoben wurde, gibt es innerhalb *Archieracium* keine derartigen Voraussetzungen für Bastardbildung. Sexuelle Formen fehlen freilich nicht, aber es sind noch keine sicheren Beweise dafür erbracht worden, dass auch innerhalb dieser Untergattung apomiktische Arten existieren, die fakultativ sexuell wären. Der Unterschied liegt in der Art der Agamospermie, in dem einen Falle ist es Aposporie, in dem andern Apogamie (somatische Partenogenesis). Die aposporen Arten sind wenigstens im Prinzip immer noch sexuell, während die apogamen, solange kein sicherer Beweis für das Gegenteil erbracht ist, als obligat apomiktisch und als völlig pollensteril betrachtet werden können. Erneuerte Untersuchungen der Beschaffenheit des Pollens bei solchen

¹ Siehe auch die Fussnote S. 362.

apogamen Pflanzen wäre in hohem Grade erwünscht. Ein in dieser Beziehung besonders interessantes Versuchsobjekt wäre *Erigeron annuus*, das nach HOLMGREN (1919, S. 19) Pollenkörner hat, die nach dem Äusseren zu urteilen völlig normal sind. Sollten gegen alle Vermutung diese Pollenkörner sich als befruchtungsfähig erweisen, so würden sich dadurch grosse Möglichkeiten eröffnen, durch Kreuzung mit sexuellen Arten die genetische Natur der Apogamie zu studieren.

Aber selbst dann, wenn das Pollen gewisser apogamer *Archieracium*-Formen sich bei fortgesetzten Versuchen als befruchtungsfähig erweisen sollte, und sogar dann, wenn sich in gewissen Fällen befruchtungsfähige Embryosäcke ausbilden könnten, so hat man dennoch kein Recht die Schlussfolgerung zu ziehen, dass die triploiden, und nicht einmal dass die tetraploiden Elementararten durch sekundäre Bastardierung oder bei ein und derselben Art durch Selbstbefruchtung entstanden seien, denn, wie in Punkt 5 hervorgehoben wurde, zeigt die Zytologie dieser Formen, dass dieselben nicht als das Ergebnis eines neuen Befruchtungsaktes, bei denen andre Formen desselben zytologischen Typus mitgewirkt hätten, angesehen werden dürfen, sondern man muss annehmen, dass dieselben durch vegetative Mutation aus anderen Klonen ohne Veränderung der Chromosomenzahl hervorgegangen sind. Eine neue Befruchtung ist nicht in der Aszendenz dieser Formen eingetreten, seit einstmals vor sehr langer Zeit die ersten triploiden und tetraploiden apogamen Klone innerhalb dieser Untergattung entstanden. Sie sind nach ihrer zytologischen Natur F_1 -Klone — ich denke nun in erster Linie an die Triploiden, aber der Umstand gilt auch für die Tetraploiden, in dem Masse als ihre Zytologie im übrigen mit derjenigen der ersteren übereinstimmt. Ich bin also zu der Annahme geneigt, dass alle apogamen triploiden und tetraploiden Elementararten der Untergattung *Archieracium*, als vegetative Sämlingsmutanten von den ersten, vielleicht präglazialen triploiden und tetraploiden apogamen Originalklonen entstanden sind.

Sollte man dagegen bei fortgesetzten Untersuchungen auf nicht x-ploide apogame Archierazien stossen, so kann man sie mit Sicherheit als sekundäre Kreuzungsprodukte ansehen.

Für ein präglaziales Alter der Apogamie innerhalb dieser Untergattung spricht die weite zirkumpolare Verbreitung derselben, die oben angegeben wurde (S. 352). Die Apogamie ist bei *Archieracium* ganz unabhängig von der Aposporie der *Pilosella* aufgetreten, und sie ist vielleicht früher entstanden als letztere Erscheinung, da *Pilosella* eine weniger weite Verbreitung innerhalb desselben Floragebiets hat, jedoch ist diese Verbreitung immerhin grösser, als die der *Canina*-Sektion.

Dass ich mich so ausführlich bei der Artenbildung innerhalb dieser Untergattung aufgehalten habe, hat seinen Grund darin, dass von allen in systematischer, pflanzengeographischer, experimenteller und zytologischer Hinsicht näher untersuchten agamospermen Pflanzengruppen eben diese, was die Natur und Entstehungsweise der Polymorphie anbetrifft, die grösste Ähnlichkeit mit der *Canina*-Sektion darbietet. Innerhalb beider Verwandtschaftskreise hat man eine unerhört grosse Anzahl dank ihrer apomiktischen Samenbildung konstanter Sippen konstatiert, von denen viele, vielleicht die Mehrzahl, eine beschränkte geographische Verbreitung haben. Bei beiden Gruppen muss man für die

Agamospermie auf Grund pflanzengeographischer und anderer Ursachen ein sehr hohes Alter annehmen. In beiden Fällen deuten die zytologischen Verhältnisse darauf hin, dass die jetzigen zahlreichen Klone (Elementararten) von älteren Klonen herkommen, die ihr Entstehen direkt Kreuzungen verdanken, und die zytologischen Verhältnisse (das absolute Fehlen oder das sparsame Vorkommen von aneuploiden Formen) zwingen ebenfalls zu der Annahme, dass die Kleinarten nicht durch neue Befruchtungsakte, sondern stattdessen durch vegetative Sämlingsmutationen entstanden sind.

Schon im Jahre 1904 hat MURBECK eine Theorie über die Elementarartenbildung innerhalb der Gattung *Hieracium* aufgestellt, die vollständig mit den hier in bezug auf die Untergattung *Archieracium* ausgesprochenen Ansichten übereinstimmt. Er schreibt (S. 296): »Betreffs dieser Gattung (*Hieracium*) weiss man gewiss — besonders infolge der sorgfältigen und eifrigen Forschungen DAHLSTEDT's und seiner Schüler — dass Hunderte von kleinen Arten auf die skandinavische Halbinsel beschränkt sind und dass eine Menge von ihnen nur kleine Teile derselben bewohnen. Da unter den übrigen Phanerogamen Skandinaviens Endemismen äusserst selten sind, weil ja die ganze Flora der Halbinsel nach der Eiszeit eingewandert ist, so muss man annehmen, dass eine grosse Menge Hieracien in einer verhältnismässig sehr späten Zeit daselbst entstanden sind, und dass eine lebhafte Artbildung so zu sagen vor unseren Augen stattfindet. Dagegen ist man geneigt, die Apogamie bei dieser Gattung als eine Erscheinung von verhältnismässig hohem Alter zu betrachten, da sie innerhalb verschiedener Gruppen und auch bei der Untergattung *Pilosella* aufgewiesen ist. Ist diese Auffassung die richtige, so würde daraus folgen, dass eine Menge Hieracien aus Formen, die selbst apogam waren, entstanden sind und noch immer entstehen. Da selbst so beschaffene Formen nicht individuell variierend sind, so muss man annehmen, dass die jetzt lebenden apogamen Hieracien aus inneren und unbekannten Ursachen und so zu sagen sprungweise entstanden sind.« MURBECK macht jedoch weiterhin selbst folgende Reservation: »Von der Richtigkeit dieser Folgerung bin ich doch selbst keineswegs recht überzeugt, da die wichtigste Prämisse, nämlich die Annahme des hohen Alters der Apogamie, wie wahrscheinlich sie auch sein mag, doch nicht auf hinlänglich sicherem Grunde ruht. Um zu einem solchen zu gelangen, sind jedenfalls mehr umfassende Untersuchungen vonnöten als die bisherigen.« OSTENFELD fügt hinzu, nachdem er (1910, S. 272) diesen Ausspruch zitiert hat: »I think that the investigations made since then are all in favour of MURBECK's suppositions and go against the reservation so strongly accentuated by himself.«

Von gleichartigen Überlegungen wie MURBECK ausgehend, hat SAMUELSSON (1910), wie schon früher (S. 323) erwähnt, auf Grund gewisser Eigentümlichkeiten in der Verbreitung einer Gruppe *Archieracium*-Arten Schwedens die Schlussfolgerung gezogen, dass ein Teil dieser Arten, nämlich diejenigen, die eine geringere Verbreitung haben, durch Mutation aus verwandten Arten mit umfangreicherer Verbreitung stammen. Diese Entstehungsart habe ich, auf zytologische Fakta gestützt, für diejenigen Elementar-Arten der *Canina*-Sektion, die ausgeprägten Lokalcharakter haben, zu beweisen versucht. HERIBERT-NILSSON (1910, S. 270) hat SAMUELSSON's obige Anschauungen kritisiert und

auf OSTENFELD's Kreuzungsversuche hingewiesen als auf einen endgültigen Beweis dafür, dass die Artbildung innerhalb der Gattung *Hieracium* durch Bastardierung und nicht durch Mutation stattfindet. Die Bastardierungsversuche wurden jedoch innerhalb der aposporen Untergattung *Pilosella* ausgeführt und beweisen nichts hinsichtlich der Artbildung bei der Untergattung *Archieracium*. Der weitgehende Unterschied zwischen der Fortpflanzungsweise dieser beiden Gruppen war jedoch noch nicht bekannt, als HERIBERT-NILSSON die erwähnte Arbeit schrieb. Er gibt darin eine eigene Erklärung für die Entstehung der Formen, auf die SAMUELSSON hinweist, aber seine Ansicht ruht auf der hier als sehr unwahrscheinlich gekennzeichneten Annahme, dass neue apogame *Archieracium*-Formen in später Zeit durch Bastardierungsprozesse entstanden seien.

Zusammenstellungen der Meinungen anderer Verfasser über die Entstehung der Polymorphie innerhalb der Gattung *Hieracium* sind in den auf Seite 350 erwähnten Arbeiten und vor allem von OSTENFELD (1910) gemacht worden.¹

Taraxacum.

Da unsere Kenntnis dieser Gattung in der Hinsicht, die für das Studium der Entstehungsweise der apogamen Elementararten Bedeutung hat, bis jetzt noch fragmentarisch ist, können keine sicheren Schlüsse in dieser Frage gezogen werden. Vor allem sind die zytologischen Angaben sehr karg. Die Sachverhältnisse, welche für unsre Frage von Bedeutung sind, wären folgende:

1) Es ist hauptsächlich durch RAUNKIÆR's (1903) Experimente bekannt, dass viele *Taraxacum*-Formen apogame Fortpflanzung haben. Die Konstanz, die die meisten Kleinarten dabei an den Tag legen, spricht dafür, dass die Apogamie eine innerhalb dieser Gattung sehr ausgebreitete Erscheinung ist. Dass auch rein sexuelle Formen existieren, zeigen sowohl Experimente (IKENO

¹ In einer soeben erschienenen neuen Schrift im Journal of Genetics (1921, S. 117) beschreibt OSTENFELD ausführlich seine wichtigen Mutationsexperimente mit *H. tridentatum* (*H. rigidum* FR.). Er erzählt hier, dass er vom selben Klon eine neue Mutante (Gamma) erhalten habe, die sowohl von der früher erhaltenen (Beta) als auch von der Stammform (Alpha) abweicht. Auch diese neue Mutante ist fertil und apogam. OSTENFELD meint nun, dass «most probably the numerous microspecies of *Archieracium* found in nature have arisen in that manner,» d. h. als «apogamic mutants»; er hat also dieselbe Auffassung, die zuerst MURBECK hinsichtlich der Gattung *Hieracium* aussprach, und zu der auch ich mich, hauptsächlich aus zytologischen Beweggründen, bekenne. Die Art, wie der Verfasser sich den Mutationsprozess zytologisch erklärt, nämlich durch eine zufällige Veränderung der Anzahl der Chromosomen in der EMZ, muss bei Gegenüberstellung mit den Resultaten von ROSENBERG's oben erwähnten Kontrolluntersuchungen als unzutreffend angesehen werden. Wie oben hervorgehoben wurde und wie ich schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1920, S. 311) betont habe, ist es gerade die unveränderte Chromosomenzahl, die den zytologischen Beweis dafür liefert, dass es sich hier um rein vegetative Mutationen, ohne irgend welche Neukombination der Chromosomen handelt. Eine genotypische Veränderung braucht nicht auf einer Veränderung in der Zusammensetzung der Chromosomen-garnituren zu beruhen, sondern kann ebensogut durch eine Veränderung innerhalb eines Chromosoms verursacht sein. Natürlich sind Mutationen derjenigen zytologischer Art, die OSTENFELD sie sich denkt, möglich, aber sie liegen weder innerhalb der *Canina*-Sektion vor, noch auch, soweit man nach den bisher von ROSENBERG untersuchten Arten (17 an der Zahl) urteilen kann, innerhalb *Archieracium*.

1910, OSAWA 1913) als auch die zytologischen Untersuchungen, die von ROSENBERG (1909) und OSAWA (1913) ausgeführt wurden.

2) *Taraxacum* hat eine sehr weitgestreckte Verbreitung auf der nördlichen Halbkugel, im grossen und ganzen eine ähnliche Ausbreitung wie *Archieracium*. Die Grenzen innerhalb Europa, Nordafrika und Asien sind für diese beiden Verwandtschaftsgruppen beinahe identisch, doch gibt es *Taraxaca* auch auf Spitzbergen. In Nordamerika reicht die *Taraxacum*-Grenze bedeutend weiter nördlich und umfasst auch die Arktischen Inseln. Isolierte Gebiete gibt es in Mexiko, in den Anden von Südamerika nebst Patagonien und in Südastralien nebst Neu-Seeland. Aus diesem weiten Ausbreitungsgebiet sind sichere apogame Formen bis jetzt in Nordeuropa, den Mittelmeerländern, Zentralasien, Japan und Grönland gefunden worden. Ob die von SEARS (1917) und von STORK (1920) untersuchten apogamen Formen aus Nordamerika dort wirklich einheimisch oder nur dort eingeführt sind, entzieht sich meiner Beurteilung. Die Apogamie innerhalb dieser Gattung scheint danach nicht nur in systematischer, sondern auch in pflanzengeographischer Hinsicht grossen Umfang zu haben.

3) Wie gross der Formenreichtum innerhalb der Gattung ist, geht schon daraus hervor, dass in Skandinavien allein bis jetzt mehr als 300 Elementararten von DAHLSTEDT unterschieden wurden. In welchem Masse endemische Formen vorkommen, ist gegenwärtig schwer zu entscheiden, da in den angrenzenden Gebieten die *Taraxacum*-Flora nicht ebenso gut bekannt ist.

4) Soweit die embryologischen Untersuchungen apogamer *Taraxaca* bis jetzt erwiesen haben (MURBECK 1904, JUEL 1905, SCHKORBATOW 1910, OSAWA 1913 und STORK 1920) liegt bei denselben obligate Apogamie vor.

5) Sichere Angaben über die Chromosomenzahl bei apogamen *Taraxaca* sind noch nicht gemacht worden. JUEL (1905) hat an einer *vulgare*-Form 24—26 (2 x), STORK bei *Taraxacum erythrospermum* 26—30, und OSAWA (1913) hat am japanischen *Taraxacum albidum* 36—40 Chromosomen gefunden. Da bei den beiden untersuchten sexuellen Arten die Chromosomenzahl 8 beträgt (hariploid), so ist es nicht ausgeschlossen, dass sich unter den untersuchten apogamen Formen triploide und tetraploide Rassen befinden.

RAUNKIÆR (1903, S. 136) hat die Ansicht ausgesprochen, dass bei *Taraxacum* die Fähigkeit Embryonen ohne Befruchtung zu erzeugen zustande gekommen ist, ehe diese Gattung sich in mehrere Arten spaltete, und dass die existierenden Arten entstanden sind, ohne dass Befruchtung oder Kreuzung dabei eine Rolle gespielt hat. Dieses scheint der erste Ausspruch in dem Sinne zu sein, dass die Polymorphie innerhalb eines agamospermen Verwandtschaftskreises auf rein vegetativem Wege, d. h. durch Mutationen in Klonen, zustande gekommen sei. RAUNKIÆR baut jedoch seinen Ausspruch auf der Voraussetzung auf, dass alle Formen innerhalb der Gattung in Übereinstimmung mit den von ihm untersuchten apogam sind. Wir wissen indessen jetzt, dass es auch sexuelle Arten gibt. Dieses macht das Problem natürlich zu einem komplizierteren. Die Hauptfrage muss nun sein, ob diese sexuellen Arten direkt etwas mit der Entstehung der ganz besonders zahlreichen apogamen Elementararten zu tun haben. Die Fakta von embryologischer Art, die bis jetzt bekannt geworden sind, weisen indessen darauf hin, dass dieses nicht der Fall gewesen ist, denn die Apogamie scheint obligat zu sein. Es erübrigt nun nur noch experimentell zu untersuchen,

ob das Pollen apogamer Arten möglicherweise sexuelle Rassen befruchten kann, und dadurch die Entstehung neuer hybrider und apogamer Arten veranlassen. Man kann erwarten, dass auch fortgesetzte zytologische Studien wertvolle Beiträge zur Lösung des Polymorphieproblems liefern werden. Die Fragestellung ist hier dieselbe wie für *Archieracium*. Findet man also, dass die apogamen Elementararten ausschliesslich aus gleichförmig triploiden oder tetraploiden Formen mit unregelmässiger Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen bestehen, so ist keine grosse Wahrscheinlichkeit für die Annahme vorhanden, dass diese Formen durch einen sekundären Befruchtungsakt, bei welchem Gameten anderer derartiger Formen mitgewirkt hätten, entstanden sein könnten. Entweder sind sie dann in später Zeit aus rein sexuellen Arten entstanden, und dann muss es experimentell bewiesen werden, dass sexuelle Formen wirklich imstande sind apogame Formen zu erzeugen, oder aber sind sie in Übereinstimmung mit RAUNKJER's Meinung auf vegetativem Wege aus andern apogamen Klonen entstanden. So wie in STORK's (1920, S. 202), so ist auch in meinen Augen letztere Erklärung die allerwahrscheinlichste. Ich habe die Vorstellung, dass auch innerhalb dieser Gattung die Entstehung der zahlreichen apogamen Elementararten durch Mutationen in Klonen vorsichgegangen ist, und dass, nach dem oben Angeführten betreffs der geographischen Verbreitung der apogamen Formen zu urteilen, Artbildung auf diese Weise bereits in präglazialer Zeit stattgefunden hat.

Alchemilla.

Innerhalb der Gattung *Alchemilla* kommt die apomiktische Fortpflanzung wahrscheinlich bei allen drei Sektionen, *Eualchemilla*, *Aphanes* und *Fockella* (die Einteilung nach MURBECK (1915)) vor. Bei den beiden erstgenannten ist diese Fortpflanzungsart mit Sicherheit nachgewiesen, bei der letztgenannten kann sie als wahrscheinlich angesehen werden für die ecuadorische Art *Alchemilla mandoniana*, da diese ganz untaugliches Pollen hat (BÖÖS 1917, S. 19). Auch die von BÖÖS (1917, 1920) untersuchten, zur Sektion *Aphanes* gehörigen apomiktischen Arten sind in Süd- und Zentralamerika heimisch. Innerhalb dieser Gattung hat also die Apomixis eine grössere geographische Verbreitung, als bei den andern, hier diskutierten grossen polymorphen Gattungen, innerhalb welcher agamosperme Formen nur in den gemässigten und kalten Gebieten der nördlichen Halbkugel angetroffen werden. Man könnte BÖÖS daher zustimmen, wenn er schreibt: »Nimmt man indessen den Umstand in Betracht, dass Parthenogenesis in allen drei Sektionen vorkommt, und dass die Gattung die weiteste geographische Verbreitung und parthenogenetische Vertreter in so weit getrennten Florengebieten wie Amerika und Europa hat, so scheint es im Gegenteil wahrscheinlicher zu sein, dass die Alchemillen sich seit sehr langer Zeit dieser Fortpflanzung bedient haben« (1917, S. 20).

Die Frage nach der Entstehung der Polymorphie innerhalb der Gattung *Alchemilla* ist hauptsächlich von MURBECK, STRASBURGER, BÖÖS, ERNST und WINKLER diskutiert worden. Da eine ausführliche Darstellung der recht ver-

schiedenen Meinungen darüber in der Arbeit von BÖÖS (1917) gegeben ist, kann ich mich hier darauf beschränken, auf die letztere hinzuweisen.

Es ist schon früher betont worden, dass bei der Beurteilung der Frage, wie die Elementarartbildung innerhalb agamospermer Gattungen vorgegangen ist, eine genaue Kenntnis der Embryobildung notwendig ist; vor allem muss man ermitteln, ob die apomiktische Fortpflanzung obligat ist, oder ob amphimiktische Embryobildung wenigstens in gewissem Masse möglich ist. Was die betreffende Gattung angeht, liegen, wie bekannt, zwei verschiedene Darstellungen des Verlaufs der Embryosackentwicklung vor, einerseits die von MURBECK und BÖÖS, andererseits diejenige STRASBURGER's. Wenn der letzten Schilderung richtig ist, dass es die von Anfang an stark hervortretende axile EMZ ist, welche ohne Reduktionsteilung zu einem Embryosack auswächst, so ist obligate Apogamie die einzige denkbare Möglichkeit, denn die seitlich gestellten Archesporzellen teilen sich ebenfalls ohne Reduktionsteilung und haben eine noch ausgesprochenere somatische Natur als die axilen; sie machen überhaupt kein Synapsisstadium durch. Nach MURBECK's und BÖÖS' Darstellung, die mir überzeugender scheint, ist es eine dieser seitlich gestellten Zellen, die den Embryosack liefern, und die axile EMZ wird, ohne sich zu teilen, verdrängt. Auch in diesem Fall muss daher obligate Apomixis eintreten. In Wirklichkeit jedoch dürfte diese Erscheinung, dass der Embryosack ihren Ursprung nicht von der ordentlichen EMZ, sondern von einer innerhalb des sporogenen Gewebes liegenden vegetativen Zelle nimmt, als eine Art Aposporie betrachtet werden können und die Verdrängung der axilen EMZ kann mit der Verdrängung des sexuellen Embryosacks bei dem aposporen *Hieracium flagellare* verglichen werden. Ein Unterschied liegt jedoch darin, dass bei letzterer Pflanze die sexuelle Entwicklung weiter fortschreitet als bei *Alchemilla*; das Resultat bleibt jedoch dasselbe, nämlich obligate Apomixis.

Indessen sind Angaben vorhanden, dass es auch fakultativ sexuelle *Alchemilla*-Formen geben soll. Ich denke an die von STRASBURGER (1904) untersuchten Hybriden zwischen der sexuellen *A. pentaphylla* und gewissen zur Gruppe *Alpinae* gehörenden sexuellen Arten und zwar zunächst auf die von ERNST (1918) und WINKLER (1920) diskutierten bunten Abkömmlinge der Verbindung *A. glacialis* $\times$ *pentaphylla*; die von BUSER als Bastarde gedeuteten Zwischenformen dieser Arten sollen nach STRASBURGER apogame Keimbildung haben. WINKLER (1920) diskutiert ausführlich das Verhältnis der Apomixis zum Polymorphismus im vorliegenden Fall. Die embryologischen Untersuchungen, die STRASBURGER an den betreffenden Formen vorgenommen hat, sind, wie auch WINKLER betont, allzu wenig umfassend, als dass man sichere Schlussfolgerungen in bezug auf das erste Auftreten der apomiktischen Fortpflanzungsweise bei Abkömmlingen dieses Bastards ziehen könnte. Mehrere Möglichkeiten sind jedoch denkbar. Diejenigen, die in meinen Augen den grössten Anspruch auf Wahrscheinlichkeit machen können, sind folgende Annahmen: erstens, dass die Apomixis bei der F_1 -Generation in obligater Form hervorgetreten ist, und dass dieser F_1 -Bastard späterhin durch Klonmutation die übrigen Zwischenformen erzeugt hat, und zweitens, dass der F_1 -Bastard in Übereinstimmung mit *Hieracium aurantiacum* (mit befruchtungstauglichem Pollen) und *H. excellens* (mit befruchtungstauglichen Eiern) nur mit fakultativer Apomixis ausgestattet

war und durch neue Befruchtungsvorgänge die übrigen Mittelformen erzeugte. Bei *Alchemilla* könnte man sich partiell sexuelle Samenanlagen auf die Weise vorstellen, dass die axile Zelle ihre Fähigkeit bewahrt hat, nach Reduktionsteilung sexuelle Embryosäcke zu entwickeln, aber dass diese gleichzeitig mit denjenigen apomiktischen Embryosackanlagen zu konkurrieren hatte, die von den somatisierten sporogenen Zellen stammten. Vielleicht war eine solche fakultative Apomixis schon bei dem einen der Eltern und zwar bei *Alchemilla glacialis* vorhanden, die der Gruppe *Alpinae* angehört, innerhalb welcher Gruppe die meisten untersuchten Arten sich als apomiktisch erwiesen haben.

Die Formenbildung bei den übrigen apomiktischen Gruppen dieser Gattung, z. B. bei der Gruppe *Vulgares*, können als auf ähnliche Weise entstanden gedacht werden, also entweder durch vegetative Mutationen von älteren, obligat apomiktischen, hybriden F_1 -Klonen, oder aber durch die Erzeugung apomiktischer Klone durch Befruchtungsprozesse, bei denen entweder normalsexuelle Arten, oder auch Formen mit fakultativ sexuellen Samenanlagen oder partieller Pollenfertilität beteiligt gewesen waren. Als Leitung bei der Entscheidung dieser Frage könnte man einerseits an pflanzengeographische und andererseits an zytologische Verhältnisse denken. Dass die Kenntnis der geographischen Verbreitung der verschiedenen Formen für diese Frage von grossem Gewicht ist, hat MURBECK (1897, 1901) hervorgehoben. Könnte man innerhalb einer Artgruppe von *Alchemilla* mit obligater Agamospermie Formen nachweisen, die auf Grund ihrer unbedeutenden Verbreitung als verhältnismässig junge Endemismen betrachtet werden müssen, so müssen diese Formen als durch Klonmutation entstanden angesehen werden. Eine Artgruppe mit ausschliesslich obligat apomiktischer Fortpflanzungsweise und experimentell nachgewiesener vollständiger Pollensterilität (MURBECK 1901) scheint der *Alchemilla vulgaris*-Komplex zu sein. Dazu kommt, dass innerhalb dieser Gruppe sexuelle Arten ganz fehlen. Auf Grund dieser Umstände kann man also von dem Vorkommen sekundärer Kreuzungen ganz und gar absehen. Könnte man nun hier das Vorkommen von Formen mit sehr geringer Verbreitung nachweisen, so muss man annehmen, dass diese Formen in später Zeit durch vegetative Mutation aus andern zur selben Gruppe gehörigen Klonen entstanden sind, und die Lösung des Artbildungsproblems wäre innerhalb dieser Gruppe leichter als bei *Archieracium*, wo noch heute rein sexuelle Formen zu finden sind. Es scheint jedoch, dass solche Lokalformen bis jetzt noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden konnten. Die ausführlichste pflanzengeographische Arbeit über diese Formengruppe scheint diejenige von LINDBERG zu sein: Die nordischen *Alchemilla vulgaris*-Formen und ihre Verbreitung, Helsingfors 1909. Aus dieser Arbeit erfährt man jedoch, dass keine von den betreffenden 15 Arten in Fennoskandia endemisch ist, sondern dass sie alle in dieses Gebiet eingewandert sind (S. 161). Hier scheint somit ein grosser Unterschied zwischen diesen *Alchemillae* und den Elementararten der *Caninae*-Rosen und des *Archieracium* zu bestehen, denn die meisten nordischen Sippen der letzteren Verwandtschaftskreise sind endemische Lokalformen. Die Prüfung der Annahme des Vorkommens von Embryomutationen innerhalb der *Alchemilla vulgaris*-Gruppe unter Benutzung der bis jetzt von pflanzengeographischer Seite vorliegenden Untersuchungen scheint somit negative Resultate zu zeitigen.

Die Frage könnte jedoch aufgeworfen werden, ob innerhalb des betreffenden Formenkreises nicht Rassen existieren, die einen noch niedrigeren systematischen Rang einnehmen, als die BUSER'schen Arten. In LINDBERG's erwähnter Arbeit finden wir Aussprüche, die eine solche Vermutung bestärken: »Es ist freilich wahr, dass sie (die BUSER'schen Arten) in auffallendem Grade konstant sind, doch haben die meisten derselben solche Variationen aufzuweisen, die weder von der Exposition des Standortes, der Feuchtigkeit desselben oder anderen ähnlichen Umständen direkt hervorgerufen sein können« (S. 36). LINDBERG gibt mehrere Beispiele für solche Variationen, welche sich auf den Grad der Behaarung der Blätter und der Kelchbecher und auf die Form und Zahnung der Blätter beziehen können. Andere Angaben dieser Art scheinen aber nicht vorzuliegen. Es wäre jedoch denkbar, dass verschiedene derartige Formen, wenn ihre Existenz wirklich nachgewiesen ist, Lokalformen sind und deshalb als Klonmutationen betrachtet werden könnten.

Halten wir uns jedoch nur an die bisher beschriebenen BUSER'schen Arten der obligat apomiktischen *Vulgaris*-Gruppe, so geben uns die pflanzengeographischen Gesichtspunkte keinerlei sichere Richtlinien für die Erklärung ihrer Entstehung, ein Umstand auf den schon MURBECK (1904, S. 295—296) hingewiesen hat. Auf Grund der weiten Verbreitung, die die meisten dieser Arten besitzen, muss man annehmen, dass die Zeit ihrer Entstehung recht weit zurück liegt. Sind sie direkte Produkte alter Befruchtungsprozesse oder sind sie durch vegetative Mutation aus einem oder einer geringen Anzahl hybrider Klone entstanden? Eine Entstehung in ersterer Weise wird von BÖÖS (1917, S. 76) angenommen. Er ist nämlich der Meinung, dass die ganze durch Kreuzung verursachte Polymorphie schon vorhanden war, als die Apomixis eintrat und die zahlreichen, vorher sexuellen Bastardkombinationen in Klone verwandelte. BÖÖS fügt hinzu: »Es ist ersichtlich, dass auf diese Weise der viel umstrittene Polymorphismus bei den parthenogenetischen Pflanzen entstanden ist, wenn sie sich vorher durch Kreuzbefruchtung fortpflanzten«. Für *Rosa* und *Archieracium* wenigstens kann diese Betrachtungsweise jedoch, wie oben hervorgehoben wurde, aus zytologischen und pflanzengeographischen Gründen nicht akzeptiert werden, denn die Chromosomengarnituren der diesen Pflanzengruppen zugehörenden, häufig lokalen Elementararten zeigen, dass letztere hier vegetative Abkömmlinge von zytologischen F_1 -Bastarden sind, und dass sie nicht entstanden sein können, ehe die obligate oder fast obligate Agamospermie ausgelöst wurde, sondern erst nach diesem Ereignis. Eine derartige Beweisführung kann jedoch nicht bei den Kleinarten der *Alchemilla vulgaris*-Gruppe angewandt werden, einerseits darum, weil, wie oben erwähnt, eine noch jetzt fortdauernde Artbildung nicht nachgewiesen werden konnte, andererseits, weil die Chromosomengarnitur bei diesen Formen nach STRASBURGER's (1905, S. 96) Untersuchungen vollständig regelmässig ist (in den PMZ 32 Doppelchromosomen wie bei den sexuellen *A. pentaphylla* und *A. glacialis*) und weil auch die meiotischen Teilungen der PMZ in den Fällen, wo die Entwicklung so weit geht, im allgemeinen regelmässig verlaufen (im Gegensatz zu den ebenfalls tetraploiden apogamen *Archieracium*-Arten). Der Chromosomengarnitur dieser *Alchemilla*-Formen fehlen die charakteristischen, bei neuem Befruchtungsprozess verschwindenden Merkmale, welche die F_1 -Generationen einer Kreuzung

zwischen zwei ungleichchromosomigen Gameten kennzeichnen. Man kann daher die zytologischen Verhältnisse bei der *Vulgaris*-Gruppe nicht als Indikator dafür verwenden, dass ihre Elementararten einen auf vegetativem Wege erzeugten Abkömmling von F_1 -Bastarden repräsentieren. Natürlich können sie gerade auf diese Weise entstanden sein, und zwar durch Klonmutationen aus einer alten Kreuzung zwischen gleichchromosomigen Arten oder Gameten, aber dieses geht nicht direkt aus der Beschaffenheit der Chromosomengarnitur hervor.

Von zytologischer Seite liegen also keine direkten Hindernisse für die Annahme der Hypothese von BÖÖS vor, dass die apomiktische Embryobildung bei der Artbildung innerhalb dieser Gruppe das letzte Moment ist, und daher erst eingetreten ist, nachdem die ganze Polymorphie auf sexuellem Wege zustande gekommen war. Doch erscheint ein solcher Eintritt der Polymorphie und der vollständigen Pollensterilität bei den verschiedenen Typen einer sexuellen Nachkommenschaft, die jüngere Bastardgenerationen repräsentiert, recht schwerverständlich, und man fragt sich, was die direkte Ursache für die Auslösung dieser Erscheinungen in so spätem Stadium, dass die Polymorphie schon durch zahlreiche sexuelle Neukombinationen erzeugt ist, sein könne. Etwas leichter verständlich wird die Entwicklung, wenn wir uns denken, dass die Agamospermie partiell schon bei den ersten Bastardgenerationen auftrat, und dass auf diese Weise fakultativ sexuelle Arten, wie es innerhalb der *Pilosella*-Gruppe der Fall ist, zur Vermehrung der Polymorphie beigetragen haben. Dass eine solche partielle Sexualität auch bei diesen *Alchemilla*-Formen von embryologischem Gesichtspunkte aus denkbar ist, habe ich oben hervorgehoben (S. 366). Auch in diesem Falle wäre die obligate apomiktische Embryobildung und die vollständige Pollensterilität bei der Artbildung das letzte Moment. Da indessen in der betreffenden *Alchemilla*-Gruppe gegenwärtig nicht nur die rein sexuellen, sondern auch die fakultativ sexuellen Formen vollständig fehlen, sehe ich es nicht für ausgeschlossen an, dass auch hier die Elementarartbildung durch vegetative Mutationen in Klonen, die einen gemeinsamen Ursprung haben, vor sich gegangen ist. Obgleich es zytologisch nicht bewiesen werden kann, so ist es doch durchaus nicht undenkbar, dass der ursprüngliche Klon ein Kreuzungsprodukt von F_1 -Generation darstellte, und zwar zwischen zwei gleichchromosomigen Arten. Sollten endemische Lokalformen innerhalb dieser Gruppe nachgewiesen werden können, so erscheint diese Erklärung der Entstehungsweise der Elementararten als die allerwahrscheinlichste.

Antennaria.

Wenn für *Alchemilla* hervorgehoben wurde, dass man aus den bekannten zytologischen und pflanzengeographischen Daten gegenwärtig keinen bestimmten Anhalt zur Beurteilung der Entstehungsweise der Polymorphie gewinnen kann, so gilt dieses in noch höherem Grade für die Gattung *Antennaria*. Nur eine einzige apogame Art dieser Gattung ist embryologisch und zytologisch untersucht worden (JUEL 1900), aber auf experimentellem Wege ist bei weiteren 7 Arten Apomixis konstatiert worden (LEAVITT & SPALDING 1905) und erscheint

wahrscheinlich auch für andre Formen, deren weibliche Pflanzen Frucht anzusetzen scheinen in solchen Gebieten, wo männliche Pflanzen fehlen.

Da die untersuchte *A. alpina*, nach JUEL, eine tetraploide Form sein soll ($2x = 52?$), kann man aus ihrer Chromosomengarnitur nicht mit Sicherheit folgern, dass ein F_1 -Klon vorliegt. Jedoch befinden sich auch die rein systematischen und pflanzengeographischen Studien über die Elementararten innerhalb dieser polymorphen zirkumpolaren Verwandtschaftsgruppe noch in ihrem Anfangsstadium. Ein Unterscheidungsmerkmal gegenüber den übrigen apomiktischen Gattungen bietet *Antennaria* dadurch, dass die meisten Mikrospezies der *Alpina*-Gruppe sexuell gebliebene Parallelformen zu haben scheinen (siehe WINKLER 1920, S. 178), was gegebenenfalls das Artbildungsproblem zu einem noch verwickelteren macht. Ehe die systematische, floristische und zytologische Bearbeitung der betreffenden Formengruppe weiter vorgeschritten ist, halte ich es für verfrüht, die Entstehungsweise der Elementararten bestimmen zu wollen. Ich will mich hier nur gegen einen Ausspruch von WINKLER (1920) richten, der neulich auf interessierende Weise die Daten zusammengestellt hat, die für die Lösung des Problems von Bedeutung sind. Dieser Forscher scheint mir nämlich auf allzu geschwinde Weise eine von den wichtigsten Methoden abzufertigen, in welcher neue Kleinarten innerhalb agamospermer Pflanzengruppen zustande kommen können. So erachtet er die Möglichkeit, dass ein Abkömmling eines F_1 -Klons noch nachträglich durch vegetative Mutation vielkörmig werden könne, nicht für wert, dass man mit ihr rechne, da dieselbe »nichts erklären, sondern nur eine Umschreibung der Tatsachen bedeuten würde.« Fasst man jedoch den vegetativen Mutationsprozess als eine Abspaltung rezessiver (oder dominanter) Kombinationen von einem heterozygotischen Individuum auf, welche Erscheinung durch genotypische Veränderungen in einem Chromosom der somatischen Garnitur in den Ursprungszellen des apomiktisch entstandenen Embryos bedingt ist, braucht ja die vegetative Mutation nicht als eine Phrase angesehen zu werden, die nur die Tatsachen umschreibt, sondern es wird dadurch sowohl eine sicherlich wichtige Voraussetzung für die Entstehung der Polymorphie (die auf Bastardierung beruhende Heterozygotie), als auch die Art und Weise des Hervortretens der neuen Formen gegeben. Viele Fälle vegetativer Mutation sind ja doch genetisch studiert (Sprossmutationen), und auch solche Fälle, die als Embryomutationen aufgefasst werden müssen, sind experimentell nachgewiesen (*Hieracium*). Eine andre Sache ist, dass die Ursache der genotypischen Veränderungen in gewissen Chromosomen nicht bekannt ist, aber dieses ist ja ein spezielles Problem, dessen Lösung keine Einwirkung auf das Faktum hat, dass neue Formen auf die geschilderte Weise entstehen können.

Rubus.

Innerhalb dieser Gattung ist apomiktische Embryobildung freilich noch nicht nachgewiesen, weder mit embryologisch-zytologischen Methoden noch auch mittels Kastrierungsverfahrens, aber die Resultate, die LIDFORSS bei seinen Kreuzungsversuchen mit gewissen *Rubus*-Arten erhalten hat, können schwer-

lich auf andre Weise gedeutet werden, als dass auch hier irgend eine Form von Agamospermie vorliegt.

Wie in der Gattung *Rosa* ist es auch in der grossen Gattung *Rubus* nur eine Sektion oder Subgenus, innerhalb welcher man bis jetzt mit apomiktischer Embryobildung zu rechnen hatte, nämlich bei den *Eubati*, den Brombeeren. Diese Untergattung gleicht in mehr als einer Hinsicht der *Canina*-Sektion. Bei keiner anderen Untergattung der *Rubi* begegnet man einer solchen Vielgestaltigkeit. Hunderte oder Tausende lokaler Kleinarten sind beschrieben worden. Soweit sie darauf hin geprüft worden sind, haben sie fast alle, sowie die *Caninae*-Rosen, schlechten Blütenstaub gezeigt. Nach FOCKE (1920) sind es nur ungefähr ein halbes Dutzend Arten, u. a. *R. caesi*us, die wohlausgebildete Pollenkörner haben. Diese Formen haben jedoch in der *Canina*-Sektion kein entsprechendes Gegenstück. Gleich letzterer entwickelt auch die Untergattung *Eubatus* in Europa die grösste Artensplitterung. Sie hat in der Alten Welt beinahe dieselbe Verbreitung wie die *Canina*-Sektion, jedoch durchquert *R. caesi*us das südliche Sibirien, und vereinzelte Repräsentanten der Gruppe sind auch in Abessinien und Nordwest-Indien eingedrungen. Die Untergattung ist aber auch im Gegensatz zur *Canina*-Sektion von mehreren Arten in sowohl Nord- als Südamerika vertreten. FOCKE (1914, S. 10) stellt sich vor, dass die Trennung der amerikanischen Artenreihe von der altweltlichen erst in geologisch später Zeit erfolgt sein muss und nur durch Vordringen zirkumpolarer Gletscher nach beiden Kontinenten erklärt werden kann. Wie ich in Kap. 4, S. 307 ausführlicher erwähnt habe, nimmt FOCKE an, dass während der gegen Ende des Pliozänzeitalters eintretenden Abkühlung grosse Verschiebungen der Verbreitungsbezirke der damaligen europäischen Brombeerarten stattgefunden haben, wodurch vermehrte Grundbedingungen für Bastardierung entstanden sind. Die zahlreichen jetzigen Arten mit schlechtem Pollen sieht er als von derartigen pliozänen Kreuzungsprodukten herstammend an, welche durch grössere Widerstandsfähigkeit besser als ihre Stammarten ausgerüstet waren, um die klimatische Depression der Eiszeit ertragen zu können. Wie aus Kap. 4 hervorgeht, haben zytologische, systematische und pflanzengeographische Daten mich zu ganz derselben Auffassung geführt betreffs der Vorgeschichte der hybriden *Canina*-Sektion.

Als Erklärung für die Polymorphie der Brombeeren nimmt FOCKE hauptsächlich Kreuzungsprozesse an. »Die Kleinarten der Brombeeren entsprechen durchaus denen der Gartengewächse«. Er wendet zwar auch die Bezeichnung Mutation an, bezeichnet jedoch damit stärker hervortretende Formen in der sexuellen Nachkommenschaft hybrider Spezies und fasst mithin diese Erscheinung in derselben Weise auf, wie man heutzutage die *Oenothera*-»Mutationen« betrachtet. »Die Zwischenarten und Abkömmlinge von Hybriden sind es, welche nach den Erfahrungen der Gärtner zahlreiche 'sprungweise' auftretende Abänderungen, sogenannte »Mutationen« entstehen lassen. Die Mutationen sind von vornherein durch mehrere minutiöse Merkmale verhältnismässig scharf getrennt, erscheinen daher den auf *Rubus* eingelernten Lokalflorenten als gut kenntliche »Arten« (S. 12). Als einen Faktor für die Entstehung neuer Formen will FOCKE, wie es scheint, auch die »Variation durch veränderte Lebensbedingungen« rechnen.

Von äusserordentlicher Wichtigkeit für die Frage nach dem Verlauf der Artbildungen in der europäischen Brombeerengruppe sind die in grossem Massstabe vorgenommenen experimentellen Versuche von LIDFORSS (1905, 1907, 1914). Diese haben gezeigt, dass die Brombeeren insofern eine ausgesprochene Neigung zur Bastardbildung haben, als auch zwischen Arten, die in morphologischer Beziehung tiefgehende Differenzen zeigen, fruchtbare Bastarde gebildet werden können (1914, S. 1). Als besonders interessant muss der Umstand bezeichnet werden, dass LIDFORSS als Resultat gewisser Kreuzungen einige vorher als spontane Arten beschriebene Formen erhielt. So erhielt er z. B. *R. acutus* LINDEB. durch Kreuzung zwischen *caesius* und *acuminatus* und auf dieselbe Weise *R. Wahlbergii* ARRH. indem er *caesius* mit *thyrsanthus* verband, sowie auch *R. bahusiensis* SCHEUTZ durch Hervorbringung des Bastards *caesius* × *plicatus*. Wenigstens die beiden letzteren Formen, *Wahlbergii* und *bahusiensis*, treten in der Natur ebenso konstant auf wie andere gute Arten. (LIDFORSS 1907, S. 40.) Da die erhaltene Kreuzungsprodukte ausserdem völlig fértil waren, hat LIDFORSS (1907, S. 40—41) aus diesen Versuchen die Schlussfolgerung gezogen, dass ein grosser Teil der schwedischen, zu der *Corylifolii*-Gruppe gehörenden Arten durch Bastardierungsprozesse entstanden sind. In seiner letzten Abhandlung (1914) zählt er eine Menge weiterer Beispiele für diese Erscheinung auf. Er findet auffallende Relationen zu längst bekannten wildwachsenden Arten nicht nur bei Bastarden zwischen *caesius* und Formen der *Corylifolii*-Gruppe und bei Bastarden zwischen *caesius* mit schwarzfrüchtigen Nicht-*Corylifolii*, sondern auch, wenn er zwei Spezies der letzteren Gruppe verbindet, und bei Tripelbastarden. Er spricht hier die Ansicht aus, dass der grösste Teil der jetzigen Brombeerflora wahrscheinlich durch Spezieskreuzungen entstanden ist.

Es ist wohlbekannt, dass LIDFORSS bei den Brombeerarten ebenfalls »Mutationserscheinungen« gleich denen bei *Oenothera Lamarckiana* gefunden hat. »Bei Aussaat von Samen aus geselbsteten Blüten haben die meisten darauf geprüften Brombeerarten eine Anzahl abweichender Formen erzeugt, welche in den untersuchten Fällen ihren neuen Typus auf die Nachkommenschaft unverändert übertragen haben« (1914, S. 9). Solche erbliche Neuheiten wurden bei ungefähr einem Dutzend altbekannter Arten erster oder zweiter Wertstufe, die auch meistens eine grosse geographische Verbreitung besitzen, konstatiert. Die Abänderungen umfassen alle Organe und gehen in allen Richtungen. Ausser Aberranten, die niemals Blüten produzieren, und solchen, deren Blüten gänzlich steril sind, kommen auch Neubildungen vor, die in bezug auf Fertilität und Widerstandsfähigkeit gegen Kälte und Schmarotzer der Mutterart durchaus ebenbürtig zu sein scheinen. Diese konstanten Abänderungen werden von LIDFORSS in seiner letzten Arbeit (1914, S. 13) nicht als echte Mutationen, sondern als Nachwirkungen einer einmal stattgefundenen Kreuzung aufgefasst, er gibt somit dieselbe Deutung, die man den *Oenothera*-»Mutanten« gegeben hat. Nach LIDFORSS liegen daher keinerlei prinzipielle Unterschiede zwischen den beiden Arten von Artbildung, die er bei den Brombeeren konstatiert hat, vor, d. h. durch Bastardierung und durch »Mutation«. Mutationen sind nur auf sexuellem Wege abgespaltene Neukombinationen eines hybridogenen Typus, der schon durch eine im Laufe vieler Generationen stattgefundene Auslese zu

einer relativ stabilen Spezies herangebildet worden ist. Auf ein solches Stabilwerden der durch Artkreuzung entstandenen Typen deuten LIDFORSS eigene Bastardierungsversuche hin. Er fand nämlich, dass die oft sehr grosse Vielgestaltigkeit, die in der F_2 -Generation seiner Artkreuzungen zu finden war, in den folgenden Generationen dadurch erheblich abnahm, dass bei Selbstbefruchtung gewisse Typen der F_2 -Generation beibehalten wurden und in dieser Weise mehr oder weniger scharf umschriebene Gruppen zustande kamen. Er stellt sich auch vor (1914, S. 11), dass die scheinbare Konstanz mancher »guter« Brombeerarten zu gutem Teil dadurch zustande kommt, dass in der Natur schwache abgespaltene Neukombinationen von den typischen Formen überholt und verdrängt werden. Die Heterozygotnatur der wildwachsenden »guten Spezies« sind übrigens dadurch manifestiert, dass die F_1 -Generation der meisten Artkreuzungen vielförmig ist.

Die sehr grosse Bedeutung, die Bastardierungsvorgänge sowohl in früheren Zeiten als auch noch jetzt für die Artbildung der Brombeere besitzen, dürfte demgemäss über allen Zweifel erhoben sein. Wie verhält es sich nun aber mit dem Vorkommen apomiktischer Embryobildung (Agamospermie) innerhalb dieser *Rubus*-Gruppe? Wie erwähnt, gelang es LIDFORSS nicht, jemals nach der Kastrierung Fruchtausatz zu erhalten, auch ist bis jetzt die Agamospermie mit embryologisch-zytologischen Methoden auch nicht nachgewiesen worden. Die Schlussfolgerung, dass trotzdem irgend eine Art geschlechtsloser Embryobildung bei der Brombeere vorliegt, hat er aus dem Umstande gezogen, dass bei künstlicher Kreuzbefruchtung neben echten Bastarden fast regelmässig sog. falsche Bastarde auftreten; diese stimmen meist mit der Mutterpflanze vollkommen überein und lassen auch nicht den geringsten Einschlag von der Vaterpflanze wahrnehmen. Sie liefern immer eine durchaus einheitliche Nachkommenschaft ohne die geringste Spur von Spaltungserscheinungen (1914, S. 1—2). Das quantitative Verhältnis zwischen echten und falschen Bastarden schwankt bei verschiedenen Kreuzungen. Bei gewissen Verbindungen erhielt LIDFORSS echte und falsche Bastarde in ungefähr gleicher Anzahl, in andern Fällen aber ausschliesslich oder nahezu ausschliesslich falsche Bastarde. Von den geprüften Arten verhielt sich nur *R. tomentosus* abweichend, insofern als diese Art, wenn sie mit Pollen einiger anderer Spezies befruchtet wurde, nur echte Bastarde lieferte. Interessant ist es, dass diese Art den wenigen Brombeerarten angehört, die normalen, gleichkörnigen Blütenstaub haben, und die von FOCKE (1914, S. 11) als ziemlich unveränderte tertiäre Spezies bezeichnet werden. Man muss jedoch gleichzeitig darauf hinweisen, dass *R. caesius*, der auch normalen Blütenstaub hat, bei der Befruchtung mit dem Pollen gewisser anderer Arten ausschliesslich falsche Bastarde liefert.

LIDFORSS (1914, S. 2) denkt sich, dass die falschen *Rubus*-Bastarde »entweder durch Pseudogamie im Sinne FOCKE's oder durch Merogonie (mit Zerstörung des männlichen Sexualkerns) entstanden sind«. BAUR (1914, S. 245—276) und ERNST (1918, S. 392—394) sind der Meinung, dass die metromorphen Bastarde am besten durch die Annahme zu erklären sind, dass bei den Brombeerarten, wie bei dem teils aposporen, teils sexuellen *Hieracium excellens* zweierlei Eizellen vorkommen, nämlich normale, befruchtungsbedürftige (haploide), aus denen bei Fremdbestäubung Bastarde hervorgehen, und zweitens partheno-

genetische (diploide) Eizellen, die sich aber bei *Rubus* nur pseudogam entwickeln, nur auf den Bestäubungsreiz hin, und die daher auch bei Fremdbefruchtung rein mütterliche Nachkommen geben. WINKLER (1908, S. 48; 1920, S. 171) hat mit Recht darauf hingewiesen, »dass neben einer durch die Bestäubung ausgelösten Parthenogenese ebensogut etwa Nuzellarembryonie als vorhanden angenommen werden könne«.

Es ist nicht meine Absicht, hier die Frage nach der Entstehungsweise der falschen *Rubus*-Bastarde zu diskutieren. Ich hoffe nämlich in Zukunft Gelegenheit dazu zu haben, da ich eine zytologische Untersuchung einer Anzahl Arten dieser Gattung begonnen habe. Wie die hier wahrscheinlich vorhandene Agamospermie zustande kommt, hat auch keinerlei Bedeutung für die vorliegende Fragestellung, denn, wie ich schon betont habe, ist kein Anlass vorhanden, gegen die Schlussfolgerungen zu opponieren, zu denen LIDFORSS auf Grund seiner Versuche gekommen ist, in betreff der Bedeutung der Bastardierungen für die Artbildung der Brombeere.

Wie schon BAUR und ERNST hervorgehoben haben, weist die *Rubus*-Gruppe in bezug auf die Ergebnisse der experimentellen Erbliehkeitsuntersuchungen grosse Ähnlichkeit mit der *Pilosella* Gruppe der Gattung *Hieracium* auf. Man vergleiche z. B. das Resultat der OSTENFELD'schen Kreuzung *H. excellens* ♀ × *aurantiacum* ♂ (20 Individuen von typischem *H. excellens* und 6 Bastarde) mit der F₁-Generation des von LIDFORSS hergestellten Bastards *R. nemoralis* var. *acuminatus* ♀ × *R. caesi*us var. *glandulosus* ♂ (ungefähr 25 Individuen von reinem *R. acuminatus* und 5 Bastarde). Es scheint jedoch ein bemerkenswerter Unterschied zwischen der Fortpflanzungsweise der echten Bastarde innerhalb dieser beiden Pflanzengruppen zu herrschen. Während die unter einander ungleichen F₁-Individuen der *Hieracium*-Bastarde sich in grosser Anzahl als agamosperm erweisen, so wie auch ihre Eltern, und infolge dessen Ausgangspunkte für neue Klone (Elementararten) bilden, so traf bei sämtlichen Versuchen von LIDFORSS der Umstand ein, dass die F₁-Individuen der echten Brombeerbastarde bei Selbstbefruchtung alle eine vollständige sexuelle Spaltung aufweisen und daher alle zusammen eine oft überaus vielförmige F₂-Generation hervorbringen. Unter etwa 300 F₂-Individuen aus der Verbindung *R. polyanthemus* × *R. Bellardii* fanden sich z. B. nicht zwei, die einander ganz gleich gewesen wären, und von den erhaltenen zahlreichen F₂-Individuen aus der Kreuzung *R. caesi*us × *Wahlbergii* stimmte nicht ein einziges völlig mit der Mutterpflanze überein. Dieser Umstand ist in zweierlei Hinsicht interessant. Erstens ist dieses, wie es scheint, vollständige Aufheben der Fähigkeit apomiktischer Embryobildung bei Bastarden in genetischer Hinsicht interessant. OSTENFELD hat gezeigt, dass die Anlage zu Aposporie sogar durch das Pollen des *Hieracium aurantiacum* auf den Bastard dieser Spezies mit dem rein sexuellen *H. auricula* (1910, S. 259) vererbt werden kann. Es wird nur ein einziger Fall genannt, wo der Abkömmling einer Kreuzung zwischen zwei aposporen Arten (*H. pilosella* × *aurantiacum*, 1910, S. 257) ausschliesslich sexuelle Reproduktionsfähigkeit hatte, aber in diesem Falle wurde die ganze F₁-Generation nur durch ein Individuum repräsentiert, das nicht apospor und selbststeril war, aber mit *H. pilosella* rückgekreuzt werden konnte. Bei den übrigen Kreuzungen bestand die F₁-Generation ausser aus selbststerilen, nicht aposporer Individuen auch

aus solchen mit voll entwickelter aposporer Fortpflanzungsfähigkeit. Es scheint mir daher sehr bemerkenswert, dass, nach den LIDFORSS'schen Versuchen zu urteilen, niemals ein Anzeichen agamospermer Fortpflanzungsfähigkeit bei den F_1 -Individuen der *Rubus*-Kreuzungen bemerkt werden kann, obgleich in sämtlichen Fällen (ausser einem) beide Elternarten bei verschiedenen Pollinationsversuchen ihre Fähigkeit bewiesen haben, in reichlicher Menge falsche Bastarde zu erzeugen. Dass nicht nur Selbstbefruchtung dieser F_1 -Bastarde ein derartiges Resultat liefert, sondern auch Befruchtung mit dem Pollen einer fremden Art, zeigen die von LIDFORSS gezüchteten Tripelbastarde von dem Typus ($B \text{ ♀} \times C \text{ ♂}$) $\text{♀} \times A \text{ ♂}$, wo beide zu dem F_1 -Bastard gehörenden Eltern solche fakultativ agamosperme Arten sind. In diesem Falle wurden lauter echte Bastarde erhalten, die aber stets eine grosse Ähnlichkeit mit den männlichen Eltern zeigten. »Falsche Bastarde scheinen auf diesem Wege überhaupt nicht gebildet zu werden« (1914, S. 8—9). Auch die Tripelbastarde weisen also darauf hin, dass die Fähigkeit apomiktischer Embryobildung bei diesen durch Kreuzung zweier partiell agamospermer Eltern erzeugten Bastarden verloren gegangen ist.

Aber auch in bezug auf die Artbildung ist diese Eigentümlichkeit von Gewicht — die neuen *Rubus*-Formen, die der Artkreuzung ihre Entstehung verdanken, können, wie man sieht, eben aus diesem Grunde nicht wie in der *Pilosella*-Gruppe sogleich, d. h. schon in der F_1 -Generation, durch vererbte Agamospermie fixiert und konstant werden, sondern erwerben erst in einer in Laufe mehrerer Generationen stattfindenden Auslese durch das Verschwinden der Heterozygoten auf rein sexuellem Wege ihre Konstanz. Die Annahme, dass einerseits die Artbildung wirklich nach diesen Richtlinien vor sich geht, und dass andererseits das Auftreten der falschen Bastarde wirklich auf der Fähigkeit apomiktischer Embryobildung beruhen, welche Fähigkeit bei einer neuen Artkreuzung verschwindet, führt, wie man sieht, zu einem eigentümlichen Widerspruch. Man kann nicht leicht die beiden Vorstellungen mit einander in Einklang bringen, dass einerseits bei jeder Neukreuzung die echten Bastarde und ihre Nachkommen für immer die Fähigkeit agamospermer Fortpflanzung verlieren sollten und dass andererseits die jetzigen Brombeerarten das Ergebnis solcher Kreuzungsprozesse sein sollen, denn diese Arten haben sich ja alle, soweit sie untersucht worden sind (mit Ausnahme von *R. tomentosus*), fähig erwiesen, falsche Bastarde zu erzeugen. Zur Aufklärung dieses dunklen Punktes wären neue Züchtungsversuche wünschenswert. Man darf hoffen, dass auch die zytologischen Untersuchungen dazu beitragen werden, Licht in dieses Artbildungsproblem zu bringen.

Es kann von Interesse sein, zu erwähnen, dass LIDFORSS (1907) auch einige eigentümliche Fälle vegetativer Sprossmutationen und ausserdem eine seiner Deutung nach vegetative Sämlingsmutante beschrieben hat. Die letztere ging aus der Kreuzung *R. insularis* $\text{♀} \times \text{caesius}$ ♂ hervor. Ihre Schwesterpflanzen waren alle falsche Bastarde (*R. insularis*) und da LIDFORSS nie einen echten Bastard in dieser Verbindung erhalten hat, und da der betreffende Strauch auch nicht im geringsten eine Annäherung an die Pollenpflanze (*R. caesius*) verrät, sieht er ihn als, gleich seinen Schwestern, auf geschlechtslosem Wege entstanden an (1907, S. 4—5).

Ich habe oben einen Versuch gemacht, unter Benutzung einer zytologischen Betrachtungsweise die wichtige Frage einer Prüfung zu unterziehen, in welcher Weise die Polymorphie innerhalb einiger grösserer agamospermer Verwandtschaftskreise zustande gekommen ist. Es hat sich dabei herausgestellt, dass die zytologischen Gesichtspunkte in einigen Fällen einen sicheren Anhalt für die Beurteilung dieser Frage geben können. Dass dies nicht bei allen oben besprochenen Pflanzengruppen der Fall gewesen ist, hängt teils davon ab, dass die zytologischen Verhältnisse bei einigen derselben nur unvollständig oder gar nicht bekannt sind, teils ist es aber darauf zurückzuführen, dass in gewissen Fällen aus den zytologischen Vorgängen keine bestimmten Schlussfolgerungen in bezug auf das betreffende Problem gezogen werden können. Das Ergebnis vorliegender Prüfung stimmt im grossen und ganzen mit Meinungen überein, welche früher von gewissen Forschern, die von ganz anderen Gesichtspunkten geleitet waren, ausgesprochen sind. So z. B. wird durch das Heranziehen einer zytologischen Betrachtungsweise die von u. a. RAUNKIÆR, MURBECK, OSTENFELD und SAMUELSSON (vgl. auch ERNST 1918, S. 599) vertretene Ansicht bestätigt, dass Mutationsprozesse vegetativer Art ein wichtiger Faktor beim Zustandekommen des Formenreichtums innerhalb apomiktischer Pflanzengruppen sein dürfte. Dass das Resultat zytologischer Untersuchungen in anderen Fällen mit der Anschauung über die Bedeutung der Bastardierungsvorgänge für die Entstehung der Polymorphie völlig übereinstimmt, spricht nur zu Gunsten der Anwendbarkeit zytologischer Methoden für die Lösung solcher Fragen. Es ist daher zu erwarten, dass eine bestimmtere Auffassung über die Formbildung innerhalb mehrerer agamospermen Verwandtschaftskreise soll erreicht werden können, wenn die zytologischen Vorgänge bei denselben näher analysiert worden sind.

Litteraturverzeichnis.

- AIGRET, CL., 1908. Les roses belges. Étude des formes observées en Belgique. — Bull. Soc. roy. Bot. Belg. Vol. 45.
- ALMQUIST, S., 1907. Studier öfver Bergianska trädgårdens spontana Rosaformer. — Acta Horti Bergiani. Bd. 4.
- , 1910. Skandinaviska former af *Rosa glauca* VILL. i Naturhistoriska Riksmuseum i Stockholm. Ark. f. Bot. Bd. 10.
- , 1911. Skandinaviska former af *Rosa Afzeliana* FR. sectio *glaucoformis* AT. — Ark. f. Bot. Bd. 10.
- , 1912. Skandinaviska former af *Rosa Afzeliana* FR. sectio *virens* och *virentiformis*. — Ark. f. Bot. Bd. 11.
- , 1916. Danmarks *Rosæ*. — Bot. Tidsskr. Kopenhagen. Bd. 34.
- , 1918. Die Gattung *Rosa* in C. A. M. LINDMAN, Svensk Fanerogamflora. — Stockholm.
- , 1919. Sveriges *Rosæ*. — Stockholm.
- , 1920. *Rosæ* Musei regni suecici in methodum naturalem redactæ. — Arkiv f. Bot. Bd. 16.
- , 1920 b. Svenska rosaflorans rekordpunkt, Hagbacken på Yxlan i Stockholms skärgård. — Ark. f. Bot. Bd. 16.
- BALLY, W., 1919. Die Gondronschen Bastarde zwischen *Aegilops*- und *Triticum*-Arten. Vererbung und Zytologie. — Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 20.
- BAUR, E., 1914. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Aufl. — Berlin.
- BEER, R., 1921. Notes on the cytology and genetics of the genus *Fuchsia*. — Journ. of Genetics. Vol. 11.
- BLACKBURN, KATHLEEN und HARRISON, J. W. H., 1921. The status of the British rose forms as determined by their cytological behaviour. — Ann. of Bot. Vol. 35.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1916. Die Föhrenregion der Zentralalpentäler, insbesondere Graubündens, in ihrer Bedeutung für die Florengeschichte. — Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 98. Jahresversamml., Schuls. II. Teil.
- BREMER, G., 1921. Een cytologisch onderzoek van eenige soorten en soortsbastaarden von het geslacht *Saccharum*. — Haag.
- BOOS, G., 1917. Über Parthenogenesis in der Gruppe *Aphanes* der Gattung *Alchemilla* nebst einigen im Zusammenhang damit stehenden Fragen. — Lunds Univ. Årsskrift. N. F. Avd. 2. Bd. 13. Nr. 4.
- , 1920. Der experimentelle Nachweis der Parthenogenesis in der Gruppe *Aphanes* der Gattung *Alchemilla*. — Bot. Notiser. Lund.
- CARANO, E., 1920. Nuove ricerche sulla embriologia delle *Asteraceae*. — Annali di Botanica. Vol. 15.
- CHRIST, H., 1873. Die Rosen der Schweiz. Basel.
- , 1884. Allgemeine Ergebnisse aus der systematischen Arbeit am Genus *Rosa*, — Bot. Centrabl. Bd. 18.

- COLE, RUTH D., 1917. Imperfection of pollen and mutability in the genus *Rosa*. — Bot. Gaz. Vol. 63.
- CORRENS, C., 1905. GREGOR MENDEL'S Briefe an CARL NÄGELI. — K. Sächs. Ges. Wiss. Bd. 29.
- CRÉPIN, F., 1869—1882. Primitiae Monographiae Rosarum. Matériaux pour servir a l'histoire des roses. — Extrait du Bull. Soc. roy. Bot. Belg.
- , 1889. Recherches sur l'état du développement des grains de pollen dans diverses espèces du genre *Rosa*. — Bull. Soc. roy. Bot. Belg. Vol. 28.
- , 1894. Rosae Hybridae. Études sur les roses hybrides. — Bull. Soc. roy. Bot. Belg. Vol. 33.
- DIELS, L., 1901. Die Flora von Central-China. — Englers bot. Jahrb. Bd. 29.
- DINGLER, H., 1906. Fakultative parthenogenetische Fortpflanzung bei *Rosa rubiginosa*. — Mitt. Nat. Ver. Aschaffenburg. Bd. 5.
- , 1907. Versuch einer Erklärung gewisser Erscheinungen in der Ausbildung und Verbreitung der wilden Rosen. — Mitt. Nat. Ver. Aschaffenburg. Bd. 6.
- , 1908. Neuere Beobachtungen in der Gattung *Rosa*. — Englers bot. Jahrb. Bd. 40.
- , 1912. Über *Rosa stylosa* Desv., ihre verwandtschaftlichen Beziehungen und ihre Androeceumzahlen. — Englers bot. Jahrb. Bd. 46.
- ERNST, A., 1917. Über den Ursprung der apogamen Angiospermen. — Vierteljahrsschr. naturf. Ges. in Zürich. Jahrg. 62.
- , 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre. — Jena.
- FALK, J. P., 1786. Beiträge zur topographischen Kenntnis des russischen Reiches. Bearbeitet von J. G. Georgi. — Kais. Akad. Wiss. II. St. Petersburg.
- FARMER, J. B. and DIGBY, L., 1910. On the cytological features exhibited by certain varietal and hybrid ferns. — Ann. of Bot. Vol. 24.
- FEDERLEY, H., 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Ein Beitrag zur Frage der konstanten intermediären Artbastarde und der Spermatogenese der Lepidopteren. — Zschr. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 9.
- , 1916. Chromosomenstudien an Mischlingen. 3. Die Spermatogenese des Bastards *Chaerocampa porcellus* ♀ × *elpenor* ♂. — Övers. Finska Vetensk.-Soc. Förh. Bd. 58. 1915—1916.
- FOCKE, W. O., 1881. Die Pflanzen-Mischlinge. — Berlin.
- , 1884. Über polymorphe Formenkreise. — Englers bot. Jahrb. Bd. 5.
- , 1898. Neue Beobachtungen über Artenkreuzung und Selbststerilität. — Abh. Naturwiss. Ver. Bremen. Bd. 14.
- , 1914. Species Ruborum. Monographiae generis rubi Prodrum. Pars III. — Bibliotheca Botanica. Stuttgart.
- , 1920. Alte vergehende und neue entstehende Pflanzenarten. — Abh. Naturwiss. Ver. Bremen. Bd. 24.
- FORENBACHER, A., 1914. Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Potentilla*. — Acad. Sci. et art. Slav. sud. Zagreb.
- GEERTS, J. M., 1909. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. — Rec. Trav. bot. Néerl. Bd. 5.
- , 1911. Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. — Ber. Deutsch. bot. Ges. Bd. 29.
- GATES, R. R., 1909. The behavior of the chromosomes in *Oenothera lata* × *gigas*. — Bot. Gaz. Vol. 48.
- , 1915. The mutation factor in evolution with particular reference to *Oenothera*. — London.
- GATES, R. R., und REES, E. M., 1921. A cytological study of pollen development in *Lactuca*. — Ann. of Bot. Vol. 35.

- GEORGI, J. G., 1775. Bemerkungen einer Reise im russischen Reich im Jahre 1772. Bd. 1. St. Petersburg.
- , 1800. Geographisch-physikalische und naturhistorische Beschreibung des russischen Reiches. III, 4. Königsberg.
- GMELIN, J. G., 1768. Flora Sibirica. III. St. Petersburg.
- HARRISON, J. W. H., 1921. The genus *Rosa*, its hybridology and other genetical problems. — Trans. nat. hist. Soc. Northumberland. Durham, and Newcastle-upon-Tyne. N. S. Vol. 5.
- HAASE-BESSELL, GERTRUD, 1916. Digitalisstudien I. — Zschr. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 16.
- , 1921. Digitalisstudien II. — Zschr. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 27.
- HEILBORN, O., 1921 a. Taxonomical and cytological studies on cultivated Ecuadorian species of *Carica*. — Ark. f. Bot. Bd. 17.
- , 1921 b. Notes on the cytology of *Ananas sativus* LINDL. and the origin of its parthenocarpy. — Ark. f. Bot. Bd. 17.
- HERIBERT-NILSSON, N., 1910. Iakttagelser öfver descendenterna af en spontan artbastard (*Lappa officinalis* L. $\times$ *tomentosa* L.). — Bot. Notiser. Lund.
- , 1918. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. — Lunds Univ. Årsskrift. N. F. Avd. 2. Bd. 14.
- HOLMGREN, I., 1919. Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 59.
- HURST, C. C., 1921. On the origin of the Moss-Rose. — Rep. British Assoc. Advanc. Sci. Edinburgh.
- IKENO, S., 1910. Sind alle Arten der Gattung *Taraxacum* parthenogenetisch? Ber. Deutsch. bot. Ges. Bd. 28.
- ISHIKAWA, M., 1916. A list of the number of chromosomes. — Bot. Magaz. Tokyo. Vol. 30.
- , 1921. On the chromosomes of *Lactuca* (A preliminary note). — Bot. Magaz. Tokyo. Vol. 35.
- JEFFREY, E. C., 1914. Spore conditions in hybrids and the mutation hypothesis of DE VRIES. — Bot. Gaz. Vol. 58.
- JOLLOS, V., 1914. Variabilität und Vererbung bei Mikroorganismen. — Zschr. Abst.- u. Vererbungslehre 12.
- JUEL, H. O., 1900. Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 33. No. 5.
- , 1905. Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichorieen. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 39. N:o 4.
- , 1918. Beiträge zur Blütenanatomie und zur Systematik der Rosaceen. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl. Bd. 58.
- KELLER, R., 1896. *Rosa gallica* L. $\times$ *R. Funzilli* BESS. — Ber. Schweiz. bot. Ges.
- , 1900. Die Gattung *Rosa* in ASCHERSON und GRÄBNER: Synopsis der Mitteleuropäischen Flora VI, 1. Leipzig.
- , 1904. Über den Formenkreis der *Rosa Beggeriana* SCHRENK. — Verhandl. bot. Ver. Prov. Brandenburg 46.
- KIHARA, H., 1919. Über zytologische Studien bei einigen Getreidearten, Mitteilung I. — Bot. Magaz. Tokyo. Vol. 33.
- , 1921. Über zytologische Studien bei einigen Getreidearten, Mitteilung III. — Bot. Magaz. Tokyo. Vol. 35.
- KOIZUMI, G., 1913. Conspectus Rosacearum Japonicum. — Journ. Coll. sci. imp. Univ. Tokyo. Vol. 34.
- KUWADA, Y., 1919. Die Chromosomenzahl von *Zea Mays* L. — Journ. Coll. sci. imp. Univ. Tokyo. Vol. 39.
- LEAVITT, R. G., and SPALDING, L. J., 1905. Parthenogenesis in *Antennaria*. — Rhodora. Bd. 7.

- LIDFORSS, B., 1905. Studier öfver artbildningen inom släktet *Rubus*. — Ark. f. Bot. 4.
- , 1907. Studier öfver artbildningen inom släktet *Rubus*. — Ark. f. Bot. 6.
- , 1919. Résumé seiner Arbeiten über *Rubus*. — Zschr. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 12.
- LINDBERG, H., 1909. Die nordischen *Alchemilla vulgaris*-Formen und ihre Verbreitung. — Acta Soc. Sci. Fennicae. Tom. 37. Helsingfors.
- LJUNGDAHL, HILDUR, 1922. Zur Zytologie der Gattung *Papaver*, Vorl. Mitt. — Svensk bot. Tidskr. Bd. 16.
- LUNDSTRÖM, E., 1909. Kastningsförsök med *Rosa*-former. — Svensk bot. Tidskr. Bd. 3.
- LUTZ, ANNE M., 1913. Triploid mutants in *Oenothera*. — Biol. Centralbl. Bd. 32.
- MARCHAL, E., 1920. Recherches sur les variations numériques des chromosomes dans la série végétale. — Mem. Acad. roy. Belg. Cl. sci. Sér. 2. Tome 4.
- MASTERS, M. T., 1867. On polliniferous ovules in a rose (*Rosa arvensis*). Journ. of Bot. 5.
- MATSSON, R., 1901. Die Gattung *Rosa* in NEUMAN, Sveriges Flora. Lund.
- , 1912. Till frågan om rosornas befruktning. — Svensk bot. Tidskr. Bd. 6.
- , 1915. Öfversikt af de nordeuropeiska formerna af *Rosa mollis* Sm. Svensk bot. Tidskr. Bd. 9.
- MATTHEWS, J. R., 1920. Hybridism and classification in the genus *Rosa*. — New Phytologist. Vol. 19.
- MEYER, J., 1815. Die Crataegomespili von Bronvaux. — Zschr. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 13.
- DE MOL W. E., 1921. De l'existence de variétés hétéroplôides de l'*Hyacinthus orientalis* L. dans les cultures hollandaises. — Arch. Néerland. sci. exact et nat. Sér. III B. Tome 4.
- MURBECK, Sv., 1897. Om vegetativ embryobildning hos flertalet Alchemillor och den förklaring öfver formbeständigheten inom släktet, som densamma innebär. — Bot. Notiser. Lund 1897.
- , 1901. Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. — Lunds Univ. Årsskr. Afd. 2. Bd. 36. Nr. 7.
- , 1904. Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*. — Bot. Notiser. Lund.
- , 1915. Zur Morphologie und Systematik der Gattung *Alchemilla*. — Lunds Univ. Årsskr. N. F. Afd. 2. Bd. 11 Nr. 8.
- , 1916. Über die Organisation, Biologie und verwandschaftlichen Beziehungen der Neuradoideen. — Lunds Univ. Årsskr. N. F. Afd. 2. Bd. 12. Nr. 6.
- NILSSON-EHLE, H., 1920. Multiple allelomorphe und Komplexmutation beim Weizen. — Hereditas Bd. 1.
- OSAWA, J., 1913. Studies on the cytology of some species of *Taraxacum*. — Arch. f. Zellforsch. Bd. 10.
- , 1920. Cytological and experimental studies in *Morus*, with special reference to triploid mutants. — Bull. imp. seric. exp. Station. Tokyo. Vol. 1.
- OSTENFELD, C. H., 1910. Further studies on the apogamy and hybridization of the *Hieracia*. — Zschr. ind. Abst.- und Vererbungslehre. Bd. 3.
- , 1912. Experiments of the origin of species in the genus *Hieracium* (apogamy and hybridism). — New Phytologist. Vol. 11.
- , 1919. Kimdannelse uden Befruktning og Bastarddannelse hos nogle kurvblomstrede samt disse Forholds Betydning for Formernes Konstans. — Kgl. Veterinær- og Landbohøjskolen Aarsskrift. Kopenhagen.
- , 1921. Some experiments on the origin of new forms in the genus *Hieracium* sub-genus *Archieracium*. — Journ. of Genetics. Vol. 11.
- VON OVEREEM, C., 1920. Über Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. — Beih. Bot. Centralbl. Bd. 38. Abt. I.
- OVERTON, J. B., 1904. Über Parthenogenese bei *Thalictrum purpurascens* Vorl. Mitteil. — Ber. Deutsch. bot. Ges. Bd. 22.

- PARMENTIER, P., 1898. Recherches anatomiques et taxinomiques sur le genre Rosier. — Ann. sc. nat. bot. Sér. 8. Vol. 9.
- POTINIÉ-GOTHAN, Lehrbuch der Paläobotanik. 2. Aufl. Berlin 1921.
- RAUNKIAER, C., 1903. Kimdannelse uden Befruchtung hos Målkæbætte (*Taraxacum*). — Bot. Tidsskr. Kopenhagen. Bd. 25.
- REHDER, A., und WILSON, E. H., 1915. Die Gattung *Rosa* in Plantae Wilsonianae. An enumeration of the woody plants collected in Western China for the Arnold Arboretum of Harvard University during the years 1907, 1908 and 1910 by E. H. WILSON Edited by Ch. S. Sargent. — Cambridge. Vol. 2.
- REID, CL. und E. M., 1915. The Pliocene floras of the Dutch-Preussian border — Mededeel. van de Rijksopsporing van Delfstoffen, Nr. 6. Haag.
- REID, E. M., 1920. A comparative review of Pliocene floras, based on the study of fossil seeds. — Quart. Journ. Geolog. Soc. Vol. 76.
- ROLFE, R. A., 1918. *Rosa glutinosa*. — Kew. Bull. Misc. Inform.
- ROSENBERG, O., 1903. Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. — Ber. Deutsch. bot. Ges. 21.
- , 1904. Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastardes. — Ber. Deutsch. bot. Ges. 22.
- , 1907. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. — Bot. Tidsskr. Kopenhagen Bd. 28.
- , 1909. Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. — K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. Bd. 43. Nr. 11.
- , 1909 a. Über die Chromosomenzahlen bei *Taraxacum* und *Rosa*. — Svensk bot. Tidsskr. Bd. 3.
- , 1912. Über die Apogamie bei *Chondrilla juncea*, — Svensk bot. Tidsskr. Bd. 6.
- , 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. — Svensk bot. Tidsskr. Bd. 11.
- , 1918. Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. — Arkiv f. Bot. Bd. 15.
- , 1920. Weitere Untersuchungen über die Chromosomenverhältnisse in *Crepis*. — Svensk bot. Tidsskr. Bd. 14.
- RYDBERG, P. A., 1918. Rosaceae in North American Flora. Vol. 22.
- SAKAMURA, T., 1918. Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-Arten. — Bot. Magaz. Tokyo. Vol. 32.
- SAMUELSSON, G., 1910. Über die Verbreitung einiger endemischer Pflanzen. — Ark. f. Bot. Bd. 9.
- SCHKORBATOW, L., 1910. Parthenogenetische und apogame Entwicklung bei den Blütenpflanzen. Entwicklungsgeschichtliche Studien an *Taraxacum officinale* WIGG. — Trav. Soc. nat. Univ. imp. Kharkow. T. 45. 1912.
- α SCHMETZ, J., 1910. Einige Beobachtungen über individuelle Variation und temporäre Merkmalschwankung bei wilden Rosen. — Mitteil. Bayer. bot. Ges. Erforsch. heim. Flora. Bd. 2. München.
- SCHWERTSCHLAGER, J., 1910. Die Rosen des südlichen und mittleren Frankenjura. — München.
- , 1915. Beobachtungen und Versuche zur Biologie der Rosenblüte und Rosenbefruchtung. — Ber. Bayer. bot. Ges. in München. Bd. 15.
- SEARS, P. B., 1916. Amitotic parthenogenesis in *Taraxacum vulgare* (LAM.), SCHRK. and *Taraxacum laevigatum* (WILLD.) D. C. A Preliminary report. — Ohio Journ. Science. Vol. 12.
- SHARP, L. W., 1921. An introduction to cytology. New-York.
- SHIBATA, K., und MIYAKE, K., 1908. Über Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata*. Vorl. Mitteil. — Bot. Magaz. Tokyo. Vol. 22.
- STOLLER, J., 1908. Über die Zeit des Aussterbens der *Brasenia purpurca* MICHX. in Europa, speziell Mitteleuropa. — Jahrb. k. Preuss. geolog. Landesanstalt Berlin. Bd. 29, 1.

- STOMPS, TH. J., 1916. Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den Oenotheren. — Biol. Centralbl. Bd. 36.
- STORK, H. E., 1920. Studies in the genus *Taraxacum*. — Bull. Torr. bot. Club. Vol. 47.
- STRASBURGER, E., 1878. Über Befruchtung und Zelltheilung. Jena.
- , 1904. Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. — Jahrb. wiss. Bot. Bd. 41. 1905.
- , 1910. Chromosomenanzahl. — Flora. Bd. 100.
- TÄCKHOLM, G., 1920. On the cytology of the genus *Rosa*. A Preliminary note. — Svensk bot. Tidskr. Bd. 14.
- THEDENIUS, K. Fr., 1871. Flora öfver Uplands och Södermanlands fanerogamer och bräkenartade växter. Stockholm.
- TAHARA, M., 1921. Cytologische Studien an einigen Kompositen. — Journ. Coll. sci. imp. Univ. Tokyo. Vol. 43.
- TISCHLER, G., 1907. Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. (V. M.). — Ber. Deutsch. bot. Ges. Bd. 25.
- , 1908. Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. — Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.
- , 1910. Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens I. — Arch. f. Zellforsch. Bd. 5.
- , 1915. Chromosomenzahl-Form und-Individualität im Pflanzenreiche. — Prog. Rei Bot. Bd. 5.
- VALLEAU, W. D., 1918. Sterility in the Strawberry. — Journ. Agric. Research. Vol. 12.
- WILLMOTT, ELLEN, und PARSONS, A., 1910—1914. The genus *Rosa*. 1—25. London.
- WINGE, Ö., 1917. The chromosomes. Their numbers and general importance. — C. R. des Trav. du Lab. de Carlsberg. Vol. 13. Kopenhagen.
- WINKLER, H., 1908. Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. — Prog. Rei Bot. Bd. 2.
- , 1916. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. — Zschr. f. Bot. Bd. 8.
- , 1920. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena.
- , 1922. Über die Entstehung von genotypischer Verschiedenheit innerhalb einer reinen Linie. — Zschr. Abs.- u. Vererbungslehre. Bd. 27.
- WOLLEY-DOD, A. H., 1910. The British roses. Journ. of Bot. Vol. 48.
- VUILLEMIN, P., 1893. Sur les roses a carpelles biovulés. — Bull. Soc. bot. France. Vol. 40.
- YASUI, K., 1921. On the behavior of chromosomes in the meiotic phase of some artificially raised *Papaver* hybrids. — Bot. Magaz. Tokyo. Vol. 35.

