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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 63 (1953)

Artikel: Untersuchungen über die Embryologie partiell apomiktischer Rubusbastarde

Autor: Berger, Xaver

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-44366

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Untersuchungen über die Embryologie partiell apomiktischer Rubusbastarde

Von *Xaver Berger,* dipl. Ing. agr.

Aus dem Institut für allgemeine Botanik
der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich

Eingegangen am 7. Januar 1953

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	224
I. Zytologisch-embryologische Untersuchungen	226
1. Material und Methoden	226
2. Die somatischen Chromosomenzahlen	228
3. Archespor- und Embryosackbildung	230
R. caesius × *R. tomentosus*	230
R. caesius	230
R. tomentosus	231
R. caesius × *R. tomentosus*	232
R. caesius × *R. procerus*	235
R. procerus	235
R. caesius × *R. procerus*	236
R. caesius × *R. rudis*	239
R. rudis	239
R. caesius × *R. rudis*	241
R. caesius × *R. Th. Reimers*	243
R. Mercieri	247
4. Embryo- und Endospermbildung	250
Embryobildung	250
Endospermbildung	252
5. Die Pollenbildung im Zusammenhang mit Geschlechtsveränderungen in den Antheren der partiell apomiktischen *Rubi*	252
6. Kastrationsversuche	257
II. Besprechung der Ergebnisse	258
1. Archesporentwicklung	258
2. Diplosporie- und Aposporieverhältnisse bei den Bastarden	260
3. Partielle Pseudogamie bei *Rubus*	262
III. Zusammenfassung	263
IV. Literaturverzeichnis	264

Einleitung

Der enorme Formenreichtum der Gattung *Rubus* beschäftigt die Systematiker schon lange, ohne daß ganze Klarheit im Artenwirrwarr der *Rubi* geschaffen werden konnte. Die außerordentliche Polymorphie

dieser systematisch schwierigen Angiospermengattung beruht in ihrem starken Bastardierungsvermögen, im Zusammenhang mit der apomiktischen Fortpflanzungsmöglichkeit, wodurch sich die Bastarde konstant erhalten können.

Schon Lidforss (1905, 1907, 1914), der durch umfangreiche Kreuzungsversuche neben echten Bastarden in wechselnder Anzahl auch vollkommen metromorphe Nachkommen erhielt, vermutete, es könnte sich um sogenannte falsche Bastarde handeln, die aus unreduzierten Eizellen auf den Bestäubungsreiz hin, also pseudogam, entstanden sind. Die Pseudogamie wurde außer von Lidforss später von Gustafsson (1930) ebenfalls bewiesen. Beide konnten zeigen, daß kastrierte, unbefruchtete Blüten niemals Samen ansetzen, daß also keine autonome Apomixis vorliegen kann. Weitere Kreuzungsexperimente von Darrow und Waldo (1933), Gustafsson (1930, 1933), Rozanova (1934), Crane, Thomas und Darlington (1949) sowie Williams, Smith und Darrow (1949) ergaben, daß fast alle europäischen *Moriferi* partiell apomiktisch sind. Als rein sexuell haben sich in den Kreuzungsversuchen zwei unserer *Moriferi* erwiesen, *R. tomentosus* und *R. ulmifolius*. Ferner wird von einigen andern Arten reine Sexualität vermutet, die aber im Experiment noch nicht erwiesen ist.

Durch die Untersuchungen von Longley (1924), Crane und Darlington (1927), Gustafsson (1933, 1939 *a, b,* 1942, 1943), Vaarama (1939) sowie Crane und Thomas (1940) sind wir über die Meiose in den Pollenmutterzellen gut orientiert, im Gegensatz zur Archespor- und Embryosackbildung, worüber bis vor kurzem nur einige spärliche zytologische Notizen über die Embryologie bei *Rubus* existierten (Péchoutre, 1902; Strasburger, 1905, und Thomas, 1940).

Christen (1950) bewies nun eindeutig durch seine zytologischen Untersuchungen partielle Apomixis bei *Rubus*. Von den von ihm untersuchten acht Arten der Sektion *Moriferi* der Untergattung *Eubatus* sind sieben partiell apomiktisch, d. h. sie bilden neben unreduzierten Embryosackzellen auch häufig reduzierte Gameten. Die unreduzierten Embryosackzellen entstehen aus generativen Archespor- wie aus somatischen Zellen, mit einer Ausnahme bei *R. caesius,* wo nur generative Archesporzellen diploide Embryosäcke bilden. Als rein sexuell erwies sich *R. tomentosus.*

Vorliegende Arbeit wurde am Institut für allgemeine Botanik der ETH im Anschluß an die von Christen (1950, 1952) veröffentlichten Untersuchungen ausgeführt. Das gestellte Problem ist die Untersuchung der Sexualitäts-, Diplosporie- und Aposporieverhältnisse bei den Bastarden des *R. caesius* mit den von Christen (1950) untersuchten sexuellen und partiell apomiktischen *Rubus*-Arten.

In der Terminologie wird an dieser Stelle ebenfalls an den von Christen angewandten Benennungen festgehalten.

Diploide Embryosäcke können aus generativen (Archespor-) Zellen oder aus somatischen Zellen entstehen. Erstern Fall nennen wir, in Übereinstimmung mit Edman (1931), Gustafsson (1939 *a*) und andern, Diplosporie, letzteren Aposporie. Diplosporie und Aposporie können als *Apomeiose* (Renner, 1916) zusammengefaßt werden.

In Anlehnung an Fagerlind (1944) werden nur solche Archesporzellen als Embryosackmutterzellen bezeichnet, deren Kerne typisch meiotische Eigenschaften aufweisen. Weiter wird zwischen primärem und sekundärem Archespor unterschieden, wobei letzteres Deck- oder Schichtzellen gebildet haben muß.

Folgende Abkürzungen werden in dieser Arbeit häufig verwendet:

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

Der von Christen angewandte Begriff Synapsis, womit er die artefaktische Zusammenballung der meiotischen Prophasenchromosomen meint, wird an dieser Stelle mit Synizesis bezeichnet, weil die englischen und amerikanischen Autoren unter Synapsis teilweises oder völliges Ausbleiben der engen Chromosomenpaarung verstehen.

Meinen verehrten Lehrern, Herrn Prof. Dr. A. Frey-Wyssling und Herrn Prof. Dr. F. Kobel, Direktor der Versuchsanstalt Wädenswil, auf deren Anregung hin die vorliegende Arbeit in Angriff genommen wurde, möchte ich meinen herzlichen Dank aussprechen. Ferner bin ich dem ausgezeichneten *Rubus*-Systematiker, Herrn Lehrer E. Oberholzer in Samstagern, für seine Dienstfertigkeit und seine guten Ratschläge sehr zu Dank verpflichtet.

I. Zytologisch-embryologische Untersuchungen

1. Material und Methoden

Bei den untersuchten Pflanzen handelt es sich ausschließlich um wildwachsende Arten bzw. Bastarde, die sich wild kreuzten und als solche an ihrer Morphologie erkannt wurden. Sie alle gehören der Sektion *Moriferi* der Untergattung *Eubatus* an. Über ihre systematische Stellung orientiert folgende Zusammenstellung (nach Keller, 1919):

	Subsektion	Herkunft
R. caesius L. × *R. tomentosus Borkh.*	*Triviales*	Baltenswil/Effretikon (Bahndamm)
R. procerus Ph. J. M.	*Senticosi-Discolores*	Meilen (Schilträi)
R. caesius L. × *R. procerus Ph. J. M.*	*Triviales*	Meilen (Schilträi)
R. rudis Whe. u. N.	*Senticosi-Radulae*	Pfäffikon/Hurden (Seeufer)
R. caesius L. × *R. rudis Whe. u. N.* .	*Triviales*	Pfäffikon/Hurden (Seeufer)
R. caesius L. × *R. Th. Reimers* [1] . .	*Triviales*	Wollerau (Hügsam)
R. Mercieri Genev.	*Senticosi-Thyrsoidei*	Samstagern (Sternenweiher)

Alle untersuchten Pflanzen wurden von Herrn Lehrer E. Oberholzer bezeichnet, und jeweils nur ein Strauch jeder Art wurde zytologisch untersucht. Soweit die Eltern dieser Bastarde von Christen (1950) nicht untersucht sind, wird dies an dieser Stelle nachgeholt, da die Beschreibung der Eltern für diejenige der Bastarde unerläßlich ist. Weiter wird den Untersuchungen noch *R. Mercieri Genev.* angeschlossen, welcher in der Systematik als Art eingeordnet ist. *R. Mercieri* ist triploid und zeigt in der Embryologie deutlichen Bastardcharakter. Durch die Verschiedenheit des Standortes bedingt, erhielt Christen ein anderes Diplosporie- und Aposporieverhältnis.

Zur Untersuchung der Embryologie waren einige 10 000 Fruchtknoten nötig, denn nur durch ein Aneinanderreihen verschiedener Bilder kann die Entwicklung eindeutig abgeklärt werden. Als Fixiermittel für die Fruchtknoten diente das Gemisch nach Carnoy (abs. Alk./Eisessig 3 : 1). Durch die Anwendung von tertiärem Butylalkohol konnte beim Entwässern das Sprödewerden des Materials etwas vermindert werden. Alle Knospen wurden nach der üblichen Paraffintechnik verarbeitet und 10 bis 15 μ dick geschnitten. Als Fixiermittel für die Antheren kam das Gemisch nach Nawaschin zur Anwendung (10 Teile einprozentige Chromsäure, 1 Teil Eisessig, 4 Teile Formol 40prozentig). Durch das Entwässern werden die Perigonblätter derart hart, daß sie sich nur mit großen Schwierigkeiten schneiden lassen. Aus diesem Grunde wurden die Antheren den fixierten Knospen entnommen und in großer Anzahl (einige Hundert) nach der Paraffintechnik verarbeitet (Schnittdicke 10 μ). Zur Bestimmung der somatischen Chromosomenzahl wurden Wurzelspitzen von jungen Ablegern verwen-

[1] *R. Theodor Reimers* ist eine Kultursorte mit unbekanntem Ursprung, wird aber als Bastard mit *R. caesius* gleich allen *Caesius*-Bastarden der Subsektion *Triviales* beigeordnet.

det, in Nawaschin fixiert und 7 μ dick geschnitten. Die Technik zur Untersuchung der Embryo- und Endospermbildung gestaltet sich sehr schwierig, weil die Bildung der Samenschale sehr früh einsetzt. Aus diesem Grunde mußte als Fixiermittel das rasch eindringende Gemisch nach Carnoy verwendet werden, welches jedoch die Auszählung der Endospermchromosomen verunmöglicht.

Leider läßt sich die Heitzsche Nuclealquetschmethode (Rutishauser und Hunziker, 1950) vorläufig nur auf das Endosperm solcher Pflanzen anwenden, die streng feulgenpositiv sind, was bei *Rubus* nicht zutrifft. Als Färbemittel diente in fast allen Fällen Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Die Chromosomen der Wurzelspitzen und diejenigen der PMZ lassen sich in einprozentiger Gentianaviolettlösung anfärben, wenn sie mit einem chromsäurehaltigen Fixiermittel (Nawaschin) fixiert und nachträglich zirka 24 Stunden in einprozentiger Chromsäure nachgebeizt werden. Größere Vorteile zeigt aber diese Färbemethode gegenüber jener mit Eisenhämatoxylin nicht, da weder Trabantenchromosomen noch Polyvalente in den PMZ deutlich sichtbar gemacht werden können.

Sämtliche Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates nach Abbe auf Zeichentischhöhe entworfen und nachträglich mit Tusche ausgeführt. Die Mikrophotographien wurden mit dem Immersionsobjektiv (Leitz-Apochromat 1,30 100 : 1) auf Agfa-Mikroplatten aufgenommen. Als Kamera diente die Zeiß-Standardkamera mit Bildgröße 9 × 12 cm.

2. Die somatischen Chromosomenzahlen

Dank den ausgedehnten Untersuchungen von Longley (1924), Chomisury (1927), Gustafsson (1933, 1939, 1942, 1943), Rozanova (1934), Vaarama (1939), Crane und Thomas (1940) und schließlich Williams, Smith und Darrow (1949) sind wir über die Chromosomenzahlen der Gattung *Rubus* sehr gut orientiert. Bei den *Rubi* treten die somatischen Chromosomenzahlen 14, 21, 28, 35, 42, 49, 56 und 84 auf.

Die europäischen *Brombeeren* werden eingeteilt in zwei große Gruppen, die *Moriferi veri* und die *Corylifolii*. In der Sektion *Moriferi* gibt es verhältnismäßig wenige diploide, sexuelle Arten. Zytologisch nachgewiesen sind nur *R. tomentosus* und *R. ulmifolius*. — *R. incanescens, R. Bollei* und *R. caucasicus* zeigen in der Pollenmeiose den Typ des diploiden, sexuellen Primärtyps. Tri-, penta-, hexa- und heptaploide Formen sind selten. Nach Gustafsson (1939 *b*) sind 82 % aller europäischen apomiktischen *Moriferi veri* tetraploid, aus diesen können hexaploide Formen entstehen bei der Befruchtung unreduzierter EZ. Diese sind aber sehr selten, denn nur 5 % dieser Bastarde sind allopolyploid. Aneuploide Formen sind nach Crane und Thomas

(1940) ebenfalls selten, sie wurden bisher nur bei Bastarden gefunden. Im amerikanischen Formenkreis finden sich hochpolyploide Arten, die octa- oder sogar dodecaploid sind.

Auf Grund der Kreuzungsexperimente von Lidforss nimmt Gustafsson an, daß die *Corylifolii* primäre und sekundäre Kreuzungsprodukte von *R. caesius* mit den *Moriferi* darstellen, mit den somatischen Chromosomenzahlen 28, 35, 42 und 49. Gustafsson (1939 *b*) stellt fest, daß die *Corylifolii* stärkere Tendenz zur Bildung von Polyploiden haben als die *Moriferi veri*. Allein schon durch die Chromosomenzahl 28 ist bei den *Moriferi veri* eher ein Gleichgewicht zu erwarten als bei den *Corylifolii* mit $2n = 28$, 35 und 42. So erhielt Rozanova (1934) durch Kreuzung von *R. caesius* (4×) mit *R. idaeus* (4×) einen hexaploiden Bastard, der dem *Corylifolii*-Typ *R. maximus* ähnlich war.

Tabelle 1 gibt Aufschluß über die Chromosomenzahlen der Eltern und Bastarde.

Tabelle 1

Chromosomenzahlen der embryologisch untersuchten Formen

Eltern			Bastard
R. caesius	28	Longley (1924) Vaarama (1939) Gustafsson (1942) Christen (1950)	*R caesius* × *R. tomentosus* 21
R. tomentosus ...	14	Gustafsson (1939 *b*) Christen (1950)	
R. caesius	28		*R. caesius* × *R. procerus* 28
R. procerus	28	Crane (1936)	
R. caesius	28		*R. caesius* × *R. rudis* 42
R. rudis	28	Gustafsson (1939 *b*)	
R. caesius	28		*R. caesius* × *R. Th. Reimers* 28
R. Th. Reimers ...	28		
R. Mercieri	21	Christen (1950)	

Von allen Eltern und Bastarden, die wir zytologisch untersuchten, haben wir die Chromosomenzahl in den Wurzelspitzen festgestellt. Alle Chromosomenzahlen wurden von Frl. S. Widmer auf ihre Richtigkeit geprüft. Die Chromosomen erscheinen sowohl in den Samenanlagen als auch in den Wurzelspitzen derart einheitlich, daß ihre besondere

Morphologie mit unserer Methodik nicht genau untersucht werden konnte.

3. Archespor- und Embryosackbildung

R. caesius × R. tomentosus

Aus den Kreuzungsexperimenten von Gustafsson (1943) geht hervor, daß die F_1-hybriden von *R. caesius* mit den sexuellen, diploiden Arten *R. idaeus, R. ulmifolius* und *R. tomentosus* triploid, aber steril sind.

Im Gegensatz dazu ist der von uns untersuchte Bastard *R. caesius* × *R. tomentosus* hoch fertil; wir fanden aber Triploidie wie Gustafsson. Die Fertilität dieses Hybriden ist zurückzuführen auf seinen hohen Aposporiegrad. Diese Aposporie ist allerdings überraschend, da *R. caesius* hundertprozentig diplospor und *R. tomentosus* rein sexuell sein soll. Vermutlich war einer der Elter nicht mehr genetisch rein, so daß die weitere Kreuzung zu einem Trippelbastard führte, womit sich das Vorkommen von Aposporie am ehesten erklären läßt.

R. caesius

(nach Christen, 1950)

Die Samenanlagen bei *Rubus* entstehen als kleine Höcker an den Rändern der Fruchtblätter, wachsen dann etwas in die Fruchtknotenhöhle hinein und biegen nach oben um. Es entsteht ein einziges Integument, welches als Verwachsungsprodukt zweier ursprünglicher Integumente aufzufassen ist (Schnarf, 1931). In jedem Fruchtknoten werden stets zwei hängende Samenanlagen ausgebildet, die sich anfänglich gleich entwickeln. Erst während des Auswachsens beginnt die obere zu degenerieren. Die reifen Früchte enthalten immer bloß einen Samen.

Das primäre Archespor entsteht als subepidermale Zellreihe, welche weder gegen die Chalaza noch lateral scharf abgegrenzt ist. Erst durch die Abgabe von Deckzellen wird das mehrzellige Archespor differenziert, und es unterscheidet sich durch sein helleres Plasma und seine Länge von den übrigen somatischen Zellen. Die Deckzellen können sich durch perikline und auch antikline Wände wiederum in Tochterzellen teilen. Aus diesen Zellen sowie den Teilungsprodukten der Epidermiszellen entsteht die Epidermiskalotte. In der Regel sind vier bis sechs II. AZ vorhanden. Die zentral gelegene II. AZ, seltener eine seitlich gelegene Zelle, wird zuerst zur EMZ, d. h. sie tritt in Meiose ein. Später entwickeln sich auch die seitlichen II. AZ und beginnen die Meiose. Meistens teilen sich letztere aber mitotisch, hie und da sogar mehrfach. Die Tochterzellen sind in einer Reihe angeordnet und ungefähr gleich groß. Sie besitzen ebenfalls generativen Charakter, denn häufig werden sie zu EMZ. Sogar die innersten Deckzellen können zu EMZ werden.

Besonders häufig ist dies bei der von der zentralen EMZ gebildeten Deckzelle der Fall. Die EMZ befinden sich meistens in Synizesis. Alle EMZ können die Meiose ganz durchführen. In der Diakinese treten 14 bivalente Chromosomen auf. Die Tetraden sind regelmäßig gebaut und zeigen keine Spur irgendwelcher Funktionsunfähigkeit. Es werden normale wie T-Tetraden gebildet. Die obersten drei Makrosporen degenerieren, und die unterste bildet die haploide EZ. Neben der Fähigkeit der II. AZ und ihrer Tochterzellen, zu EMZ zu werden, können sie sich auch zu diplosporen EZ entwickeln. Prinzipiell besitzen alle Zellen im Archespor die Fähigkeit, zu ES zu werden. Am häufigsten entstehen EZ aus hintern seitlichen Tochterzellen des II. Archespors.

Der diploide ES von *R. caesius* entsteht aus typisch generativen Zellen nach dem sogenannten *Antennaria*-Schema. Sowohl bei reduzierten wie bei unreduzierten EZ erfolgt die Entwicklung zum fertigen ES in gleicher Weise. Nach der dritten Teilung ordnen sich die acht Kerne zum Eiapparat, den Antipoden und den Polkernen. Letztere bleiben aber immer getrennt, verschmelzen also auch in alten Samenanlagen nie zum sekundären Embryosackkern. Aposporie wurde nie beobachtet. Als Apomikt ist *R. caesius* rein diplospor. Daneben treten auch reduzierte, befruchtungsfähige Embryosäcke auf.

R. tomentosus

(nach Christen, 1950)

Das sekundäre Archespor besteht aus vier bis sechs langen AZ, welche alle ohne Teilung zu EMZ werden können. Die zentral gelegene II. AZ tritt als erste in Meiose ein. Erst später werden auch die andern Zellen zu EMZ. In älteren Archesporen sind meist mehrere lange EMZ vorhanden. Die seitlichen II. AZ teilen sich selten, doch besitzen die Tochterzellen noch deutlich generativen Charakter. Ziemlich oft werden auch Deckzellen zu EMZ. Ganz seitliche II. AZ können auch hie und da das Aussehen somatischer Zellen annehmen. Somatisierungsvorgänge treten also auch bei sexuellen *Rubus*-Arten auf. Im Gegensatz zu den pseudogamen Arten befinden sich die EMZ häufiger in normalem Pachytän als in Synizesis. Wahrscheinlich sind die Kerne der EMZ der pseudogamen Arten irgendwie geschwächt und ergeben deshalb bei der Präparierung eher Artefakte. Die Meiose verläuft normal und zeigt sieben Bivalente. Tetraden entstehen häufig aus langen EMZ. Die unterste chalazale Makrospore wird zur haploiden EZ. Auch können mehrere haploide ES oder Tetraden nebeneinander vorkommen.

In der Chalaza wurden, jedoch selten, auffallend dunkle Zellen gefunden, welche stark aposporen Initialen glichen. Ebenso können Tochterzellen von II. AZ vereinzelt das Aussehen diplosporer Initialen annehmen. Offenbar sind bei *R. tomentosus* schwache Tendenzen zur

Apomeiose vorhanden, doch konnte die Bildung diplosporer wie aposporer ES nie beobachtet werden.

R. caesius × *R. tomentosus*

Das sekundäre Archespor setzt sich aus vier bis sechs Zellen zusammen, wobei die zentral gelegene EMZ als erste in Meiose geht (Abbildung 1 *c*). Die Reduktionsteilung wird bei ihr nicht immer zu Ende geführt, weil die EMZ vorher degeneriert oder von einer aposporen EZ aus der Chalaza verdrängt wird (Tafel IV, Figur 7). Werden Makrosporen gebildet, so vermag die chalazale Makrospore zur haploiden EZ auszuwachsen (Abbildung 1 *f*). Dasselbe gilt ebenfalls für seitliche EMZ, welche Makrosporen bilden (Abbildung 1 *h*, *i*; Tafel IV, Figur 5). Die zentrale EMZ vermag in seltenen Fällen die begonnene Meiose rückgängig zu machen und bildet unter Verdichtung des Protoplasmas eine diplospore EZ (Abbildung 1 *g*). Relativ selten teilt sich die zentral gelegene EMZ auch in Tochterzellen. Geschieht dies, so verliert sie gleich den seitlichen langen EMZ den generativen Charakter trotzdem nicht ganz. Es konnten noch Synizesisstadien in solchen Tochterzellen beobachtet werden (Abbildung 1 *e* und 2 *c*). Doch ist bei diesen Tochterzellen die Tendenz zur Diplosporie bedeutend größer (Tafel V, Figur 2).

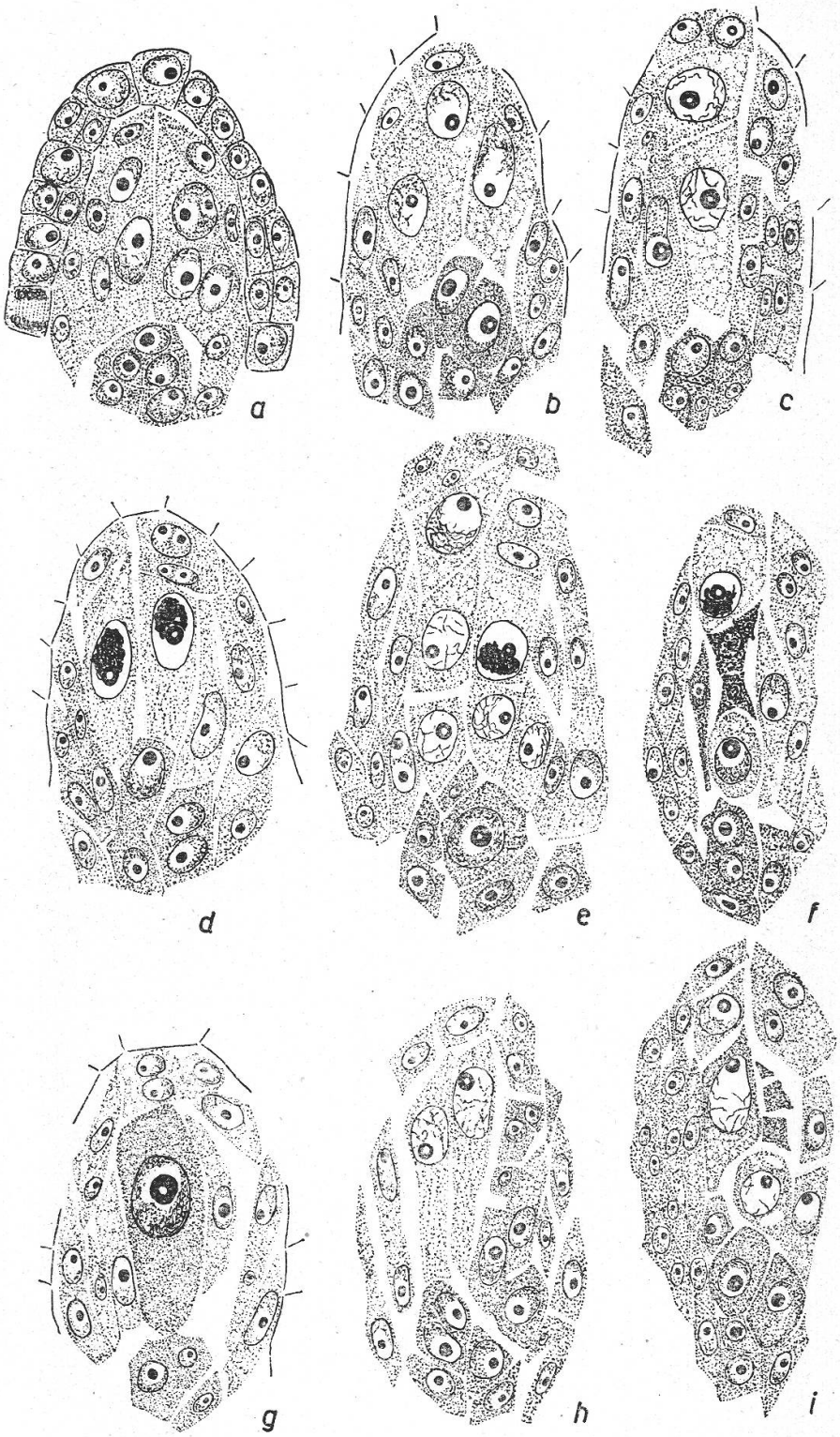
Symptome zur Meiose in den Deckzellen der zentralen EMZ sind vorhanden (Abbildung 1 *c*). So konnte in einer Samenanlage die innere Tochterzelle einer Deckzelle in Synizesis beobachtet werden (Abbildung 1 *f*). Die der zentralen direkt anliegenden seitlichen EMZ wurden sehr häufig in der Synizesis vorgefunden, welche aber aus den gleichen Gründen, wie die zentrale EMZ, selten Haplonten bilden. Als häufigste Tetradenform tritt die normale Tetrade (Abbildung 2 *b*) auf; T-Tetraden sind bei diesem Hybrid eine Seltenheit. Die Teilungen der langen II. AZ in Tochterzellen sind sehr häufig. Ihre Zahl ist aber von Archespor zu Archespor verschieden. Des öftern wird sogar das ganze Archespor geteilt (Abbildung 1 *e*). Diplospore EZ entstehen, wie schon erwähnt, aus zentralen EMZ oder aus deren Tochterzellen. Das gleiche gilt auch für die seitlichen II. AZ. Ob mehr aus langen oder geteilten II. AZ diplospore EZ gebildet werden, ist zahlenmäßig nicht bestimmt worden, doch stehen sie ungefähr im Zahlenverhältnis 1 : 1. Diplospore EZ aus Deckzellen werden höchst selten gebildet, sie haben kaum eine Bedeutung. Die Neigung zur Aposporie ist bei diesem Bastard sehr

---

Abbildung 1

Embryosackentwicklung von *R. caesius* × *R. tomentosus*

a sekundäres Archespor; *b* sekundäres Archespor mit junger chalazaler Initiale; *c* zentrale EMZ und deren Deckzelle in beginnender Meiose; *d* zwei seitliche EMZ in Syni-



zesis; *e* vordere Tochterzelle einer seitlichen II. AZ in Synizesis und junge apospore Initiale; *f* haploide EZ aus zentraler EMZ und deren Deckzelle in Synizesis; *g* Umwandlung der zentralen II. AZ zur diplosporen EZ; *h* Haplont aus ganz seitlicher EMZ; *i* diplospore Initiale, haploide EZ und zwei junge apospore Initialen
a bis *i* 670mal vergr.

hoch. Es ist jeweils nicht nur eine Chalazazelle, welche zur aposporen Initialen auswächst, des öftern sind es mehrere, manchmal bis zu fünf (Abbildung 1 *b, i* und 2 *a*). Die EMZ verbleiben vielfach im Synizesisstadium und werden dann von den nach vorn wachsenden aposporen

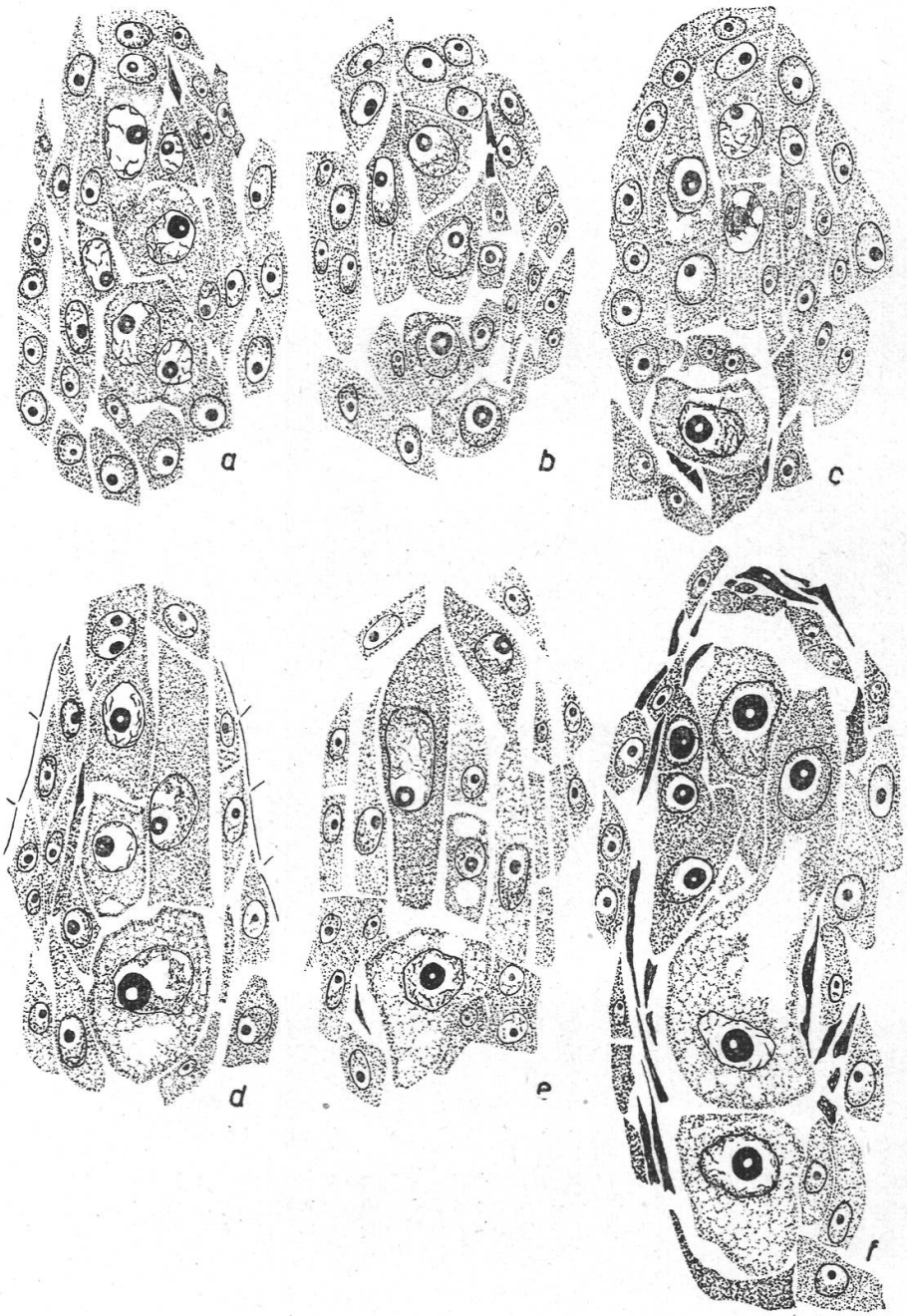


Abbildung 2
Embryosackentwicklung von *R. caesius* × *R. tomentosus*
a, b zwei junge diplospore und apospore Initialen; *c* zwei lange seitliche II. AZ geteilt, davon eine vordere Tochterzelle mit diplosporer Initiale und eine apospore EZ; *d, e* apospore EZ; *f* mehrere diplospore und eine apospore EZ
a bis *f* 670mal vergr.

EZ verdrängt. In Fällen, wo das Hellerwerden der II. AZ durch die Bildung kleinster Vakuolen im Protoplasma, ähnlich wie bei den Deckzellen oder auch anderen somatischen Zellen im Nucellus, beobachtet werden kann, darf auf eine Somatisierung des ganzen Archespors geschlossen werden.

R. caesius × R. procerus

Dieser Hybrid ist wie seine beiden Eltern *R. caesius* und *R. procerus* tetraploid. Trotzdem beide Eltern sehr gut fruchtende Arten sind, ist er beinahe total steril. Der nachfolgend beschriebene *R. procerus* hat den gleichen Standort wie der von ihm gebildete Bastard.

R. procerus

Das sekundäre Archespor besteht wie bei allen andern untersuchten *Rubi* aus fünf bis sechs Zellen. Die innern vier bis fünf II. AZ vermögen die Meiose zu Ende zu führen. Recht öfters teilen sich die II. AZ in zwei Tochterzellen. Diese somatisch wirkenden Zellen führen die Meiose nur noch in seltenen Fällen durch. Sie werden dann eher zu diplosporen EZ. In einem Schnitt konnte ein Haplont gefunden werden, welcher aus einer hintern Tochterzelle entstanden ist. Teilt sich das ganze Archespor, so bleibt doch die zentral gelegene II. AZ immer ungeteilt und beginnt dann als erste die Meiose. In einem nicht absolut sicheren Fall, ob es sich wirklich um die zentrale EMZ handle, trat doch eine Teilung ein, wobei die vordere Tochterzelle eine diplospore Initiale darstellt und die hintere die Meiose umwandelt. Meiose in Deckzellen der zentralen EMZ zeigte sich wenig (Abbildung 3 *a*), noch seltener in Deckzellen seitlich liegender EMZ (Abbildung 3 *c*). Haplonten aus letztgenannten treten nicht auf. Als Tetradenform dominiert allgemein die normale Tetrade (Abbildung 3 *d*).

Die Diplosporie mit 61 % aller EZ entspricht durchaus der Erwartung. Der Prozentsatz ist ungefähr gleich hoch wie bei den von Christen (1950) untersuchten Apomikten. Die Bildung der Diplosporie vollzieht sich in der Hauptsache aus langen II. AZ, wobei alle sechs die Fähigkeit dazu haben (Abbildung 3 *f*). Werden II. AZ geteilt, so entstehen möglicherweise aus diesen beiden somatisierten Tochterzellen diplospore EZ (Abbildung 3 *h*), aber nicht mehr mit der gleichen Frequenz wie bei den Ungeteilten. Diplosporie in Deckzellen der zentral gelegenen wie seitlichen Archesporzellen ist relativ häufig, häufiger als bei allen andern untersuchten Formen (Abbildung 3 *h*). In zwei diplosporen EZ wurden Riesenkerne gefunden, deren Volumen das Mehrfache der Nucelluskerne beträgt. Die Umwandlung der zentralen EMZ zur diplosporen EZ konnte ebenfalls einige Male beobachtet werden (Abbildung 3 *a, g*). Die meiotischen Prophasen werden abgebrochen. Es

kommt also nicht zur Synizesis. Durch Verdichtung des Protoplasmas und die Bildung feinster Vakuolen in demselben erreicht die Zelle bald das Aussehen einer diploiden EZ.

Die aposporen EZ mit dem zahlenmäßigen Anteil von 39 % sind meistens aus zentral gelegenen Chalazazellen der Spitze (Abbildung 3 *f, g*), weniger öfters aus Chalazazellen, welche weiter hinten, und seltener aus solchen, die seitlich liegen, hervorgegangen (Abbildung 3 *h*). Des öftern sind es drei bis vier apospore EZ in der gleichen Samenanlage. In Samenanlagen, wo nur Aposporie vorkommt, bleibt das sekundäre Archespor in seiner weiteren Entwicklung völlig zurück.

In Samenanlagen, welche Diplosporie und Aposporie aufweisen, erlangen wahrscheinlich die Aposporen bei der Entstehung von fertigen Embryosäcken die Oberhand; dies ist auf ihre stärkere Vitalität zurückzuführen. Der Nachweis von mehr als einem Polkernpaar läßt uns auf die Bildung mehrerer achtkerniger ES schließen. Sie sind derart ineinander verschoben, daß eine Rekonstruktion aus den verschiedenen Serienschnitten nicht gut möglich ist.

R. caesius × *R. procerus*

Das sekundäre Archespor besteht anfänglich wiederum aus vier bis sechs langen Zellen. Die zentral gelegene II. AZ geht immer als erste in Meiose. Selten beginnen auch seitlich anschließende, lange II. AZ die Meiose (Abbildung 4 *b;* Tafel IV, Figur 4), noch seltener eine ihrer Tochterzellen. Die Meiose wird nirgends zu Ende geführt; weder Makro-

---

Tafel IV

Figur 1: *R. caesius* × *R. Th. Reimers.* Übergang vom primären zum sekundären Archespor. Eine Deckzelle ist bereits abgegeben worden. 650mal vergr.

Figur 2: *R. caesius* × *R. Th. Reimers.* Zentrale EMZ und deren Deckzelle in Meiose. Links davon eine lange II. AZ. 600mal vergr.

Figur 3: *R. caesius* × *R. rudis.* Sekundäres Archespor mit seitlicher EMZ in Meiose. 600mal vergr.

Figur 4: *R. caesius* × *R. procerus.* Sekundäres Archespor mit drei II. AZ. Die zentral gelegene II. AZ ist in Degeneration begriffen. 600mal vergr.

Figur 5: *R. caesius* × *R. tomentosus.* Sekundäres Archespor mit vier Makrosporen von seitlicher EMZ gebildet. 600mal vergr.

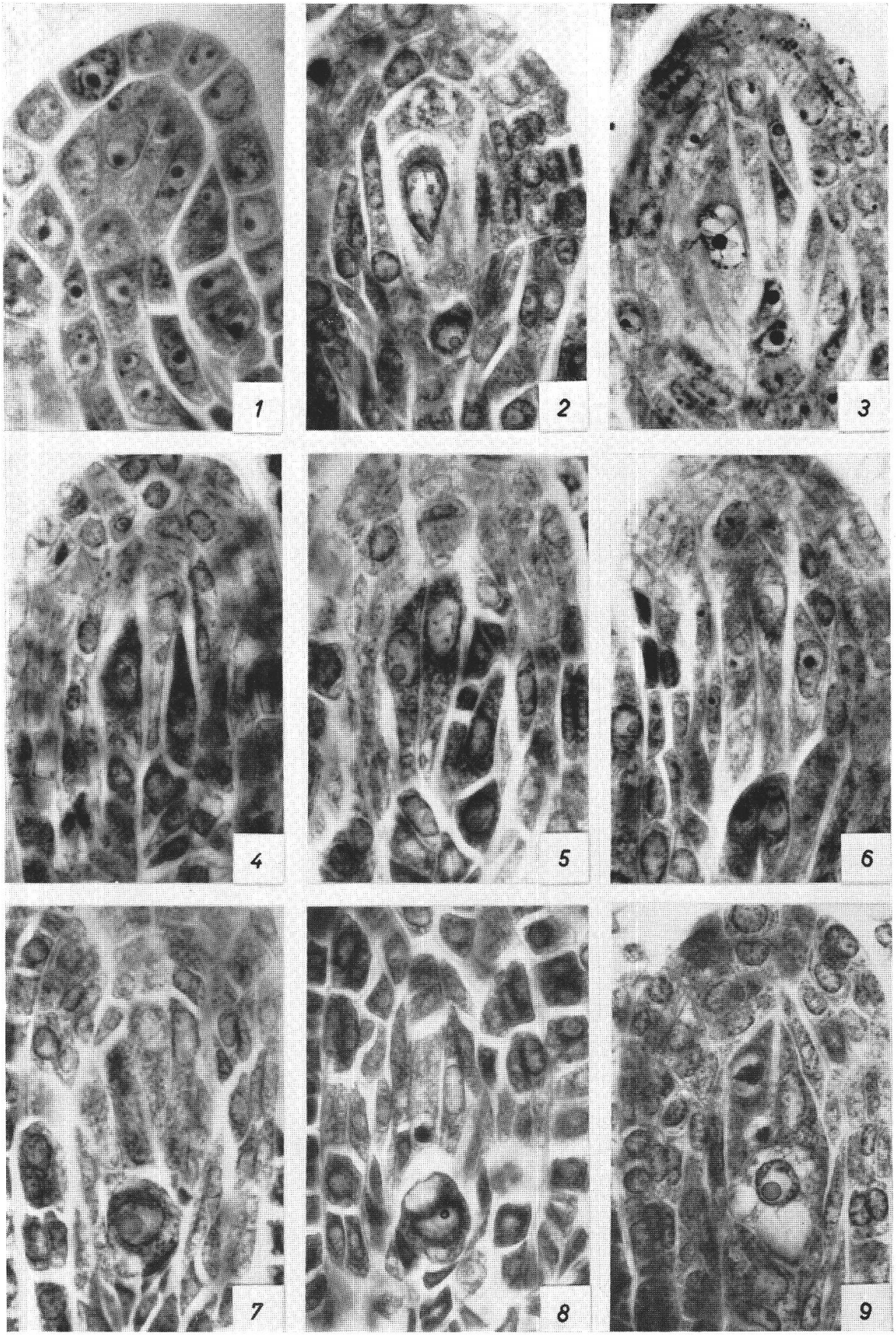
Figur 6: *R. caesius* × *R. Th. Reimers.* Sekundäres Archespor mit zwei jungen aposporen Initialen. 600mal vergr.

Figur 7: *R. caesius* × *R. tomentosus.* Unverändertes sekundäres Archespor mit aposporer EZ aus vorderster Chalaza. 600mal vergr.

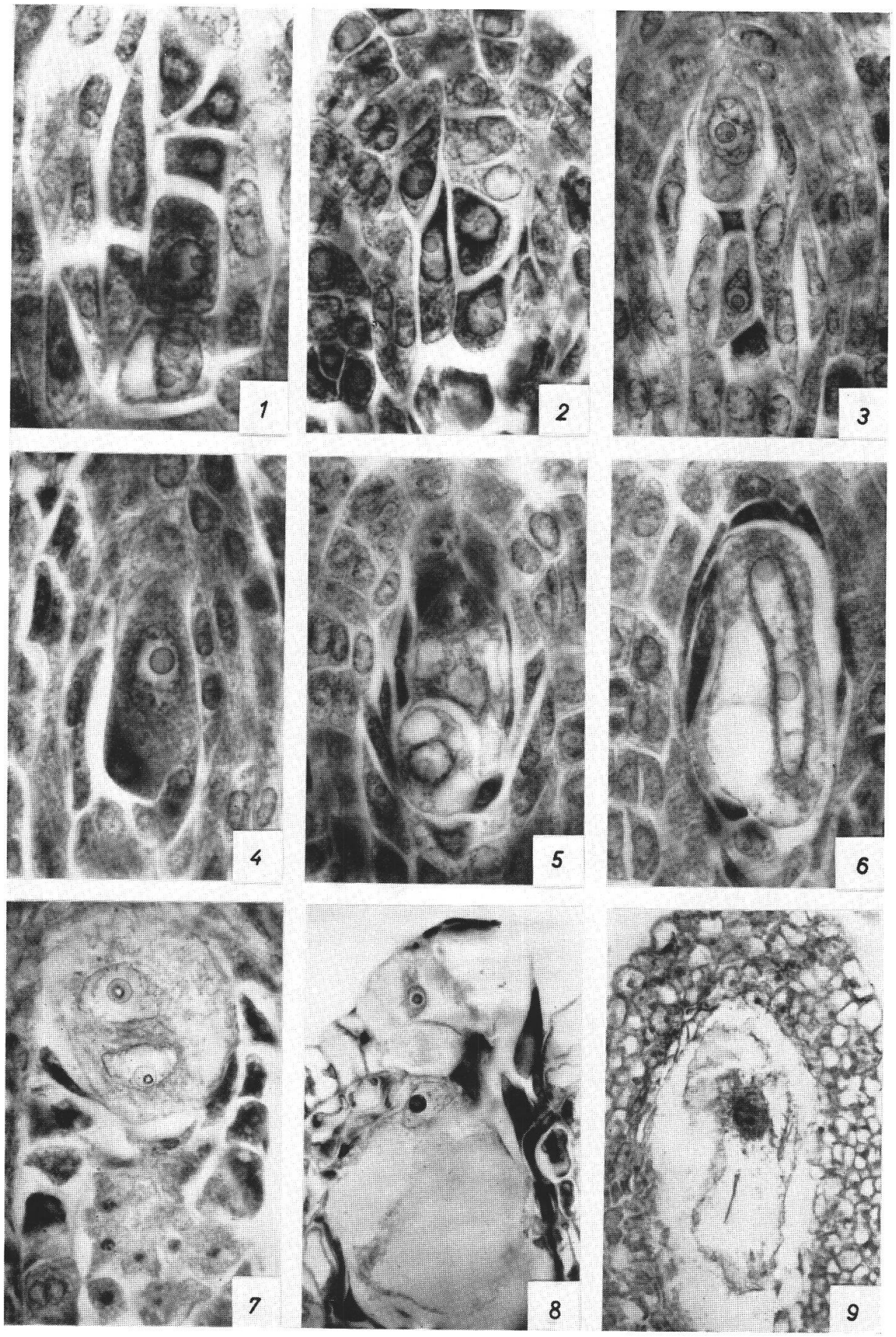
Figur 8: *R. caesius* × *R. procerus.* Apospore EZ verdrängt das degenerierende Archespor. Davon verharrt die zentrale EMZ in Synizesis. 600mal vergr.

Figur 9: *R. caesius* × *R. Th. Reimers.* Apospore EZ verdrängt das sekundäre Archespor. Davon sind zwei EMZ in Synizesis. 600mal vergr.

Tafel IV



Tafel V



sporen noch Haplonten mit Tetradenresten wurden gefunden. Allgemein degenerieren die EMZ im Synizesisstadium (Abbildung 4 *f;* Tafel IV, Figur 8). In einer zentralen EMZ konnte eine Diakinese festgestellt werden. Wegen des Unvermögens, reduzierte ES zu bilden, kann dieser Bastard als total apomiktisch bezeichnet werden.

Der zahlenmäßige Anteil an Diplosporie ist sehr gering. Meistens sind es lange II. AZ, welche sich zu diploiden EZ verwandeln (Abbildung 4 *c, e*). Sehr selten entstehen noch diplospore Initialen aus somatisierten Tochterzellen des sekundären Archespors (Abbildung 4 *d*). Die mitotische Teilung der langen II. AZ ist nicht so häufig wie beim Elter *R. procerus*. Das *Caesius*-Archespor macht sich ebenfalls in keiner Weise bemerkbar. Mit der kleinen Ausnahme, wo es zur Teilung der zentralen Archesporzellen kommt, deren Tochterzellen in Meiose gehen, bleiben sie fast immer ungeteilt. Die Zahl der andern geteilten somatisierten II. AZ ist von Archespor zu Archespor verschieden. Manchmal bleiben alle ungeteilt, manchmal teilen sich nur ganz seitliche oder dann sogar das ganze Archespor. Im übrigen besitzt das Archespor dieses Bastards eine starke Tendenz zur Somatisierung. Die geteilten Archesporzellen unterscheiden sich öfters in ihrer Größe und innern Beschaffenheit kaum mehr von den übrigen Nucelluszellen. Auch die EMZ sind schwach entwickelt, da sie vielfach schmal bleiben und bald degenerieren. Diplospore EZ aus Deckzellen konnten nicht gefunden werden.

Tafel V

Figur 1: *R. caesius* × *R. rudis*. Haploide EZ aus zentraler EMZ (T-Tetrade). Junge diplospore EZ-Initiale aus hinterer Tochterzelle einer seitlichen II. AZ und apospore EZ aus vorderster Chalazazelle. 800mal vergr.

Figur 2: *R. caesius* × *R. tomentosus*. Zwei junge diplospore EZ, die aus Tochterzellen einer langen II. AZ entstanden sind. Daneben wandelt sich eine lange II. AZ zur diplosporen Initialen um. 600mal vergr.

Figur 3: *R. caesius* × *R. rudis*. Diplospore EZ aus einer Deckzelle gebildet. 600mal vergr.

Figur 4: *R. caesius* × *R. Th. Reimers*. Diplospore EZ aus langer seitlicher II. AZ gebildet. 600mal vergr.

Figur 5: *R. caesius* × *R. procerus*. Apospore EZ verdrängt eine diplospore EZ. 600mal vergr.

Figur 6: *R. caesius* × *R. rudis*. Apospore EZ mit Großkernbildung. 600mal vergr.

Figur 7: *R. caesius* × *R. procerus*. Geschlechtsveränderungen in den Antheren. Eine zweikernige Tapetenzelle wächst zur EZ aus. Unten sind PMZ in Synizesis sichtbar. 400mal vergr.

Figur 8: *R. caesius* × *R. rudis*. Geschlechtsveränderungen in den Antheren. Einkerniger Embryosack aus einer Tapetenzelle gebildet; darüber junge EZ aus Antherenepidermis. 400mal vergr.

Figur 9: *R. Mercieri*. Geschlechtsveränderungen in den Antheren. Einkerniger ES füllt die ganze Thekenhälfte aus. 250mal vergr.

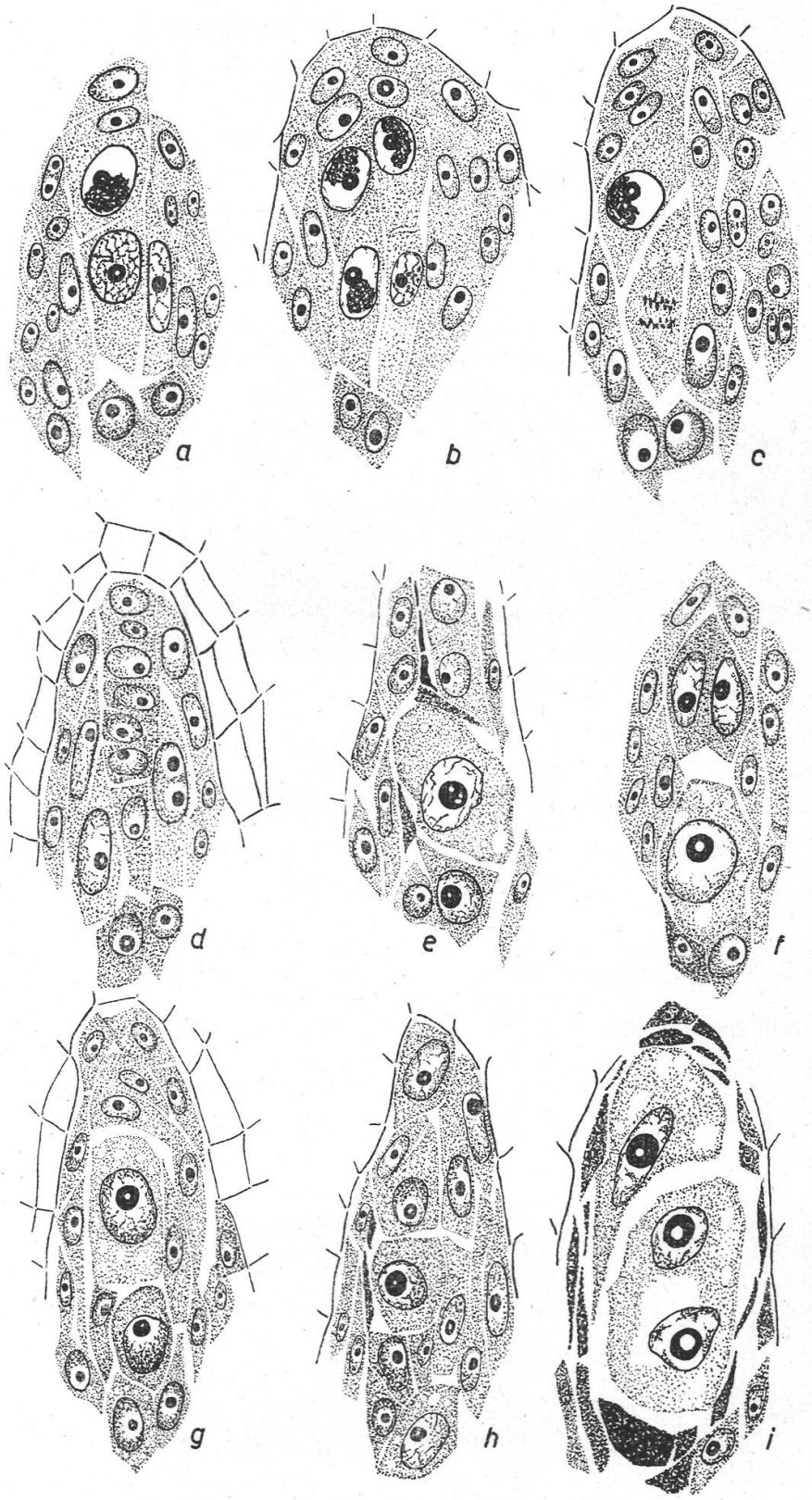


Abbildung 3
Embryosackentwicklung von *R. procerus*
a sekundäres Archespor, die zentrale EMZ wandelt sich um zur diplosporen Initialen, deren Deckzelle ist in Synizesis; *b* zwei lange II. AZ haben sich geteilt, davon befinden

In der ES-Bildung beim *R. caesius* × *R. procerus*-Bastard liefert die Chalaza mit 66 % den Hauptanteil aller EZ. Meistens ist es die vorderste Chalazazelle, die zum diploiden ES auswächst (Abbildung 4 *f*; Tafel IV, Figur 5), selten eine seitliche. Wird neben dem total «somatisierten» Archespor auch keine apospore EZ gebildet, so degeneriert die ganze Samenanlage und stirbt bald ab. Dies dürfte auch der Grund sein für die hohe Sterilität dieses Bastards. Ausnahmsweise wurden gut entwickelte ES mit stark ausgebildeter Eizelle gefunden. Sie bedingen die schwache Fruchtbarkeit dieses Hybriden.

R. caesius × R. rudis

Dieser Bastard stammt von zwei tetraploiden Elternformen und ist hexaploid. Wie wir schon besprochen haben, entstehen solche Additionsbastarde aus befruchteten, unreduzierten Eizellen. Der rein diplospore *R. caesius* zeigt uns, daß diploide, vom Archespor gebildete ES nicht befruchtungsbedürftig (pseudogam), aber befruchtungsfähig sind. Das Vermögen, unreduzierte befruchtungsfähige EZ zu bilden, kommt außer bei *Rubus* u. a. auch in der Gattung *Potentilla* vor (Rutishauser, 1948). Nach Gustafsson (1943) addieren bei den *Rubus*-Bastarden höchstens 5 %. Über *Potentilla* sagt Rutishauser (1948) folgendes aus: «Der Prozentsatz der B_{III}-Bastarde gibt weniger ein Maß für die Befruchtungsfähigkeit der unreduzierten Eizellen, als vielmehr ein solches für die gegenseitige Anziehungskraft der Gameten.» In diesem Falle ist die Art der Pollenpflanze und die genetische Beschaffenheit des Pollens von ausschlaggebender Bedeutung.

R. rudis

Von den vier bis sechs langen II. AZ vermögen alle die Meiose zu beginnen, aber nur teilweise zu Ende zu führen. Der Anteil an Haplonten ist bei *R. rudis* sehr hoch. Noch ganz seitlich liegende II. AZ bilden reduzierte EZ. Die zentral gelegene II. AZ geht wiederum als erste in Meiose und zeigt meistens T-Tetraden-Bildung. Nachträglich folgen auch die seitlichen Archesporzellen unter Bildung von normalen Tetraden. Öfters teilen sich die II. AZ, wobei deren vordere wie hintere Tochter-

---

sich drei Tochterzellen in Meiose; *c* Deckzelle einer seitlichen II. AZ in Meiose; *d* vier Makrosporen aus der zentralen EMZ bilden eine normale Tetrade; *e* Haplont; *f* zwei junge diplospore EZ aus langen II. AZ gebildet, darunter eine apospore EZ aus vorderster Chalaza; *g* diplospore EZ aus zentraler Archesporzelle, darunter junge apospore EZ; *h* diplospore Initiale in der Deckzelle und zwei diplospore Initialen aus Tochterzellen einer langen II. AZ und eine junge apospore EZ hinten aus der Chalaza; *i* zwei große diplospore EZ

a bis *i* 670mal vergr.

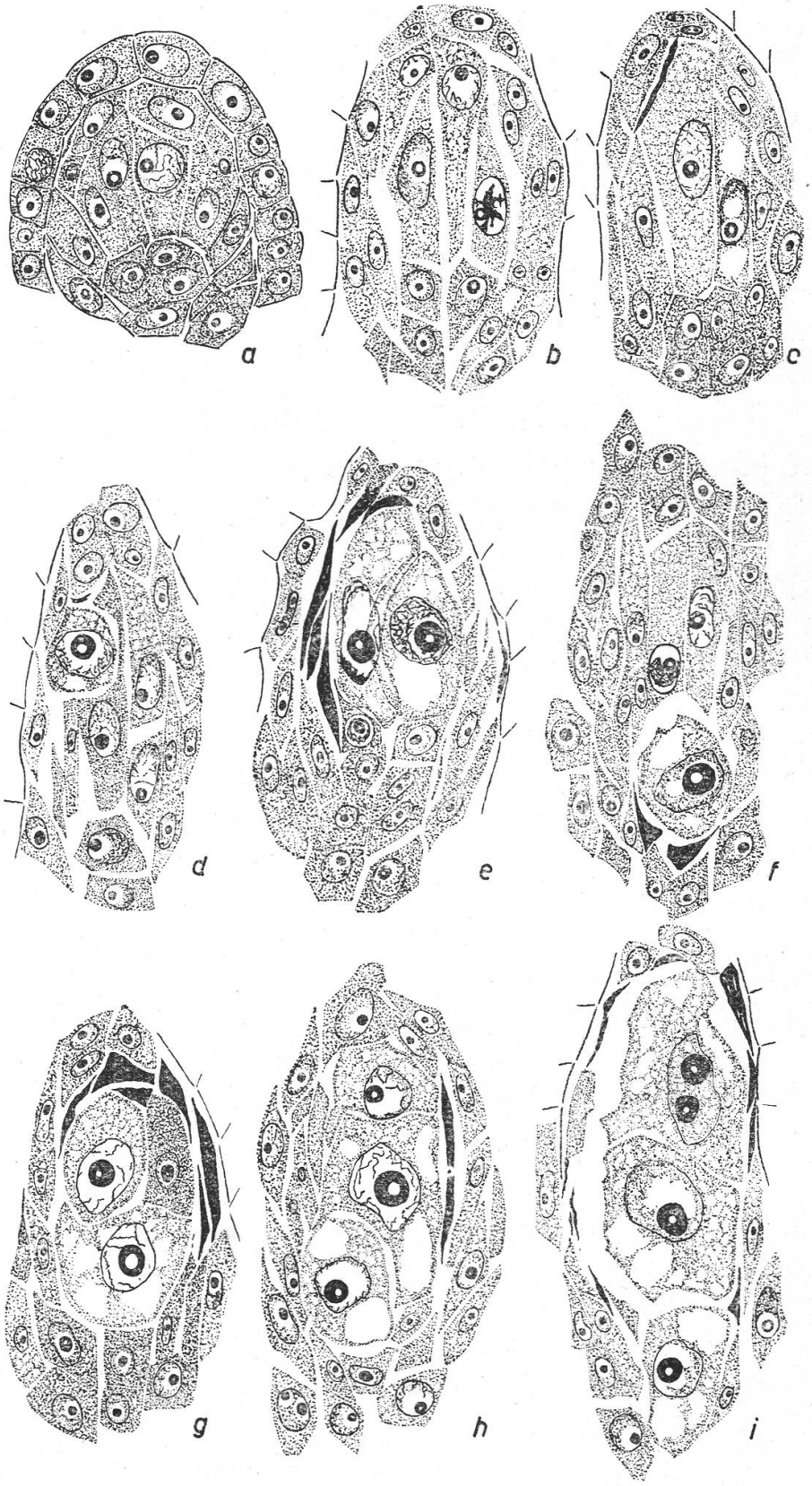


Abbildung 4
Embryosackentwicklung von *R. caesius* × *R. procerus*
a junges sekundäres Archespor; *b* drei EMZ, davon eine in Synizesis; *c* zwei diplospore Initialen in langen II. AZ; *e* zwei diplospore EZ aus langen II. AZ gebildet; *f* das

zellen den generativen Charakter beibehalten (Abbildung 5 *c*). In einer Samenanlage wurden drei solche Tochterzellen in Synizesis vorgefunden. Meiotische Prophasen in Deckzellen der zentralen EMZ sind sehr selten. In Deckzellen seitlicher EMZ konnte nie Meiose beobachtet werden.

Der Anteil an Diplosporie mit 67 % aller gebildeten EZ ist auch verglichen mit den meisten von Christen (1950) untersuchten Arten hoch. Meistens werden die diplosporen EZ aus langen II. AZ gebildet, wobei alle II. AZ dazu befähigt sind. Entsteht Diplosporie aus Tochterzellen des sekundären Archespors, so sind es eher die hinteren. In einer Samenanlage hatte sich die zentrale II. AZ geteilt, wobei beide Tochterzellen Diplosporie aufwiesen. Die Umwandlung der langen, zentralen EMZ zu diplosporen EZ wurde nur in zwei Samenanlagen beobachtet. Diplosporie aus Deckzellen der zentralen wie der seitlichen II. AZ ist wie bei *R. procerus* sehr häufig; sie macht einen hohen Anteil aus (Abbildung 5 *b*, *c*, *f*, *g*, *h*).

Die Aposporie entsteht in erster Linie aus den vordersten Chalazazellen (Abbildung 5 *h*, *i*), weniger aus tiefer liegenden oder seitlichen Zellen (Abbildung 5 *f*). Abbildung 5 *i* zeigt eine Samenanlage mit somatisiertem Archespor und großer aposporer EZ. Nur 21 % aller untersuchten Samenanlagen sind bei *R. rudis* rein apospor.

Das Vorkommen von mehr als einem Polkernpaar weist wiederum auf die Bildung zweier oder mehrerer fertiger ES hin.

R. caesius × *R. rudis*

Embryologisch zeigt dieser Bastard keine nennenswerten Abweichungen vom Elter *R. rudis*. Wir haben deshalb auf eine bildliche Darstellung verzichtet und verweisen auf einige Mikroaufnahmen in Tafel IV und V.

Das sekundäre Archespor besteht aus vier bis sechs langen II. AZ, welche das Vermögen besitzen, in Meiose zu gehen. Die zentral gelegene sowie die direkt anliegenden seitlichen II. AZ leiten die Meiose beinahe obligatorisch ein und führen sie auch zu Ende (Tafel IV, Figur 3). Ganz seitliche EMZ bilden noch recht öfters haploide EZ. Mit Ausnahme der zentralen können sich alle EMZ in Tochterzellen teilen, ohne dabei die Fähigkeit zur Meiose zu verlieren. Doch bilden sich aus diesen Tochterzellen eher diplospore EZ. Es trat sogar der Fall auf, daß die eine

---

sekundäre Archespor wird durch eine apospore EZ aus der vordersten Chalazazelle verdrängt. Die zentrale EMZ verharrt in Synizesis; *g* zwei diplospore EZ werden durch eine apospore EZ verdrängt; *h*, *i* mehrere diplospore und apospore EZ. Der Ursprung der jeweils in der Mitte liegenden diplosporen EZ kann nicht eindeutig bestimmt werden *a* bis *i* 670mal vergr.

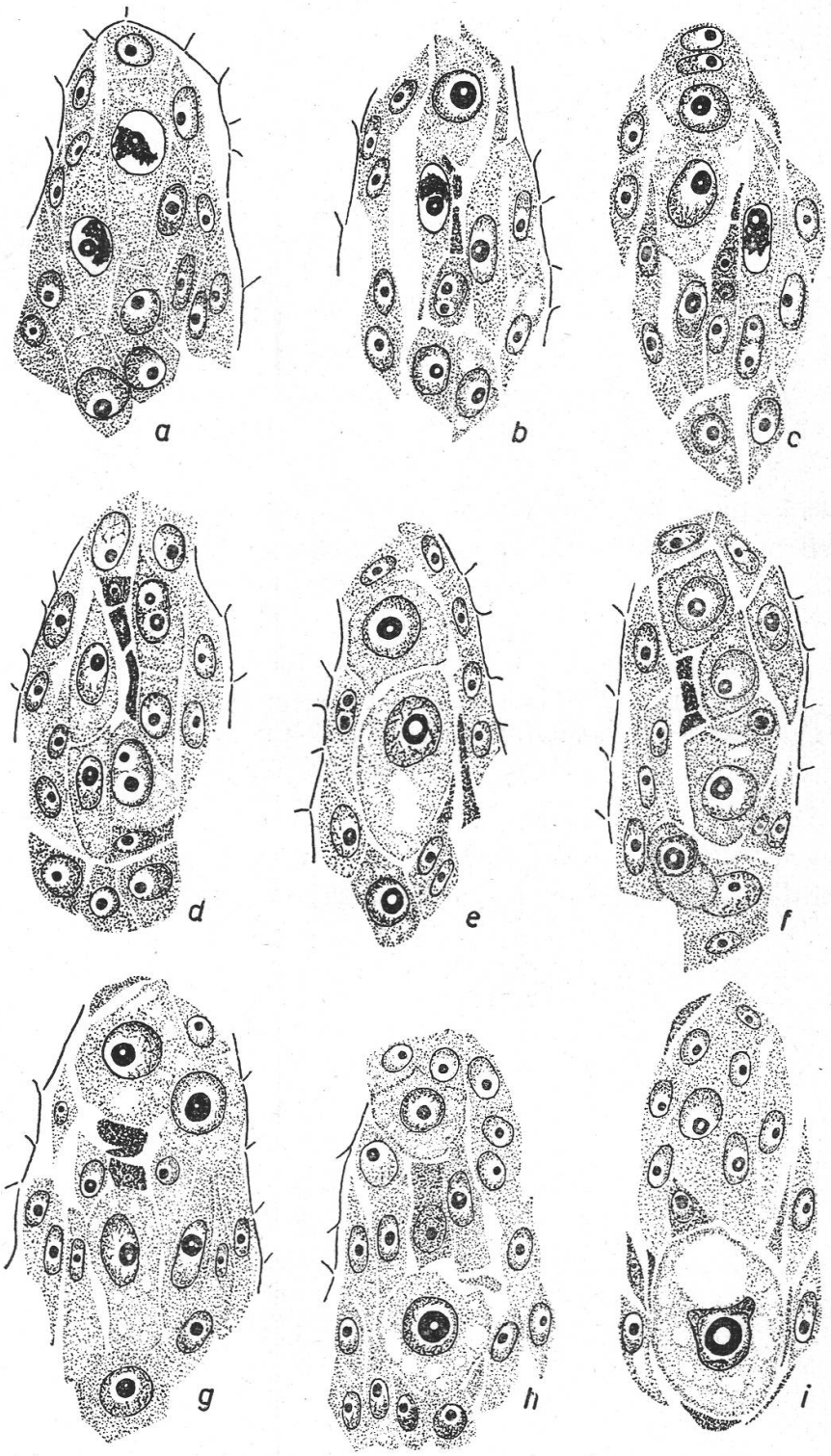


Abbildung 5
Embryosackentwicklung von *R. rudis*

a sekundäres Archespor mit zentraler und einer seitlichen EMZ im Synizesisstadium; *b* Haplont aus seitlicher EMZ, seitliche EMZ in Synizesis und diplospore Initiale in einer Deckzelle; *c* normale Tetrade aus einer seitlichen EMZ, vordere Tochterzelle einer zuäußerst liegenden II. AZ in Synizesis. Diplospore Initialen in einer vorderen Tochterzelle und in einer Deckzelle; *d* Haplont und mehrere diplospore Initialen aus

Tochterzelle unter Reduktionsteilung einen Haplonten bildete, während die andere zum diplosporen ES auswuchs. Die Umwandlung der Meiose zur Diplosporie zeigt sich in langen Archesporzellen wie in deren Tochterzellen. Die häufigste Tetradenform ist hier die normale Tetrade, weniger die T-Tetrade (Tafel V, Figur 1). Als Seltenheit wurde eine quadratische Tetrade gefunden. Letztere entstehen durch perikline Teilung der ersten meiotischen Teilung und antikline Teilungen der zweiten meiotischen Teilung. Kleinkernbildung in den Makrosporen konnte nicht beobachtet werden, doch zeigten sich in der Anaphase der zweiten meiotischen Teilung eliminierte Chromatinelemente, welche auf eine gestörte Meiose hinweisen.

Die Diplosporie tritt in 67 % der untersuchten Samenanlagen auf; dieser Prozentsatz ist für einen Bastard sehr hoch. Mit der Ausnahme der zentralen EMZ vermögen alle seitlichen II. AZ diplospore EZ zu bilden, ebenfalls deren Tochterzellen. Der Anteil aus der ersten ist aber bedeutend größer. Die Umwandlung der meiotischen Prophasen der zentralen EMZ in mitotische geschieht vor dem Synizesisstadium und konnte sehr oft beobachtet werden. Über meiotische Symptome (Prophasen, Synizesis) in den Deckzellen ist nichts bekannt, doch werden auch diplospore EZ aus Deckzellen von der zentral gelegenen wie von seitlichen EMZ gebildet (Tafel V, Figur 3).

Die Aposporie ist bei diesem Bastard sehr gering. Sie beträgt nur 33 % aller EZ. Vorwiegend sind es die vorderste, zentral gelegene und die vorderen seitlichen Chalazazellen, welche zu EZ auswachsen. ES aus tiefer gelegenen Chalazazellen sind seltener. Ferner zeigt Tafel V, Figur 6, einen aposporen ES mit Großkernbildung ähnlich den Riesenkernen bei *R. procerus*.

R. caesius × R. Th. Reimers

Dieser Bastard entstand spontan in der Nähe eines Gartens bei Wollerau. Er wurde uns ebenfalls von Herrn Lehrer Oberholzer zugewiesen. Der Elter *R. Th. Reimers* ist eine tetraploide Kultursorte mit unbekanntem Ursprung. In seiner Morphologie unterscheidet er sich, außer durch die Art der Bestachelung und seine Großfrüchtigkeit, kaum von *R. procerus Ph. J. Müller,* vermutlich entstammt er einer Knospenmutation von *R. procerus*.

Tochterzellen; *e* zwei diplospore EZ; *f* Haplont aus zentraler EMZ, diplospore EZ aus deren Deckzelle, diplospore Initiale aus seitlicher II. AZ und apospore Initiale aus seitlicher Chalazazelle; *g* Haplont (normale Tetrade), diplospore EZ aus Deckzelle und diplospore EZ aus vorderer Tochterzelle einer seitlichen II. AZ; *h* diplospore EZ aus Deckzelle und apospore EZ aus vorderster Chalazazelle. Dazwischen liegt das somatisierte Archespor; *i* somatisiertes Archespor mit aposporer EZ
a bis *l* 670mal vergr.

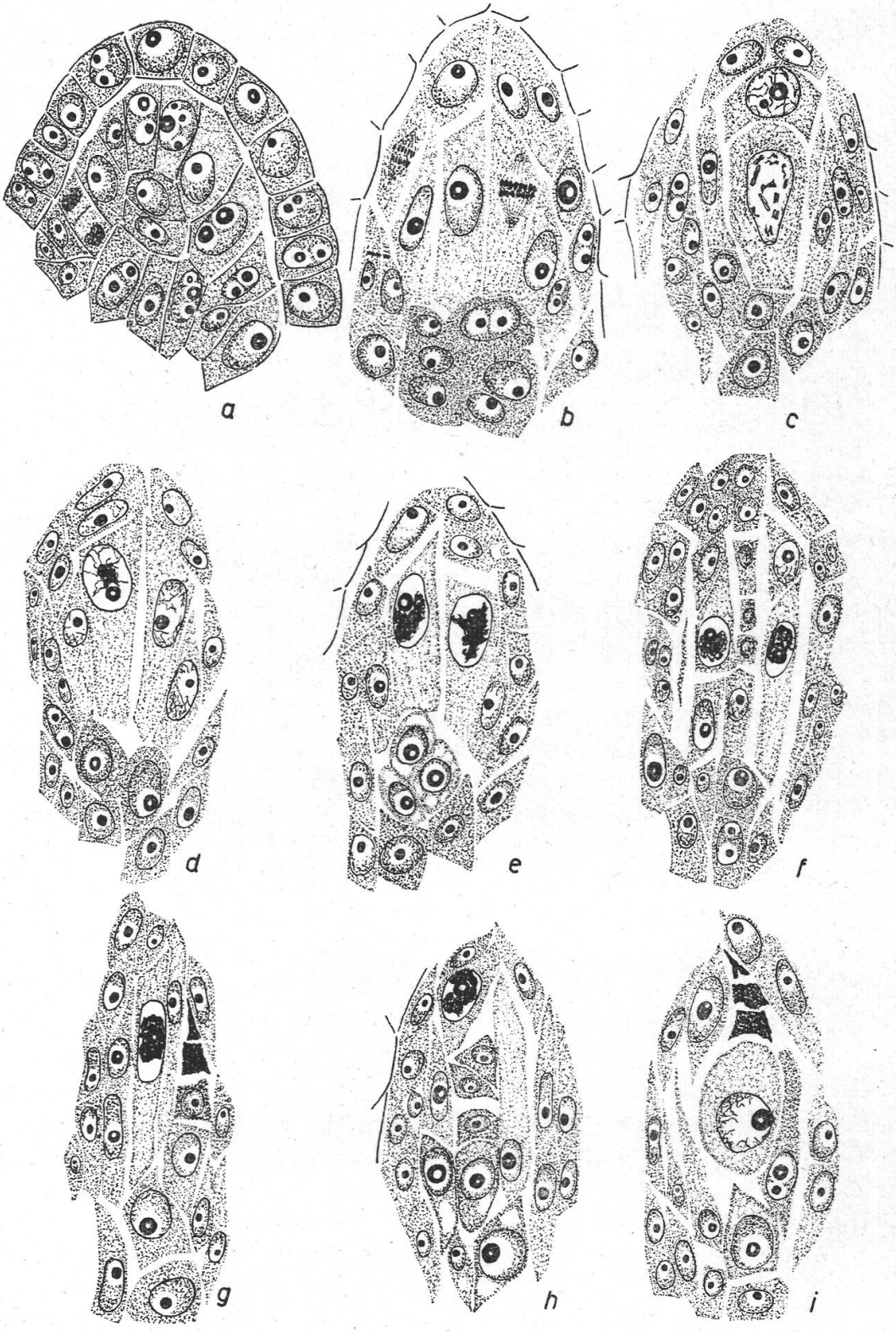


Abbildung 6

Embryosackentwicklung von *R. caesius* × *R. Th. Reimers*

a primäres Archespor; *b* sekundäres Archespor; *c* zentrale EMZ in Diakinese und deren Deckzelle mit meiotischen Prophasen; *d* seitliche EMZ in Synizesis; *e* zwei seitliche EMZ in Synizesis und drei apospore Initialen in der Chalaza; *f* zentrale EMZ hat vier Makrosporen gebildet. Links davon ist die vordere Tochterzelle einer II. AZ in

R. Th. Reimers wurde nachträglich von Christen zytologisch untersucht. Die Ergebnisse sind zurzeit noch unveröffentlicht. Nach persönlicher Mitteilung von Christen ist *R. Th. Reimers* partiell apomiktisch mit einer ähnlichen Archespor- und Embryosackentwicklung wie *R. procerus*. Das primäre Archespor von *R. caesius* × *R. Th. Reimers* ist als subepidermale Zellreihe weder gegen die Chalaza noch seitlich scharf abgegrenzt (Abbildung 6 *a*). Erst durch die Abgabe von Deckzellen und durch das Längerwerden der II. AZ differenziert sich das Archespor vom Nucellus (Abbildung 6 *b*).

Die vier bis sechs II. AZ besitzen die Fähigkeit, die Meiose zu beginnen; diese wird allerdings nur noch von den innern zu Ende geführt. Die zentral liegende II. AZ leitet, wie bei allen andern Formen, die Meiose ein und führt sie unter Reduktionsteilung fast ausnahmslos zu Ende (Abbildung 6 *c, h*; Tafel IV, Figur 2). Die vorherrschende Tetradenform ist hier die T-Tetrade, doch konnten auch einige normale Tetraden gefunden werden. Die vorwiegende Bildung von T-Tetraden aus der zentralen EMZ ist wahrscheinlich raumbedingt. Selten teilt sich die zentrale II. AZ in zwei Tochterzellen, wobei noch beide in Meiose zu gehen vermögen. Abbildung 6 *h* zeigt die vordere Tochterzelle der zentralen II. AZ in Synizesis, während die hintere Tochterzelle bereits einen Haplonten gebildet hat (T-Tetrade). In einer Samenanlage wuchs die hintere Tochterzelle zur diploiden EZ aus, während sich die vordere Tochterzelle vollständig somatisierte, so daß sie sich, ihrem Aussehen nach, von den übrigen Nucelluszellen nicht mehr unterschied. Selten beginnen die Deckzellen der zentralen EMZ die Meiose, wie es Tafel IV, Figur 2, zeigt. Spätere Stadien fanden sich allerdings nirgends mehr. Daß auch bei diesem Bastard die Meiose stark gestört ist, geht aus jenem Stadium der zweiten meiotischen Teilung hervor, wobei sich die eine Teilung in der Metaphase befand, während die andere die Anaphase bereits erreicht hatte. Die univalenten Chromosomen waren dabei eliminiert worden und lagen außerhalb des Kernraumes im Protoplasma.

Recht häufig bilden auch seitliche EMZ Haplonten (Abbildung 6 *g*). Teilen sich seitliche II. AZ, so geht ihnen der sexuelle Charakter nicht ganz verloren (Abbildung 6 *f*). Diese Teilungen sind bei *R. caesius* × *R. Th. Reimers* vorherrschend, wobei aber aus diesen Tochterzellen vorwiegend diplospore EZ entstehen, sofern sie nicht somatisiert werden (Abbildung 7 *d, e*).

Synizesis, rechts davon ist eine hintere Tochterzelle ebenfalls in Synizesis; *g* seitliche EMZ verharrt in Synizesis, während eine andere EMZ bereits einen Haplonten gebildet hat; *h* die vordere Tochterzelle der zentralen EMZ in Synizesis, während aus hinterer bereits ein Haplont entstanden ist. Links davon ist eine Tochterzelle als diplospore Initiale. Unten eine junge apospore EZ; *i* Haplont aus seitlicher EMZ (normale Tetrade) *a* bis *i* 670mal vergr.

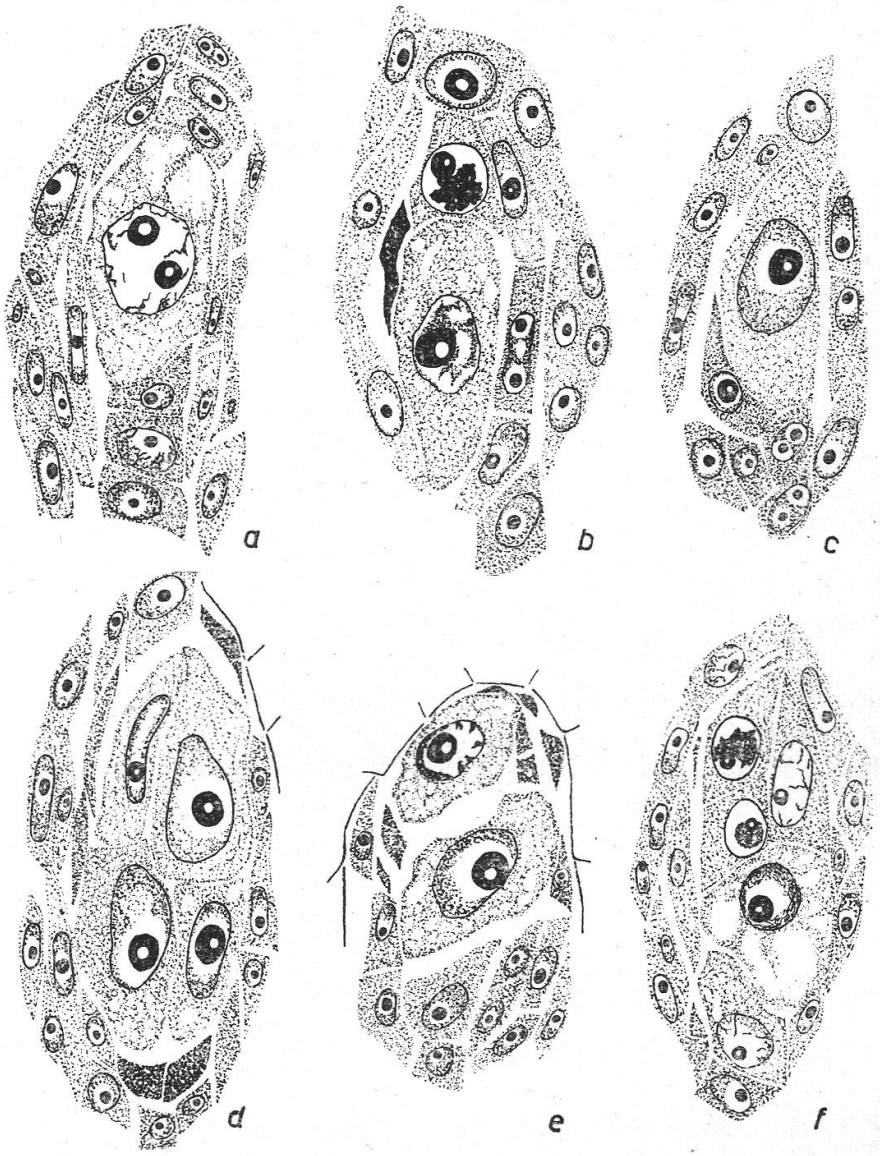


Abbildung 7
Embryosackentwicklung von *R. caesius* × *R. Th. Reimers*
a und *c* diplospore EZ aus langen II. AZ; *b* diplospore EZ aus seitlicher II. AZ verdrängt zentrale EMZ in Synizesis; *d* zwei diplospore und zwei apospore EZ; *e* zwei diplospore EZ, evtl. aus Tochterzellen einer II. AZ; *f* apospore EZ verdrängt das Archespor, darin sind zwei Tochterzellen in Synizesis
a bis *f* 670mal vergr.

Die Diplosporie mit 46 % ist relativ hoch. Die zahlenmäßige Verteilung von diplosporen EZ aus langen, seitlichen II. AZ zu solchen aus deren Tochterzellen ist ungefähr 1 : 1, wobei allerdings bei den letzteren die EZ aus den hinteren Tochterzellen den größeren Anteil haben (Abbildung 6 *h*). Diplospore EZ aus Deckzellen konnten nirgends mit Sicherheit festgestellt werden.

Apospore EZ entstehen aus vorderen, zentralen Chalazazellen (Abbildung 6 *f*; Tafel IV, Figur 6), weniger aus seitlichen oder tieferliegenden Zellen.

R. Mercieri

Das sekundäre Archespor entsteht in der gleichen Weise wie bei allen untersuchten *Rubi*. Von den vier bis sechs langen II. AZ geht als erste die zentral gelegene in Meiose. Sie ist häufig in Synizesis anzutreffen (Abbildung 8 *a*). Pachytän ist seltener, was auf eine kurze Dauer dieses Prophasenstadiums schließen läßt. Die Meiose kann unter Bildung von Haplonten zu Ende geführt werden. Als Tetradenform trifft man ausnahmslos die normale Tetrade an. Abbildung 8 *d* und *e* zeigen Kleinkernbildung in den Makrosporen. Bei ersterer ist es die zweitoberste, bei letzterer die zweitunterste Makrospore der normalen Tetrade, welche Kleinkernbildung aufweist. Es ist das erstemal, daß solche bei *Rubus* gefunden wurden. Trotzdem Christen (1950) in einer Diakinese von *R. Mercieri* viele Univalente beobachtete, verneint er das Vorkommen von Kleinkernen in den Makrosporen. Manchmal teilt sich die zentral gelegene II. AZ mitotisch in zwei Tochterzellen. Abbildung 8 *b* zeigt, daß dann der generative Charakter nicht immer verlorengeht. Es befinden sich beide Zellen in Synizesis. Weiter vermögen, allerdings nicht mehr so häufig, seitliche II. AZ in Meiose zu gehen (Abbildung 8 *c*). Die chalazale Makrospore entwickelt sich zum Haplonten (Abbildung 8 *i*). In einer Samenanlage befanden sich beide Tochterzellen einer seitlichen langen II. AZ in Meiose. Ob sie aber zu Ende geführt wird, konnte nicht abgeklärt werden.

Diplospore EZ entstehen durch Umwandlung der zentralen EMZ (Abbildung 8 *f*) oder aus deren Tochterzellen (Abbildung 8 *g*). Weiter entstehen diplospore EZ aus langen II. AZ (Abbildung 9 *a*) oder aus deren Tochterzellen (Abbildung 8 *i* und Abbildung 9 *a, c, e*). Die Zahl der Teilungen der II. AZ ist von Archespor zu Archespor verschieden, doch ist sie allgemein bei *R. Mercieri* sehr hoch.

Im Gegensatz zu den Resultaten von Christen (1950) ist der Anteil von diplosporen EZ aus Tochterzellen des sekundären Archespors mindestens so groß wie derjenige aus langen II. AZ. Erst dann, wenn sich die II. AZ mehrfach teilt, kann auf eine totale Somatisierung geschlossen werden. Eine weitere Art der Diplosporiebildung ist diejenige aus Deckzellen. Sie wurde aber nur einmal in der Deckzelle einer seitlichen II. AZ gefunden (Abbildung 8 *h*).

Neben Diplosporie tritt bei *R. Mercieri* auch Aposporie auf. Christen (1950) gibt einen Aposporiegrad von 58 % an. Der hier beschriebene *R. Mercieri* hingegen zeigt 76 % Diplosporie. Hierin sehen wir wiederum ein weiteres Merkmal, welches auf den Bastardcharakter dieser Art schließen läßt. Der Anteil an Aposporie ist bei dieser Standorts-

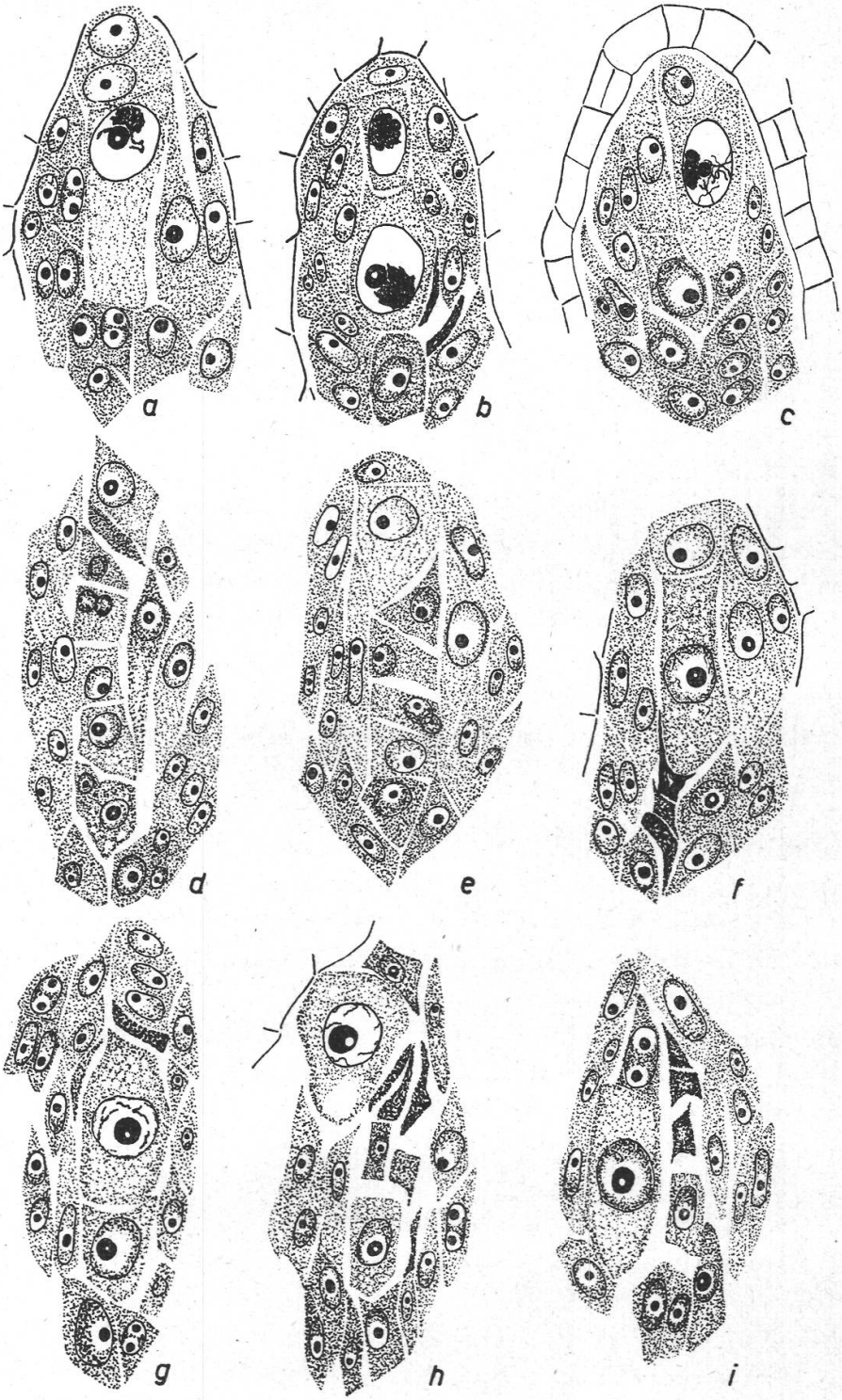


Abbildung 8

Embryosackentwicklung von *R. Mercieri*

a Archespor mit zentraler EMZ in Synizesis; *b* die zentrale EMZ hat sich geteilt, ihre Tochterzellen sind in Synizesis; *c* seitliche EMZ in Meiose; *d, e* Kleinkernbildung in den Makrosporen der zentralen EMZ; *f* Umwandlung der zentralen EMZ zur diplosporen EZ; *g* diplospore EZ aus vorderer Tochterzelle; *h* EZ aus Deckzelle; *i* normale Tetrade aus seitlicher EMZ und diplospore EZ aus hinterer Tochterzelle einer seitlichen II. AZ

a bis *i* 670mal vergr.

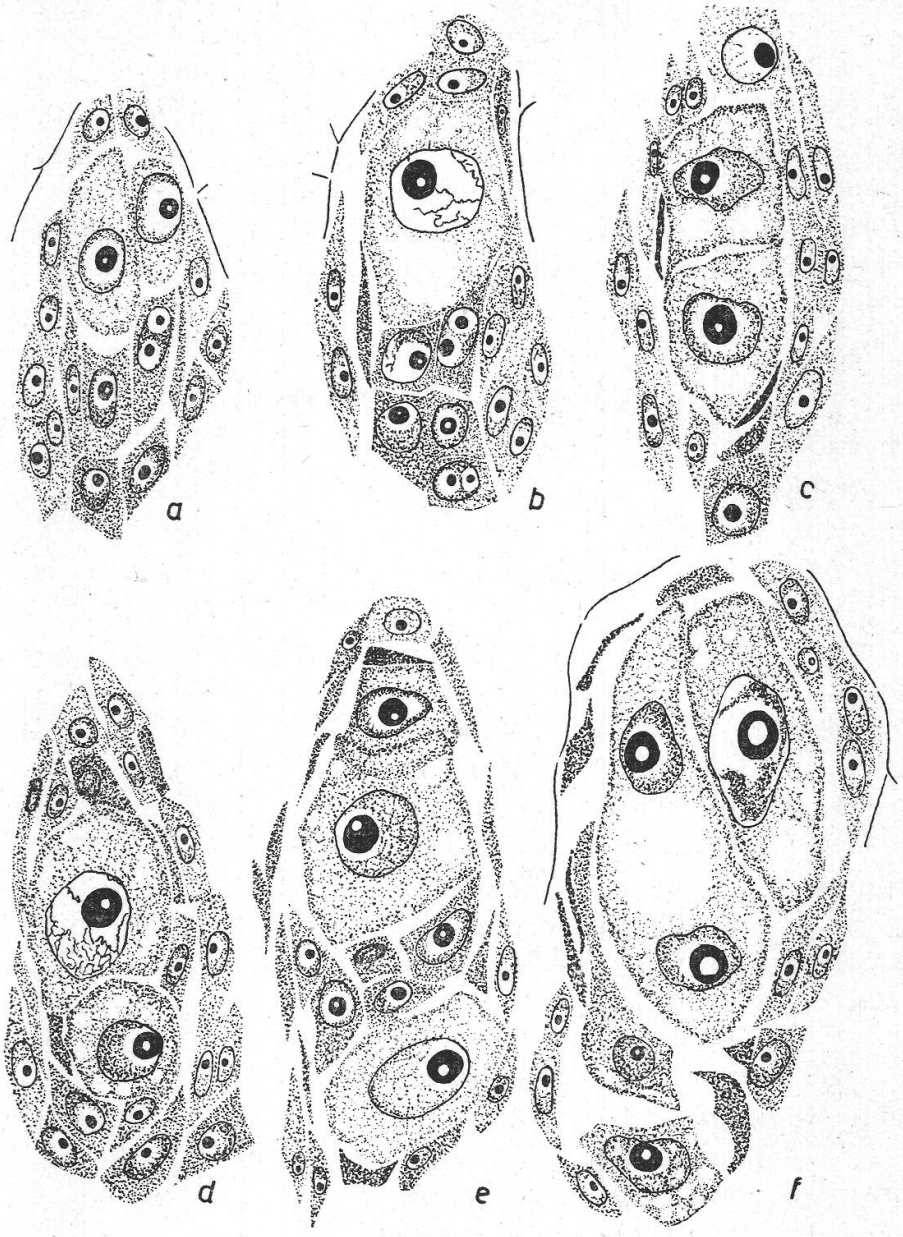


Abbildung 9
Embryosackentwicklung von *R. Mercieri*
a zwei diploide EZ aus vorderen Tochterzellen; *b* diplospore EZ; *c* zwei diploide EZ aus einer langen II. AZ nach deren Teilung; *d* diplospore EZ und eine apospore EZ aus vorderster Chalaza; *e* zwei diplospore EZ und eine apospore EZ aus der zentralen Chalaza; *f* mehrere diplospore EZ und ES; ganz unten eine apospore Initiale
a bis *f* 670mal vergr.

variante relativ gering. Vorwiegend sind es Chalazazellen der Spitze, welche zu diploiden EZ auswachsen (Abbildung 9 *d*). Ganz selten sind es Chalazazellen aus deren Zentrum (Abbildung 9 *e*). Oft treten auch in derselben Samenanlage diplospore und apospore EZ nebeneinander auf (Abbildung 9 *d*). Manchmal entwickeln sich dann eine ganze Anzahl EZ, so daß man nur in frühen Entwicklungsstadien sicher entscheiden

kann, welchen Ursprungs die ES sind (Abbildung 9 *f*). Von allen Samenanlagen weisen 29 % den gemischten Typ (Diplosporie und Aposporie) auf, während 61 % rein diplospor und 10 % rein apospor sind. Unsere Untersuchungen vermögen zu zeigen, daß es wichtig ist, den Standort der untersuchten Art genau zu umschreiben, da sich bei der apomiktischen Fortpflanzungsmöglichkeit Hybriden als Lokalvarietäten konstant erhalten können.

4. Embryo- und Endospermbildung

Über die Embryo- und Endospermbildung bei *Rubus* existieren außer einer kleinen Notiz von Péchoutre (1902) keine Angaben in der Literatur. Wir haben uns deshalb vorgenommen, die Verhältnisse bei einer Art zu untersuchen. Dazu diente *R. Mercieri*. Wie wir schon einleitend darlegten, stößt man mikrotechnisch auf große Schwierigkeiten, weil die Steinschalenbildung sehr früh einsetzt. Es mußte deshalb das gut und rasch eindringende Fixiergemisch nach Carnoy benützt werden. Die Artefakte im Innern des ES sind dann aber derart stark, daß ein Auszählen der Endospermchromosomen unmöglich ist. Aus diesem Grunde wurde die Heitzsche Nuclealquetschmethode (Rutishauser und Hunziker, 1950) versucht, jedoch erfolglos, da die *Rubi* feulgennegativ sind. Es konnte daher nicht einwandfrei festgestellt werden, ob zur pseudogamen Entwicklung des Embryos ein Befruchtung des sekundären Embryosackkernes notwendig ist oder ob überhaupt eine solche vorkommt.

Embryobildung

Nach der dritten mitotischen Teilung ordnen sich die acht Embryosackkerne bei den sexuellen wie bei den partiell apomiktischen *Rubi* (Christen, 1950) zum Eiapparat (Eizelle, zwei Synergiden), den Antipoden und den Polkernen (Abbildung 10 *a*). An ihrer Spitze findet sich bei den Synergiden je eine große Vakuole, und die etwas kleinen Kerne pflegen weiter hinten zu liegen. Die beiden Polkerne legen sich dicht aneinander, verschmelzen aber auch in alten, unbefruchteten Samenanlagen nie zum sekundären Embryosackkern.

In jungen ES können die drei Antipoden noch gut erhalten beobachtet werden, später degenerieren sie, und eine erkennbare Rolle kann nicht nachgewiesen werden. Die Eizelle liegt meistens nicht in der gleichen Ebene wie die Synergiden, sie befindet sich halbwegs zwischen ihnen und den Polkernen. Nun beginnt die Eizelle zu wachsen, wobei der größer werdende Kern sich gegen die Spitze der Zelle verschiebt, deren Polarität sich umgekehrt wie jene der Samenanlagen verhält. Basal vom Kern bildet sich dann eine riesige Vakuole (Abbildung 10 *c*). Bei dem pseudogamen *R. Mercieri* teilt sich nun die Eizelle unbefruchtet mit einer Querwand in eine Basal- und eine Apikalzelle. Bei der Spal-

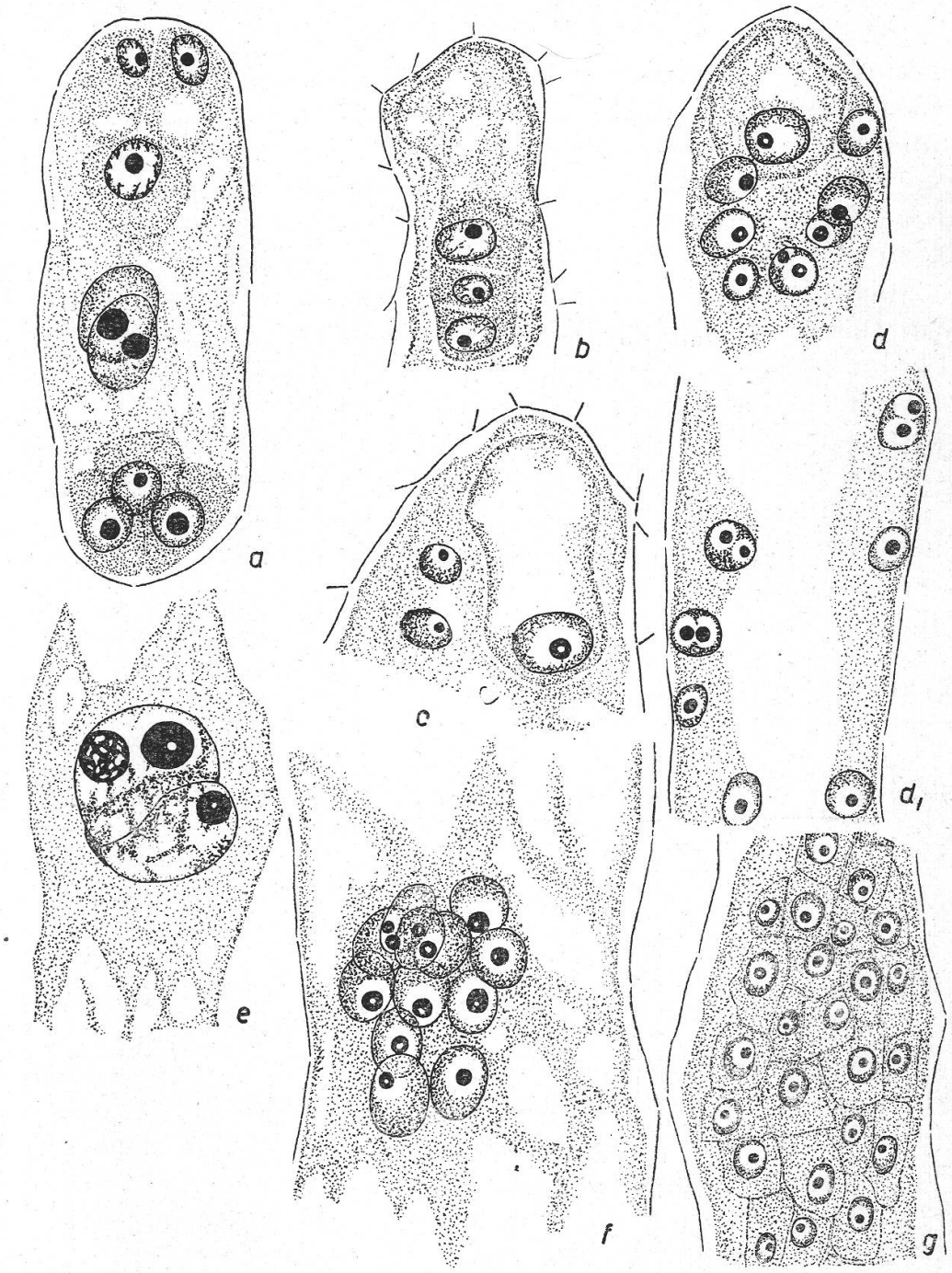


Abbildung 10
Embryo- und Endospermbildung bei *R. Mercieri*
a achtkerniger ES; *c* einzelliger Embryo; *b* dreizelliger Embryo;
e Polkerne im Verschmelzungsakt zum sekundären Embryosackkern; *d, f* nukleäres Endosperm; *g* zelluläres Endosperm
a, e und *g* 670mal vergr.
b, c, d und *f* 400mal vergr.

tung der ersteren kommt es ebenfalls zu einer Querwandbildung, und es resultiert dabei der dreizellige Embryo (Abbildung 10 *b*). Dieses Stadium ist erreicht, wenn das nukleäre Endosperm in das zelluläre übergeht.

Endospermbildung

Durch den Befruchtungsreiz, der sogenannten Pseudogamie, verschmelzen die beiden Polkerne zum sekundären Embryosackkern (Abbildung 10 *e*). Beim partiell apomiktischen *R. Mercieri* konnte nie ein Pollenschlauch im Embryosack beobachtet werden. Der sekundäre Embryosackkern beginnt sich nun im mikropylaren Teil des ES mitotisch zu teilen; dabei kann festgestellt werden, daß die Tochterkerne sich gegen die Chalaza hin verteilen (Abbildung 10 *d*). Mit fortschreitender Teilung werden die Kerne etwas kleiner, sie hängen verankert an Plasmafäden des ES. Das Endosperm wird nuklear angelegt, wobei sich die Kerne gleichzeitig teilen. Erst wenn der ganze ES mit Endospermkernen gefüllt ist, wird das zelluläre Endosperm gebildet, d. h. es werden Phragmoplasten zwischen je zwei Tochterkernen angelegt, die dann die Zellwände bilden (Abbildung 10 *g*). In einer Samenanlage verschmilzt jeweils nur ein Polkernpaar zum sekundären Embryosackkern, während die Polkerne anderer noch vorhandener ES unverschmolzen bleiben. Darin liegt wohl der Grund, warum bei *Rubus,* trotz dem Vorkommen mehrerer achtkerniger ES in der gleichen Samenanlage, keine Polyembryonie zu finden ist.

5. Die Pollenbildung im Zusammenhang mit Geschlechtsveränderungen in den Antheren der partiell apomiktischen Rubi

Einleitend wurde festgestellt, daß wir über die Meiose in den PMZ bei *Rubus* durch die Arbeiten von Gustafsson und andern ausführlich unterrichtet sind.

Von allen in dieser Arbeit untersuchten Formen wurde ebenfalls die Meiose in den PMZ studiert, wobei wir auf eine Abnormalität stießen, die einer Geschlechtsveränderung gleichkommt. Es würde an dieser Stelle zu weit führen, die Meiose aller dieser Arten und Bastarde zu beschreiben. Die Entwicklung des Pollens verläuft ja, im Gegensatz zu derjenigen des Embryosackes, bei allen Angiospermen weitgehend einheitlich, und auch die *Rubi* weichen von diesem allgemeinen Schema nicht ab. Wenn wir die Einteilung der weniger verschiedenen Entwicklungsmodi nach Wulff (1939 *b*) annehmen wollen, dann müssen wir die *Rubi* zum «Normaltyp» rechnen. Da wir in dieser Arbeit das Hauptgewicht auf die Beschreibung der Geschlechtsveränderungen legen, wollen wir die Schilderung der Pollenentwicklung auf einen Typ beschränken. Dazu dient der Artbastard *R. caesius* × *R. procerus.*

Die Antheren sind in der *Rubus*-Blüte spiralförmig angeordnet, wobei die innern höherstehenden Antheren etwas frühreifer sind. In allen PMZ innerhalb eines Antherenfaches beginnt die Meiose gleichzeitig, im Gegensatz zu den Antheren der gleichen Blüte, wo eine zeitliche Verschiebung in der Entwicklung festgestellt werden kann. Früh-

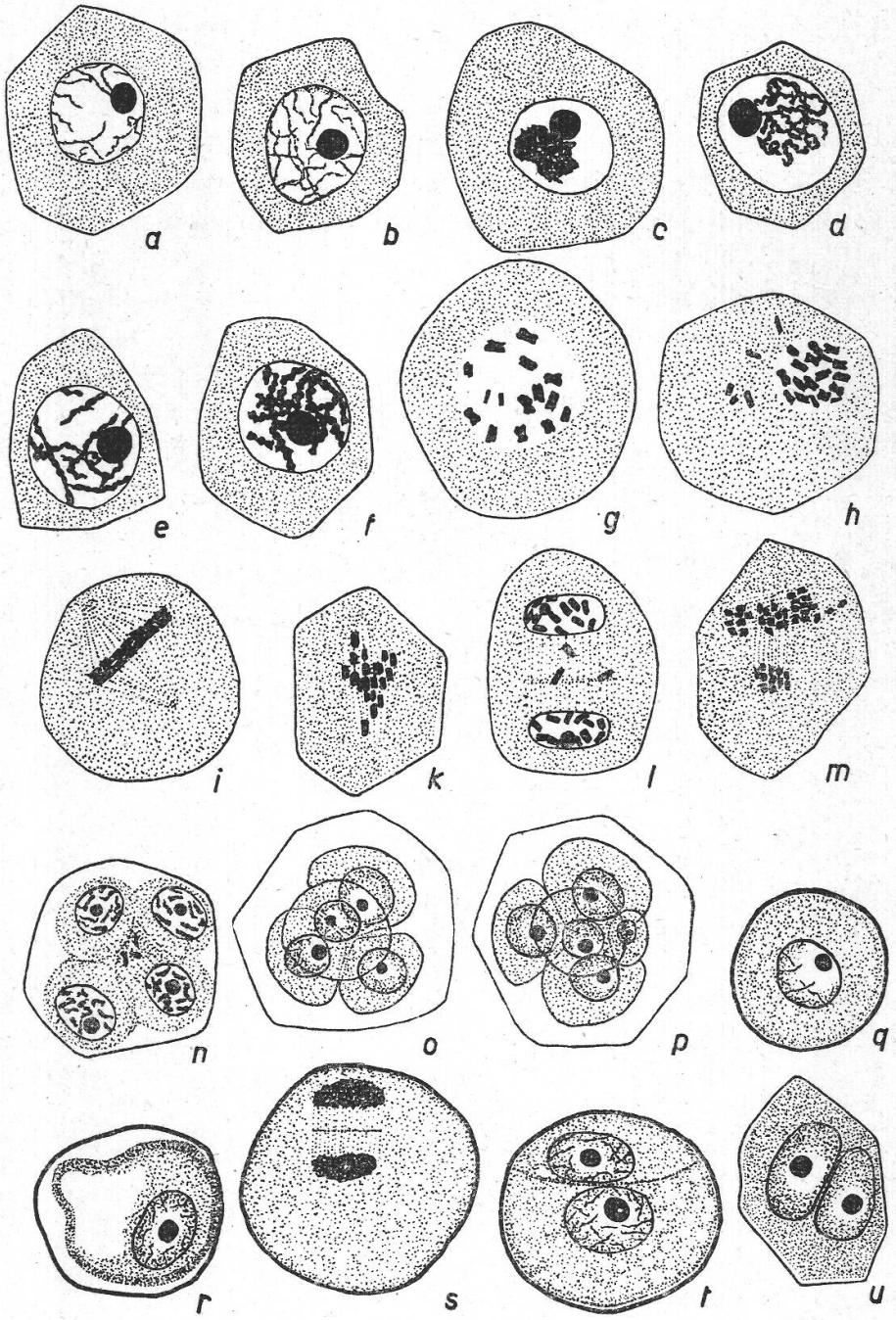


Abbildung 11

Pollenentwicklung von *R. caesius* × *R. procerus*

a Ruhekern; *b* Leptotän; *c* Synizesis; *d, e* frühes und spätes Pachytän; *f* Diplotän; *g, h* Diakinese; *i, k* homöotypische Teilung; *l* Interkinese; *m, n* heterotypische Teilung; *o* Tetrade; *p* Pentade; *q* junges Pollenkorn; *r* vakuolisiertes Pollenkorn; *s, t* Teilung des primären Pollenkernes in vegetativen und generativen Kern; *u* zweikernige Tapetenzelle

a bis *u* 1000mal vergr.

stadien der Prophase können kaum mit Sicherheit differenziert werden. Die Synizesis als Artefakt der Fixierung ist ebenfalls in derselben Theke gleichzeitig, sie erstreckt sich zeitlich vom Leptotän- bis Pachytänstadium. Pachytän- und Diplotänchromosomen zeigen komplizierte Verschlingungen, welche teilweise wenigstens auf homologe Chromosomen schließen lassen. Diakinesen (Abbildung 11 *g*) bieten ebenfalls Schwierigkeiten zu genauen Auszählungen der Gemini. Univalente Chromosomen sind relativ gut zu erkennen, anders liegen die Verhältnisse bei den polyvalenten. *R. caesius* × *R. procerus* ist tetraploid, weshalb die Möglichkeit zur Quadrivalenz besteht, welche aber nicht eindeutig festgestellt werden konnte. Die Verhältnisse liegen bei *Rubus* im allgemeinen sehr schwierig, so fanden z. B. Vaarama (1939) und Christen (1950) bei *R. caesius* sieben Gemini, während Gustafsson (1942) in den Diakinesen von *R. caesius* quadri- und trivalente Chromosomen ermittelte. Ferner soll nach Gustafsson (1933) der pentaploide *R. Bellardii* Penta-, Bi- und Univalente aufweisen. Das Vorkommen von Polyvalenz ist von Kern zu Kern verschieden. So zeigte nach Thomas (1940) bei elf untersuchten Diakinesen des tetraploiden *R. idaeus* keine das gleiche Bild wie die andere. Die Zahl der Quadri-, Tri-, Bi- und Univalenten schwankte von Kern zu Kern.

Aus den Abbildungen 11 *h* bis *n* ist ersichtlich, daß sowohl in der homöotypischen wie in der heterotypischen Teilung Chromatinelemente eliminiert werden. Eine Auszählung der Tochterkernchromosomen ist schwierig, doch kann behauptet werden, das aneuploide Tetraden entstehen. Diadenbildung, wie sie bei den *Rosaceen* häufig vorkommen (Kobel, 1927; Taeckholm, 1923), wurde bei *Rubus* nie beobachtet.

Trotz der häufigen Elimination von Chromatinsubstanzen ist die Bildung von Polyaden selten (Abbildung 11 *p*); wohl werden Pentaden und Hexaden gefunden. Nach dem Zerfall der Tetraden in die einzelnen Pollenzellen zeigt sich, bedingt durch deren Größe, öfters ein ganz uneinheitliches Bild. Zwergzellen entstammen größtenteils von Tetraden, welche wahrscheinlich nicht die genügende Anzahl Chromosomen erhielten. Sofort nach dem Zerfall der Tetraden setzt ein intensives Wachstum der nun selbständigen Pollenkörner ein, wobei schon sehr früh die Exine gebildet wird. Wenn der Pollen ungefähr den dreifachen Durchmesser der Tetradenzelle erreicht hat, erfolgt die Teilung des primären Pollenkernes in den generativen und vegetativen Kern. Als Begleiterscheinung ist jeweilen eine Vakuolenbildung unmittelbar vorher festzustellen, die aber bei gesunden Pollenkörnern wieder rückgängig gemacht wird. Pollenkörner mit sehr großen Vakuolen und mit Schrumpfungen des Plasmas gelangen offenbar nicht mehr zur Reife (Abbildung 11 *s*).

Das Tapetum ist bei *Rubus* in jungen Antheren einkernig. Es tritt dann eine mitotische Teilung auf, wobei der Phragmoplast rückgebildet wird, so daß zwei Kerne in der gleichen Zelle liegen (Abbildung 11 *u*). Nach Haefliger (1943) sind die Tapetenzellen von *Ranunculus auricomus* zwei- und vierkernig, ferner treten bei der gleichen Art Diakinesen in den Tapetenzellen auf. Der Autor ist daher der Ansicht, daß die Bildung vierkerniger Zellen für eine archesporale Herkunft der Tapetenzellen spreche. Die teilweise Chromosomenreduktion, wie sie hier vorliegt, muß um so mehr als Reminiszenz eines generativen Charakters gedeutet werden. Auch Christen (1950) sieht in den Schicht- oder Deckzellen des weiblichen Archespors Homologe der Tapetenzellen. Rein äußerlich unterscheiden sich die Antheren mit Geschlechtsveränderungen in keiner Weise von den übrigen. Sie können nur als solche erkannt werden, wenn sie zytologisch durch Mikroschnitte untersucht werden. Überraschenderweise sind es nicht PMZ, welche EZ bilden, sondern die das generative Gewebe umgebenden Tapetenzellen. Abbildung 12 *a* und Tafel V, Figur 7, zeigen einen Längsschnitt durch eine Theke, worin eine zweikernige Tapetenzelle in Umwandlung begriffen ist. Unterhalb derselben sind normale PMZ in meiotischer Prophase (Synizesis). Der zweite Tapetenkern beginnt nun zu degenerieren (Abbildung 12 *b*), die EZ wächst zu enorm großem Gebilde aus, sie verdrängt alle PMZ inklusive das übrige Tapetum, bis die ganze Theke vom ES ausgefüllt ist (Abbildung 12 *c* und Tafel V, Figur 9). Der Kern teilt sich nun zum zwei- und vierkernigen und später zum achtkernigen ES. Bei *R. rudis* wurde sogar ein vielkerniger ES (bis zu 20 Kerne) gefunden. In einer Theke von *R. caesius* × *R. Th. Reimers* wurde eine Antherenepidermiszelle zur EZ umgebildet, während im Innern der Theke zwei Tapetenzellen EZ bildeten (Abbildung 12 *e* und Tafel V, Figur 8).

Das Vorkommen von Geschlechtsveränderungen ist in der Gattung *Rubus* äußerst selten. So zeigten *R. Mercieri* 12 Fälle, *R. rudis* 16 Fälle, *R. caesius* × *R. rudis* 8, *R. caesius* × *R. Th. Reimers* 5, *R. caesius* × *R. procerus* 4 und *R. caesius* × *R. tomentosus* 3 weitere solche Umwandlungen, trotz der Bearbeitung eines zahlenmäßig enormen Materials. Der einzige Apomikt, bei dem keine Geschlechtsveränderungen gefunden wurden, ist *R. procerus*. Ferner wurden die zwei diploid-sexuellen Arten *R. idaeus* und *R. tomentosus* sowie der rein diplospore *R. caesius* untersucht, die alle keinerlei Anzeichen von Geschlechtsveränderungen zeigten.

Im Gegensatz zu zoologischen Objekten sind die Intersexe in der Pflanzenwelt weniger bekannt. So beschreibt Stow (1934) bei *Hyacinthus orientalis* Pollenembryosäcke, welche von normalen PMZ gebildet werden. «Sie zeigen deutliche weibliche Entwicklung im physikalisch-chemischen Charakter des Protoplasmas sowie in der physiologischen

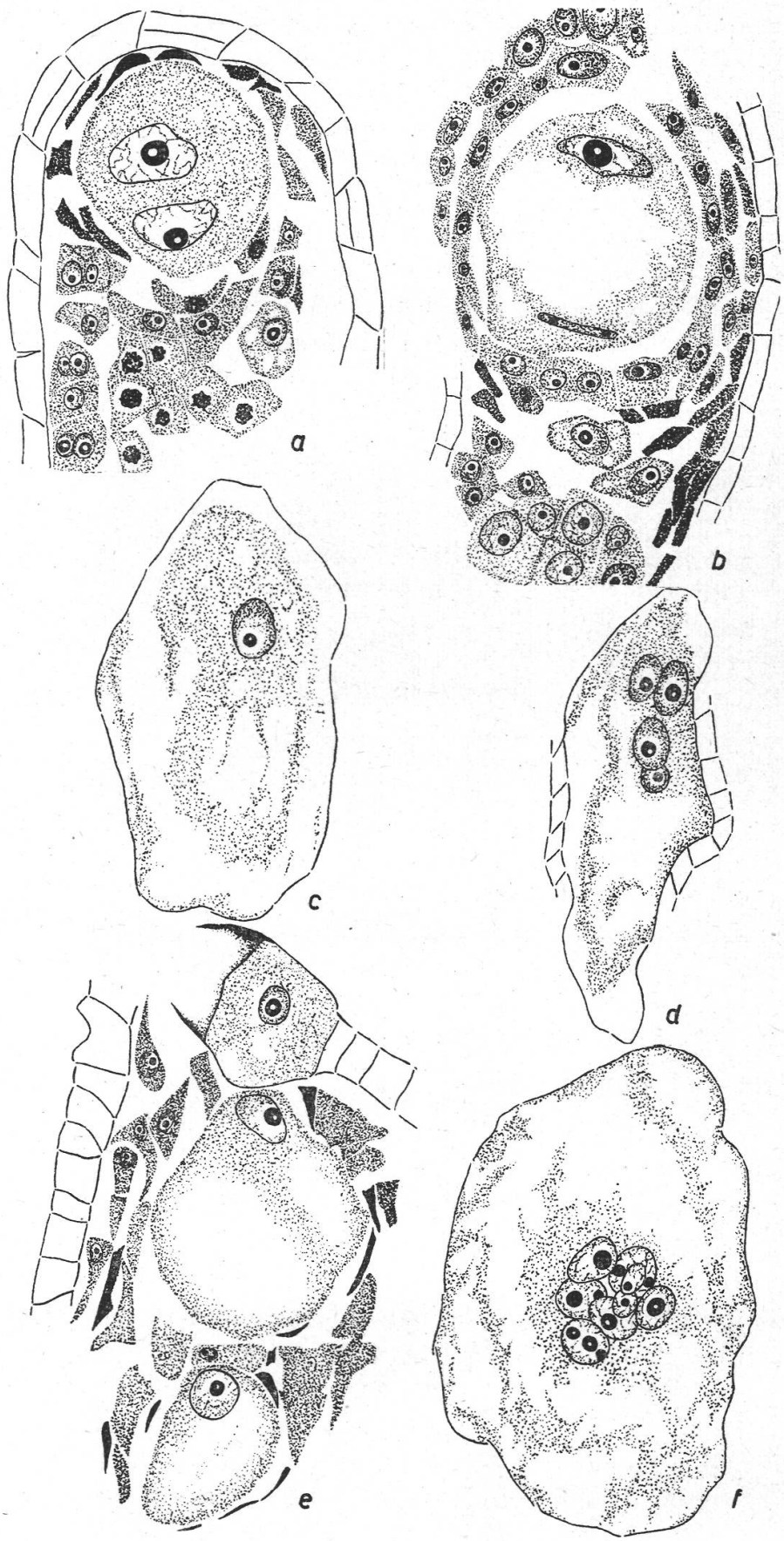


Abbildung 12

Funktion.» Es wurden dabei sogar sechzehnkernige Embryosäcke beschrieben. Weiter fand Geitler (1941) ES aus Pollenkörnern bei *Ornithogalum*. Bei dem Gartenbegonienhybrid *(Begonia hortensis)* gehen die Veränderungen so weit, daß am äußern Rande des Staubblattes richtige Narben gebildet werden (Grafl und Zwicky, 1950).

Über die Ursachen solcher Geschlechtsumbildungen bestehen einige Hypothesen, welche aber noch in keiner Weise verifiziert sind. Stow geht von der Voraussetzung aus, daß die PMZ männliches wie weibliches Potential besitzen. Unter normalen Bedingungen sei das männliche Potential dominant, was zur Bildung von männlichen Gameten führe. Aber unter abnormalen Bedingungen, beim Freiwerden von «Nekrohormonen», dominiere das weibliche Potential, und das Resultat sei die Bildung von embroysackähnlichen Strukturen. Geitler schließt sich dieser Theorie an, da bei *Ornithogalum* Embryosackbildung nur in Antheren mit zugrunde gegangenen Pollen erfolge. Nach Naithani (1937) sind solche Erscheinungen bei *Hyancinthus orientalis* nicht hormonalen, sondern thermischen Ursprungs. Grafl und Zwicky kommen zu ähnlichen Resultaten. Bei *Begonia* treten solche Umwandlungen im Herbst stärker in Erscheinung, da dann die Temperatur niedriger und die Lichtintensität geringer ist. Geitler stellt bei seiner Arbeit abschließend fest, daß es sich bei *Ornithogalum* sehr wahrscheinlich noch um eine genotypisch kontrollierte, nicht beliebig durch Außenumstände induzierbare Erscheinung handle, denn in ökologisch sehr gleichartigen Beständen wiesen sie nur einzelne Arten auf.

Es ist auch bei *Rubus* wahrscheinlich, daß es sich, nebst andern, noch unbekannten Faktoren, um eine genotypisch kontrollierte Erscheinung handelt, weil weder bei sexuellen noch rein diplosporen Arten, sondern nur bei Apomikten Geschlechtsumbildungen beobachtet werden konnten.

6. Kastrationsversuche

Die Pseudogamie bei *Rubus* wurde von Gustafsson (1930) bewiesen. Er zeigte, daß kastrierte und unbestäubte Blüten niemals Samen ansetzen, daß also keine autonome Apomixis vorliegen kann.

Abbildung 12

Geschlechtsveränderungen in den Antheren der *Rubi*

a *R. caesius* × *R. procerus*. EZ aus zweikerniger Tapetenzelle. Unten sind PMZ in Synizesis. 400mal vergr.

b *R. Mercieri*. EZ aus zweikerniger Tapetenzelle, wobei der zweite Tapetenzellenkern degeneriert. Unten sind PMZ in früher meiotischer Prophase. 170mal vergr.

c *R. caesius* × *R. rudis*. Einkerniger ES füllt die ganze Theke aus. 170mal vergr.

d *R. caesius* × *R. rudis*. Vierkerniger ES. 400mal vergr.

e *R. caesius* × *R. Th. Reimers*. Zwei einkernige ES, darüber eine EZ in der Antherenepidermis. 170mal vergr.

f *R. Mercieri*. Die acht Kerne des ES liegen zentral. 170mal vergr.

Uns interessierten nun die zytologischen Verhältnisse solcher kastrierter, unbefruchteter Blüten. Dazu diente ein Strauch von *R. caesius* × *R. tomentosus*.

Die Blütenknospen wurden zirka zwei Tage vor dem Aufblühen geöffnet und die Antheren vermittelst einer Pinzette entfernt. Durch die spiralförmige Anordnung der Antheren werden die zuunterst auf dem Blütenboden sich befindenden männlichen Organe leicht übersehen. Es ist also äußerste Sorgfalt am Platze.

Über die kastrierten Blüten wurde eine Pergamenthülle gestülpt und von unten her mit einem Wattebausch das Eindringen von Pollen verhindert. Sechs Tage nach dem mutmaßlichen Aufblühen mußten die Blüten fixiert werden, da sich infolge der warmen Witterung bereits Absterbeerscheinungen zeigten. Zytologisch konnten folgende Beobachtungen gemacht werden:

Die Eizelle zeigt gesundes Aussehen mit einer großen basiklinen Vakuole. Teilungen konnten nirgends beobachtet werden. Es liegt also keine autonome Embryobildung vor. Die Polkerne liegen eng aneinander, verschmelzen aber nirgends zum sekundären Embryosackkern, woraus gefolgert werden kann, daß zur Endospermbildung Befruchtungsreiz obligat ist. Die beiden Synergiden weisen starke Absterbeerscheinungen auf, während die Antipoden teilweise schon rückgebildet sind.

II. Besprechung der Ergebnisse

1. Archesporentwicklung

Das vielzellige Archespor von *Rubus* wurde von Christen (1950) ausführlich mit solchen von andern *Rosaceen, Polygonaceen* und *Urticaceen* verglichen.

Die Entwicklung des Archespors von *Rubus* ist teilweise sehr ähnlich mit jenen der Gattung *Alchemilla* und *Elatostema,* welche von Fagerlind (1944) ausführlich beschrieben worden sind. Fagerlind stellt u. a. fest, daß bei gewissen *Rosaceen* (*Alchemilla,* Murbeck, 1901), *Polygonaceen* (*Oxyria,* Edman, 1929) und *Urticaceen (Elatostema)* Reduktionsreihen existieren. Er schildert sie folgendermaßen:

«Die ganz junge Samenanlage besteht aus einem undifferenzierten Gewebe. Daraus wird vorerst das primäre Archespor und aus diesem durch Abgabe von Deckzellen das sekundäre Archespor gebildet. Aus diesen II. AZ entstehen dann bei Beginn der Meiose EMZ. Bei den obgenannten Familien befinden sich nun Vertreter, bei denen Reduktionsreihen auftreten. Das primäre Archespor ist peripher nicht genau abgegrenzt. Beim sekundären Archespor vermögen die peripheren II. AZ nicht mehr in Meiose zu gehen, sondern teilen sich somatisch. Die

Tochterzellen unterscheiden sich kaum mehr vom vegetativen Nucellus; doch vermögen diese teilweise noch EMZ zu bilden. Die peripheren II. AZ bilden also einen Übergang zwischen typischem Archespor und vegetativem Nucellusgewebe. Dasselbe gilt auch für den peripheren Teil des primären Archespors, das nicht in typische II. AZ umgewandelt worden ist.»

«Bei der Gattung *Elatostema* finden sich diese Arten in wechselndem Grade. Bei sämtlichen wurde ein mehrzelliges primäres Archespor angelegt, das peripheren Übergang zum Nucellusgewebe zeigte. Unter den verschiedenen Arten von *Elatostema* haben diese peripheren Übergangszellen verschiedenen Umfang, weshalb das sekundäre Archespor verschiedene Größen aufweist. In extremen Fällen erhält man sogar den Eindruck, daß ein solches gar nicht vorhanden ist. Trotzdem hier keine Differenzierung mehr eintritt, vermag dennoch eine Zelle, die auch somatisches Aussehen hat, in Meiose zu gehen. Diese Zellen müssen dessen ungeachtet als potentielle Sporenmutterzell-Produzenten betrachtet werden.»

In dieses System ordnet nun Christen auch die *Rubi* ein, ausgehend von *R. caesius,* wo alle I. AZ zu II. AZ werden. Diese alle sowie ihre Tochterzellen und sogar die Deckzellen können zu EMZ werden. Das Ende der Reihe, allerdings nur die von Christen untersuchten Arten, bilden die *Vestiti.* Hier werden nicht mehr alle I. AZ zu II. AZ und nur noch selten Tochterzellen vom sekundären Archespor gebildet. Letztere werden nie zu EMZ. Das ganze Archespor kann somatisiert werden, so daß manchmal beinahe undifferenzierte Nucelli entstehen.

Innerhalb der von uns untersuchten *R. caesius*-Bastarde sind ebenfalls solche Reduktionsreihen festzustellen. Gehen wir aus von *R. caesius* × *R. Th. Reimers,* so können hier noch öfters aus seitlichen II. AZ EMZ gebildet werden. Tochterzellen seitlicher II. AZ sowie Deckzellen vermögen noch die Meiose zu beginnen, sie aber nicht mehr zu Ende zu führen. Sie scheinen irgendwie geschwächt zu sein und stellen typische Übergangsstadien zur Somatisierung dar. Direkt anschließend würde *R. caesius* × *R. rudis* folgen. Diese beiden Bastarde besitzen noch eine geringe Tendenz zur Bildung des beschriebenen *Caesius*-Archespors. Als weiteres Glied der Reihe bildet *R. caesius* × *R. tomentosus* nur noch selten haploide EZ aus seitlichen II. AZ, und noch seltener beginnen Tochterzellen die Meiose. Die Reihe schließt dann *R. caesius* × *R. procerus.* Bei diesem Bastard wird die Meiose nur noch von der zentralen II. AZ begonnen, sehr selten noch von einer seitlichen II. AZ, aber nirgends mehr zu Ende geführt; er stellt daher praktisch einen reinen Apomikten dar.

Es ist schwierig, festzustellen, ob die Ursachen zur Bildung von Reduktionsreihen bei *Rubus* und den von Fagerlind beschriebenen Gattungen gleicher Natur sind. Im Falle *Rubus* sind es wahrscheinlich

Störungen der Chromosomenverhältnisse, welche dann eine allgemeine physiologische Schwächung des generativen Gewebes verursachen. Es läßt sich nämlich feststellen, daß mit abnehmender Sexualität der Diplosporiegrad ebenfalls zugunsten der Aposporie abnimmt.

2. Diplosporie- und Aposporieverhältnisse bei den Bastarden

Die unreduzierten ES können bei apomiktischen *Rubi* aus zwei verschiedenen Geweben hervorgehen: aus dem Archespor (Diplosporie) und aus dem somatischen Gewebe des Nucellus (Aposporie). Im Falle von Diplosporie können sich EZ aus zentralen oder seitlichen II. AZ entwickeln. Diese Zellen gehen häufig noch in Meiose, sie können deshalb als generative Zellen betrachtet werden. Von Art zu Art verschieden gehen auch EZ aus somatisierten II. AZ hervor. In diesem Falle werden sie ebenfalls zur Diplosporie gezählt, weil sie unverkennbare Abkömmlinge des generativen Gewebes sind. EZ aus Deckzellen werden gleichfalls zur Diplosporie gerechnet, weil sie vom generativen Gewebe gebildet werden und bei gewissen Arten noch in Meiose gehen. Apospore EZ gehen aus typischen somatischen Zellen der Chalaza hervor oder aus I. AZ, welche ohne Abgabe einer Deckzelle EZ bilden und deshalb nicht mehr zum generativen Gewebe gezählt werden können (vgl. *Vestiti,* Christen, 1950).

Rubus bietet allgemein ganz eigenartige Verhältnisse. Mit Ausnahme von *R. caesius,* der rein diplospor ist, können in der gleichen Samenanlage diplospore und apospore EZ entstehen. Rein apospore Arten konnten bis jetzt nicht gefunden werden. Bei den verschiedenen Arten

Tabelle 2

Zahlenverhältnis von Diplosporie und Aposporie

Eltern	Diplosporie	Aposporie	Bastarde	Diplosporie	Aposporie
**R. caesius* *R. rudis*	100 % 67 %	0 % 33 %	*R. caesius* × *R. rudis*	67 %	33 %
**R. caesius* ***R. Th. Reimers*	100 % 80 %	0 % 20 %	*R. caesius* × *R. Th. Reimers*	46 %	54 %
**R. caesius* **R. tomentosus*	100 % sex.	0 % —	*R. caesius* × *R. tomentosus*	34 %	66 %
**R. caesius* *R. procerus*	100 % 61 %	0 % 39 %	*R. caesius* × *R. procerus*	34 %	66 %
R. Mercieri **R. Mercieri*	76 % 58 %	24 % 42 %			

* Nach Christen (1950).
** Nach Christen (mündliche Mitteilung).

und Bastarden treten die beiden Entwicklungstypen gemischt in verschiedener Häufigkeit auf. Tabelle 2 zeigt den prozentualen Anteil der Diplosporie und Aposporie der Elternformen wie denjenigen der Bastarde.

Aus Tabelle 2 ist ersichtlich, daß im allgemeinen durch die Bastardierung der Aposporiegrad stark zunimmt. Möglicherweise besteht darin ein Zusammenhang mit der Reduktion des sekundären Archespors. *R. caesius* × *R. rudis* macht davon eine Ausnahme. Dies mag wohl daher kommen, weil er ein Additionsbastard ist. Das Zahlenverhältnis ist gleich demjenigen des Elter *R. rudis*.

Tabelle 3

Häufigkeit von reiner Diplosporie zu reiner Aposporie und zum gemischten Typ

	Reine Diplosporie	Reine Aposporie	Diplosporie + Aposporie
R. caesius × *R. rudis*	52 %	19 %	29 %
R. caesius × *R. Th. Reimers*	33 %	41 %	26 %
R. caesius × *R. tomentosus*	14 %	47 %	39 %
R. caesius × *R. procerus*	14 %	45 %	41 %

Die zytologischen Befunde bei diesen Hybriden stimmen annähernd mit den Kreuzungsversuchen von Lidforss (1907) überein. Bei der Kreuzung von *R. caesius* mit andern apomiktischen *Moriferi* erhielt er in wechselnder Anzahl echte wie falsche Bastarde (metromorph). In einem Kreuzungsversuch von *R. caesius* × *R. nemoralis* erhielt er neben drei falschen vier echte Bastarde. In einem zweiten Versuch mit den gleichen Eltern erhielt er 25 falsche und fünf echte Bastarde; bei *R. caesius* × *R. plicatus* nur drei echte Bastarde und bei *R. caesius* × *R. thyrsoideus* 40 falsche Bastarde. In früher angestellten Kreuzungsversuchen von Lidforss (1905) resultierte bei *R. caesius* × *R. thyrsoideus* nur ein Exemplar, das ein echter Bastard war. Bei *R. caesius* × *R. plicatus* entstanden damals zum größten Teil metromorphe Nachkommen. Nach der Ansicht Lidforss' ist die Bildung falscher Bastarde bedeutender als diejenige von echten Bastarden. Bei der Kreuzung dieser *Caesius*-Bastarde mit andern *Moriferi* erhielt er wiederum in wechselnder Anzahl echte und falsche Bastarde. Ob jeweils mehr echte oder mehr falsche Bastarde entstehen, beruht teilweise auch auf Zufall. Die Resultate von Lidforss stützen sich ja nicht auf Durchschnittszahlen.

Die Kreuzungen zwischen sexuellen Species und dem tetraploiden *R. caesius:* z. B. *R. tomentosus* × *R. caesius* und *R. ulmifolius* × *R. caesius,* sind nach Lidforss in beiden Fällen vollständig steril. Dieses Resultat wäre auch von unserem *R. caesius* × *R. tomentosus* zu erwarten, doch beruht bei diesem Bastard die Fertilität auf einem hohen Aposporiegrad. Die Aposporie erhielt er wahrscheinlich, wie wir früher

darlegten, von genetisch nicht mehr reinen Eltern. Durch die Bastardierung entstand eine triploide Form, wobei möglicherweise die Aposporie durch eine Schwächung des sekundären Archespors stärker zum Durchbruch kam.

Durch die Untersuchungen von Christen (1952) wissen wir nun, daß Diplosporie und Aposporie nicht durch den gleichen Faktor vererbt werden. Die Tatsache, daß *R. caesius* nur Diplosporie, aber keine Aposporie aufweist, deutet schon darauf hin. Bei der zytologischen Untersuchung von *R. caesius* × *R. idaeus* (sexuell und diplospor × sexuell) zeigten sich bei allen Pflanzen dieses Bastards Diplosporie und Sexualität gemischt. Christen kommt nun zu folgendem Vererbungsschema:

R. caesius	DD dd	×	*R. idaeus*	DD
Gameten	Dd			D
F_1		*DDd*		

(*D* = Sexualität, *d* = Diplosporie, intermediäre Vererbung)

Bei den *Caesius* × *Moriferi*-Bastarden tritt in der gleichen Samenanlage Sexualität, Diplosporie und Aposporie auf, also gleich wie bei allen apomiktischen *Moriferi*. Die Annahme liegt nahe, daß sich auch Aposporie ± intermediär vererbt, weil bei den Kreuzungen von *R. caesius* (rein diplospor) mit verschiedenen tetraploiden Arten ganz verschiedene Zahlenverhältnisse (Diplosporie : Aposporie) resultieren. Diese Betrachtungen führen uns zur hypothetischen Annahme, daß sich Aposporie bei *Rubus* ebenfalls intermediär vererben muß.

Zusammenfassend kommen wir deshalb zu der vorläufigen Annahme, daß sich bei *Rubus* Sexualität, Diplosporie und Aposporie ± intermediär vererben. Vollständige Klarheit auf diese Frage können nur systematisch angestellte Kreuzungsversuche geben.

3. Partielle Pseudogamie bei Rubus

Die zitierten Kreuzungsversuche haben gezeigt, daß die meisten *Moriferi* und ihre Bastarde partiell apomiktisch sind, daß also neben unreduzierten Eizellen auch reduzierte vorkommen müssen. Die Untersuchungen von Christen und auch die unsrigen bestätigen dieses Ergebnis. Nach den Kreuzungsversuchen von Lidforss (1905, 1907, 1914) sind die Nachkommen größtenteils metromorph. Diese Ergebnisse decken sich mit den zytologischen Befunden. Die Sexualität tritt gegenüber der Apomixis stark zurück. Beim *R. caesius* × *R. procerus*-Bastard ist die Rückbildung der Sexualität sogar derart fortgeschritten, daß er als reiner Apomikt betrachtet werden muß. Eine Rückkreuzung sollte nach den zytologischen Befunden bei ihm nicht mehr möglich sein. Hierin erkennen wir eine Ursache für die Bildung des großen Formenreichtums der *Rubi*. Durch die apomiktische Fortpflanzungsweise kön-

nen sich solche Hybriden konstant erhalten. Das gleiche gilt auch für Formen, bei denen die Sexualität in minimaler Ausbildung noch vorhanden ist. Ein weiteres Moment, das zum Formenreichtum der *Rubi* beiträgt, ist die Befruchtungsfähigkeit unreduzierter Eizellen. Durch die Chromosomenzahl beim *R. caesius* × *R. rudis*-Bastard ließ sich eine erfolgte Addierung nachweisen. Nach Gustafsson (1943) entstehen die hexaploiden Arten von Tetraploiden mit unreduzierter EZ. Solche Additionen sind aber selten, da sie nur bei 5 % der untersuchten Bastarde auftreten. Nach dem gleichen Autor soll *R. Borreri* (hexaploid) auf diese Art entstanden sein. Durch Pseudogamie können sich solche Additionsbastarde konstant erhalten.

Additionsbastarde kommen auch in andern formenreichen Gattungen vor, *Potentilla* (Rutishauser, 1948) und *Hypericum* (Noack, 1939). Bei *Potentilla* entstehen diese sogenannten B_{III}-Bastarde nicht durch das Befruchtungsbedürfnis unreduzierter EZ, sondern durch deren Befruchtungsfähigkeit. Die Verhältnisse dürfen bei *Rubus* ähnlicher Natur sein. Ferner ist die parthenogenetische Entwicklung reduzierter Eizellen bei *Rubus* möglich, jedoch wahrscheinlich nur in seltenen Fällen. Bis jetzt wurde sie erst bei einer Art gefunden. Crane und Thomas (1940) erhielten nämlich vom hexaploiden *R. Borreri* parthenogenetisch triploide Nachkommen, deren Chromosomenzahl zwischen $2n = 20$ bis 22 schwankte.

Alle diese pseudogamen Entwicklungsmöglichkeiten haben wahrscheinlich zum enormen Formenreichtum der Gattung *Rubus* beigetragen. Die Gattung *Rubus* ist mit mindestens 300, bei engerer Fassung des Artbegriffes mit über 3000 Arten fast über die ganze Erde verbreitet.

III. Zusammenfassung

1. Die Chromosomenzahlen von drei *Rubus*-Arten und von vier *Caesius*-Bastarden wurden bestimmt. *R. rudis, R. procerus* und *R. Th. Reimers* sind tetraploid ($2n = 28$). *R. caesius* × *R. tomentosus* ist triploid ($2n = 21$), und *R. caesius* × *R. Th. Reimers, R. caesius* × *R. procerus* sind tetraploid. *R. caesius* × *R. rudis* hat zu einer hexaploiden Form ($2n = 42$) addiert.
2. Das primäre Archespor entwickelt sich bei allen Arten und Bastarden gleich. Es ist seitlich nicht scharf abgegrenzt. Das sekundäre Archespor ist mehrzellig und erleidet bei den Bastarden eine mehr oder weniger starke Somatisierung von außen gegen innen.
3. Bei allen Arten und Bastarden werden noch reduzierte Embryosackzellen gebildet, mit der Ausnahme von *R. caesius* × *R. procerus*. Bei ihm wird die Meiose nicht mehr zu Ende geführt. Er kann als total apomiktisch betrachtet werden.

4. Unreduzierte Embryosackzellen entstehen sowohl aus generativen Archesporzellen wie aus somatischen Zellen der Chalaza.
5. Es wird gezeigt, daß mit der Bastardierung der Aposporiegrad zunimmt.
6. Die *Caesius*-Bastarde lassen sich in die von Christen aufgestellte Reduktionsreihe für *Rubus* einordnen.
7. Es wird nachgewiesen, daß die Aposporie nicht recessiv vererbt wird, während eine intermediäre Vererbung von Sexualität, Diplosporie und Aposporie wahrscheinlicher ist.
8. Bei allen untersuchten apomiktischen *Moriferi,* mit der Ausnahme von *R. procerus,* wurden Geschlechtsveränderungen in den Antheren festgestellt. Die diploiden, sexuellen *R. tomentosus* und *R. idaeus* sowie der rein diplospore *R. caesius* wiesen keine solchen Veränderungen auf. Diese embryosackähnlichen Strukturen werden von zweikernigen Tapetenzellen gebildet und entwickeln sich bei gewissen Apomikten zum achtkernigen Embryosack.
9. Durch Kastrationsversuche wird erneut die Pseudogamie bei *Rubus* bewiesen. Zytologische Untersuchungen zeigen, daß in Samenanlagen kastrierter, unbefruchteter Blüten die Polkernverschmelzung zum sekundären Embryosackkern unterbleibt; die Entwicklung der Eizelle wird ebenfalls unterdrückt.

IV. Literaturverzeichnis

Christen, H. B., 1950. Untersuchungen über die Embryologie pseudogamer und sexueller *Rubus*-Arten. Ber. Schw. Bot. Ges., **60,** 153.

— 1952. Embryologie von *Rubus idaeus* und von Bastarden zwischen *R. caesius* und *R. idaeus.* Zschr. ind. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. **85.**

Chomisury, N., 1927. Beitrag zur Keimfähigkeit und Zytologie des Pollens einiger *Prunus*- und *Rubus*-Sorten. Angew. Bot., **9,** 626.

Crane, M. B., und Darlington, C. D., 1927. The origin of new forms in *Rubus* I. Genetica, **9,** 241.

— und Thomas, P. T., 1940. Reproductive versatility in *Rubus* I, II. J. Genet. V, **40,** 109.

— — und Darlington, C. D., 1949. Reproductive versatility in *Rubus* (III. Raspberry-blackberry-hybrids). Heredity, **3,** 99.

Darrow, G. M., und Waldo, G. F., 1933. Pseudogamy in blackberry crosses. J. Hered., **24,** 313.

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

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

Fagerlind, F., 1944. Die Samenbildung und die Zytologie bei agamospermischen und sexuellen Arten von *Elatostema* usw. K. Sv. Vet. Ak. Handl., 3, **21,** 4.

Geitler, L., 1941. Embryosäcke aus Pollenkörnern bei Ornithogalum. Ber. Dtsch. Bot. Ges., **9,** 419.

Grafl, J., und Zwicky, H., 1950. Über Geschlechtsveränderungen an den Staubblättern einer Gartenbegonie. Ber. Schw. Bot. Ges., **61,** 35.

Gustafsson, Å., 1930. Kastrierungen und Pseudogamie bei *Rubus*. Bot. Not., 477.

— 1933. Zur Entstehung des *Rubus Bellardii*. Bot. Not., 243.

— 1939 a. The interrelation of meiosis and mitosis. I. The mechanism of agamospermy. Hereditas, **25,** 289.

— 1939 b. Differential polyploidy within the blackberries. Hereditas, **25,** 33.

— 1942. The origin and properties of the European blackberry flora. Hered. **28,** 249.

— 1943. The genesis of the European blackberry flora. Lunds Univ. Årskrift N. F., 39.

Haefliger, E., 1943. Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln der *Auricomus*-Gruppe. Ber. Schw. Bot. Ges., **53,** 317.

Johansen, D., 1939. Plant microtechnique. New York und London.

Keller, R., 1919. Übersicht über die schweizerischen *Rubi*. Winterthur.

Kobel, F., 1927. Zytologische Untersuchungen an *Prunoideen* und *Pomoideen*. Arch. Klaus-Stift., **3.**

Lidforss, B., 1905. Studier över artbildningen inom släktet *Rubus*. Ark. Bot., **4.**

— 1907. Studier över artbildningen inom släktet *Rubus*. Ark. Bot., **6.**

— 1914. Résumé seiner Arbeiten über *Rubus*. Zschr. ind. Abst. u. Vererb.-Lehre, **12,** 1.

Longley, A. E., 1924. Cytological studies in the genus *Rubus*. Am. Journ. Bot., **11,** 249.

Maheshwari, P., 1950. An introduction to the embryology of angiosperms. New York, Toronto, London, 171.

Murbeck, Sv., 1901. Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Årskrift, **36,** 2, 7.

Naithani, S. P., 1937. Chromosome studies in *Hyacinthus orientalis* L. III. Reversal of sexual state in the anthers of *H. orientalis* L. var. *Yellow-Hammer*. Ann. Bot., **1,** 369.

Noack, K. L., 1939. Über *Hypericum*-Kreuzungen. VI. Fortpflanzungsverhältnisse und Bastarde von *Hypericum perforatum*. Zschr. ind. Abst. u. Vererb.-Lehre, **76,** 569.

Péchoutre, F., 1902. Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des *Rosacées*. Ann. sci. nat. 8. Sér. Bot., **16,** 1.

Renner, O., 1916. Zur Terminologie des Generationswechsels. Biol. Zbl., **36,** 337.

Rozanova, M. A., 1934. Origin of new forms in the genus *Rubus*. Bot. Journ. USSR, **19** (zit. nach Gustafsson, 1943).

Rutishauser, A., 1948. Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung *Potentilla*. Arch. Klaus-Stift., **XXIII,** 268.

— und Hunziker, H. R., 1950. Untersuchungen über die Zytologie des Endosperms. Arch. Klaus-Stift., **XXV,** 477.

Schnarf, K., 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, 111.

Stow, J., 1934. On the female tendencies of the embryo-sac-like giant pollen grain of *Hyacinthus orientalis*. Cytologia, **5,** 88.

Strasburger, E., 1905. Die Apogamie der Eualchemillen usw. Jahrb. f. wiss. Bot., **42,** 88.

Taeckholm, G., 1923. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Berg., **7,** 97.

Vaarama, A., 1939. Cytological studies on some Finnish species and hybrids of the genus *Rubus* L. Journ. Sci. agr. Soc. Finnland, **11.**

Williams, C. F., Smith, B. W., und Darrow, G. M., 1949. A Pan-American blackberry hybrid. Hered., **40,** 261.

Wulff, H. D., 1939 b. Die Entwicklung der Pollenkörner von *Triglochin palustris* L. und die verschiedenen Typen der Pollenkornentwicklung der Angiospermen. Jahrb. f. wiss. Bot., **88,** 141.