Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft in Bern

Band: 11 (1954)

Artikel: Zytologische Untersuchungen an einigen schweizerischen Hemi-Orephyten

Autor: Rohner, Peter

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-319464

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: 06.07.2025

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

PETER ROHNER

Zytologische Untersuchungen an einigen schweizerischen Hemi-Oreophyten

I. Einleitung

A. Die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution

Die hohe Bedeutung der Polyploidie für die Evolution der Pflanzen wird heute allgemein anerkannt.

Es sprechen dafür schon die allgemeine Verbreitung und relative Häufigkeit polyploider Pflanzen.

Dann besteht aber auch ein offensichtlicher Zusammenhang zwischen der Chromosomenzahl und der Gruppierung der Pflanzen im natürlichen System. Die Chromosomenzahl ist als wichtiges Kriterium für die systematische Stellung einer Pflanze neben das morphologische und serologische getreten.

Ferner hat sich gezeigt, daß stark polymorphe Familien, die sich heute offenbar in einer dynamischen Entwicklungsphase befinden, auch größere Unterschiede in der Chromosomenzahl aufweisen als stabilere Familien. Dies bezieht sich sowohl auf größere Häufigkeit polyploider Formen (TISCHLER 1950, S. 217) als auch auf das Vorkommen verschiedener Basiszahlen (Aneuploidie, Dysploidie) (TISCHLER am VII. Botanikerkongreß in Stockholm, vervielfältigte Zusammenfassung).

Es ist außerdem darauf hinzuweisen, daß auffallend viele Kulturpflanzen polyploid sind. Es scheint, daß bei der Wahl polyploider Pflanzen zur Züchtung von Nutzpflanzen der Mechanismus, den DARWIN (1859) als unbewußte Zuchtwahl bezeichnet hat, wirksam gewesen ist. Wir haben in den Nutzpflanzen das Produkt einer sozusagen künstlich gesteuerten Evolution vor uns und damit einen ganz besonderen Ausschnitt des ganzen Entwicklungsgeschehens.

Zusammenfassungen über die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution sind auf Grund des jeweils zur Zeit ihrer Abfassung vorliegenden Materials schon verschiedentlich veröffentlicht worden (MÜNTZING 1936, A. und D. LÖVE 1949). Bei DOBZHANSKY (1939, S. 135 ff.) sind die theoretischen Grundlagen des gesamten Problems dargestellt.

Eine ausführliche Darstellung über die Beteiligung der Polyploidie bei den Kulturpflanzen finden wir bei SCHIEMANN (1932, 1943).

B. Die Wirkungsweise der Polyploidie

Wenn sich die Polyploidisierung bei der Artbildung auswirken soll, müssen den polyploiden Formen, zum mindesten in einzelnen Fällen, Eigenschaften zugebilligt werden, die ihnen Selektionsvorteile verschaffen. Es ist deshalb naheliegend, zu untersuchen, ob sich bei polyploiden Formen physiologische Besonderheiten nachweisen lassen, die eine solche Vermutung zulassen.

Es muß allerdings scharf unterschieden werden, ob man dabei natürliche oder künstlich erzeugte Polyploide untersucht. Im ersten Falle muß berücksichtigt werden, daß zwischen dem Moment der Polyploidisierung und der Untersuchung eine längere, ja in der Regel eine sehr lange Zeit verflossen sein kann, während welcher die Pflanze sich durch Mutationen verändert hat. Man untersucht demnach in diesem Falle nicht die Wirkung der Polyploidie an sich, sondern die Eigenschaften einer durch mutative Veränderungen entstandenen Form, wobei allerdings durch die Vermehrung der Chromosomen zweifellos neue Voraussetzungen geschaffen worden sind (MELCHERS 1946). Im zweiten Fall ist es möglich, festzustellen, ob die Polyploidie an sich schon neuartige Eigenschaften zur Folge hat. Diese künstlich geschaffenen Arten sind autopolyploid, außer in den seltenen Fällen, in denen sie durch Art- oder Gattungskreuzungen erhalten worden sind. Soweit aber bis heute Versuche über die physiologischen Eigenschaften künstlich erzeugter autopolyploider Rassen vorliegen, ist meines Wissens noch nie ein überzeugender Nachweis erbracht worden, daß sich diese Rassen durch solche physiologische Besonderheiten auszeichnen, welche einen Selektionsvorteil bieten. Das Gegenteil ist aber schon mehrmals festgestellt worden. So wies PIRSCHLE zum Beispiel nach, daß sich künstliche polyploide Rassen gegen unphysiologische UV-Strahlung empfindlicher zeigen als ihre diploiden Ausgangsrassen (PIRSCHLE 1941). Auch die Kälteresistenz von Autopolyploiden ist herabgesetzt (BOWDEN 1940).

Am schwierigsten dürfte es halten, bei allopolyploiden Formen durch das Experiment nachzuweisen, wie sich zum Beispiel bei einer Artkreuzung und daraus entstandener Allopolyploidie die Neukombination der beteiligten Gene physiologisch auswirkt. Es gibt aber sicher Fälle, bei denen Allopolyploide gegenüber ihren Ausgangsarten oekologisch anspruchsloser sind. Dies ist zum Beispiel bei *Galeopsis Tetrahit* der Fall (MÜNTZING 1930, 1932).

Die große Anspruchslosigkeit von Bastarden ist eine schon alte Erfahrung. Es wird sich in Zukunft erweisen müssen, wieviele von ihnen als Allopolyploide anzusehen sind.

Da aber ganz allgemein, auch bei gut untersuchten, sozusagen paradigmatischen Arten die Genetik der Phanerogamen fast ausschließlich auf morphologischen Merkmalen fußt, weiß man noch sehr wenig über spezielle physiologische Eigenschaften einzelner Mutanten, im Gegensatz zur Systematik der niederen Kryptogamen. So ist auch noch keine auf breiterer Grundlage ruhende Technik geschaffen worden, um solche bei höheren Pflanzen zu identifizieren. Die Prüfung der physiologischen Besonderheiten natürlicher intraspezifischer polyploider Rassen wird einmal erweisen müssen, worin zum Teil die Vorteile der Polyploidisierung liegen. Heute können nur allgemeine Schlüsse gezogen werden, die zeigen, daß Unterschiede zwischen diploiden und polyploiden Formen da sein müssen. Sie stützen sich auf Unterschiede in ihren oekologischen Ansprüchen. Deshalb hat heute die Verbindung der Pflanzengeographie, besonders der oekologischen Pflanzengeographie, mit der Polyploidieforschung ihre Berechtigung.

Wir erhalten damit brauchbare Kriterien zur Beurteilung der physiologischen Leistungen polyploider Pflanzen. Allerdings sind die pflanzengeographischen und oekologischen Methoden nur indirekte Methoden für die Beurteilung der physiologischen Eigenschaften, so daß der Brauchbarkeit dieser Kriterien Grenzen gesetzt sind, deren man sich stets bewußt bleiben muß.

C. Das pflanzengeographische Kriterium

Die Verbreitung polyploider Formen im Vergleich mit ihren diploiden Verwandten kann Anhaltspunkte über das physiologische Verhalten polyploider Pflanzen geben.

Voraussetzung für solche Vergleiche ist aber eine möglichst weitgehende zytologische Durchforschung eines bestimmten Florengebietes.

Es ist bereits ein großes Material zytologisch bekannter Arten vorhanden, das in verschiedenen tabellarischen Zusammenstellungen veröffentlicht worden ist (DARLINGTON und JANAKI 1945; TISCHLER 1921/1922, 1927, 1931, 1936, 1937, 1938, 1950; A. und D. LÖVE 1948).

Von vielen Autoren wurden einheitliche systematische Gruppen, zum Beispiel einzelne Gattungen oder Familien, zytologisch untersucht. Das Ziel dieser Arbeiten ist eine Abklärung der systematischen Zusammenhänge innerhalb einer Gattung oder Familie auf Grund der Chromosomenzahlen.

Leider ist die Herkunft der untersuchten Pflanzen in vielen Arbeiten nicht bekannt, da diese botanischen Gärten entnommen worden sind. Dieser Umstand macht die Resultate für Fragen, die im Zusammenhang mit der geographischen Verbreitung oder mit oekologischen Bedingungen stehen, unbrauchbar und für solche systematischer Natur zum mindesten fragwürdig. Auf diesen Umstand macht ARWIDSSON (1938) aufmerksam. Es wäre zu wünschen, daß bei zukünftigen zytologischen Arbeiten nur wild wachsendes, systematisch gut bekanntes Primärmaterial verwendet würde, von dem der Fundort genau bekannt ist. Ganz abwegig ist es, wenn nach einer Lokalflora Pflanzenlisten herausgeschrieben und darin die Chromosomenzahlen nach der Literatur eingetragen werden. Nur Originaluntersuchungen an Pflanzen in den betreffenden Gebieten vermögen die tatsächlichen Verhältnisse zu erfassen. In diesem Punkt wurde in manchen statistischen Arbeiten gefehlt.

Es bleibt noch darauf hinzuweisen, daß die Durchforschung einzelner Florengebiete im eben geschilderten Sinne noch sehr ungleich weit gediehen ist, wenn man die ganze Erde ins Auge faßt. TISCHLER (VII. Botanikerkongreß in Stockholm 1950, vervielfältigte Zusammenfassung) schätzt die Zahl der chromosomal untersuchten Arten auf etwa 10 Prozent. Genauere Kenntnisse besitzen wir erst über bestimmte Florengebiete der gemäßigten und kalten Zone, vornehmlich in Europa. A. und D. LÖVE (1949) machen darauf aufmerksam, daß fast ausschließlich nur solche Gebiete genau erforscht sind, die mehr oder weniger direkt die Auswirkungen der letzten Eiszeiten erfahren haben. Untersuchungen in Gebieten, die außerhalb dieser Zonen liegen, könnten manche Resultate der heutigen Forschung in ein neues Licht rücken.

Die Statistik, als die am häufigsten angewandte pflanzengeographische Methode, soll eine Antwort auf die Frage er-

lauben, ob die polyploiden Pflanzen bestimmten Bedingungen gegenüber positiven Selektionswert haben.

Es handelt sich dabei um die Feststellung, zu welchem Prozentsatz die Phanerogamen eines bestimmten Florengebietes polyploid bzw. diploid sind. Insofern der Statistik Originaluntersuchungen an den Vertretern des betreffenden Gebietes zugrunde liegen, kann man sich der Beweiskraft dieser Methode nicht entziehen. Immerhin dürfen aus den erhaltenen Zahlen nicht Schlüsse gezogen werden, die über das hinausgehen, was die Methode zu leisten imstande ist.

In verschiedener Hinsicht steht die Arbeit auf diesem Gebiete noch ganz am Anfang, besonders wegen der relativen Enge des heute schon durchforschten Areals. A. und D. Löve (1949) erwähnen als Gebiete, die so weit durchforscht sind, daß die Zahlen als beweiskräftig angesehen werden dürfen: Timbuktu, Cycladen, Sizilien, Zentral-Ungarn, Schleswig-Holstein, Dänemark, Großbritannien, Faeröer Inseln, Island, Insel Kolgujew, Finnland, Norwegen, Südgrönland und Spitzbergen. Die Prozentzahlen dieser Gebiete lassen erkennen, daß mit zunehmender geographischer Breite der Anteil der Polyploiden gegenüber demjenigen der Diploiden ansteigt, und zwar sowohl für die Monokotylen als auch für die Dikotylen. Dasselbe scheint auch der Fall zu sein, wenn man den Prozentsatz polyploider Arten in entsprechenden Pflanzenassoziationen südlicher und nördlicher Gebiete vergleicht (A. und D. Löve 1949).

Eine umstrittene Frage ist die, ob das gleiche für Gebirgsgegenden der Fall sei oder nicht, das heißt, ob die Gebirge einen höheren Prozentsatz polyploider Phanerogamen aufweisen als die Ebenen des gleichen Klimagebietes. Wenn dies der Fall wäre, würde die Verallgemeinerung weitgehend erlaubt sein, wie sie Hagerup (1931) zum erstenmal aufgestellt hat, Standorte mit extremen Bedingungen seien in höherem Maße von Polyploiden besiedelt als solche mit ausgeglicheneren Bedingungen.

Das bis jetzt vorliegende Material über Gebirgsgegenden ist noch widersprechend. Von Sokolovskaja und Strelkova (1938, 1939 und 1940, nach A. und D. Löve 1949) wurde eine Zunahme der Polyploiden mit zunehmender Höhe über Meer für die Gebirge des Pamir und des Altai sowie des Kaukasus nachgewiesen. Von Gustafsson (1947, 1948) wird dies für die Gebirge von Fennoscandia bestritten (nach A. und D. Löve 1949).

Für die Alpen fehlen noch die notwendigen Grundlagen. Die Schule Favarger, Neuenburg, hat dazu aber schon große Beiträge geleistet, so daß in absehbarer Zeit auch für die Alpen die Frage abgeklärt werden kann. Dies wird von größtem Interesse sein.

Eine Beeinträchtigung der Schlußfolgerungen aus den statistischen Untersuchungen liegt darin, daß die verschiedenen Formen der Polyploidie mehr oder weniger gleich gewertet werden. Dabei wäre es sehr wichtig, wenn da Unterscheidungen vorgenommen würden.

Vor allem ist es wichtig, Arten, die als Polyploide isoliert dastehen, von solchen Arten zu unterscheiden, bei denen diploide und polyploide Rassen (die letzteren wurden als intraspezifische polyploide Rassen bezeichnet) ein und derselben Art nebeneinander vorkommen (TISCHLER 1946). Es muß wohl angenommen werden, daß die Polyploidie bei den ersteren früher entstanden ist als bei den letzteren. Dabei ist allerdings darauf zu achten, daß Allopolyploide oft isoliert dazustehen scheinen, da sie ihrem Phänotypus nach nicht als Rassen einer ihrer Ursprungsarten angesehen werden können. Wenn möglich sollten zur Abklärung der systematischen Stellung der untersuchten Arten genaue morphologische und anatomische Untersuchungen herangezogen werden. Welchen Wert solche Untersuchungen haben, geht meines Erachtens schon aus dem Text hervor, der über *Galeopsis Tetrahit* und *G. bifida* bei HEGI, Flora von Mitteleuropa, zu finden ist. *G. Tetrahit* wurde bekanntlich von MÜNTZING (1932) synthetisch als Allopolyploide aus *G. speciosa* und *G. pubescens* hergestellt. *G. bifida* erwies sich, gleich *G. Tetrahit,* als tetraploid. Der Text bei Hegi, der lange vor dieser Synthese entstanden ist, lautet für *G. Tetrahit* folgendermaßen: «Die sehr zahlreichen und zum Teil gegen *G. pubescens, G. bifida* und *G. speciosa* schwer abzugrenzenden und durch wohl durchwegs hybride Übergänge verbundenen Formen werden am besten auf vier Varietäten verteilt...». Bei *G. bifida* lautet der Text: «Habituell der vorigen Art *(G. Tetrahit)* sehr ähnlich und vielleicht nur eine Unterart oder Varietät derselben».

ARWIDSSON (1938) sieht nur die Fälle von intraspezifischen polyploiden Rassen als die geeigneten an, um die Frage zu untersuchen, inwieweit Polyploidie Selektionsvorteile schafft. In der Tat wissen wir über den Zeitpunkt der Polyploidisierung isoliert dastehender polyploider Arten so wenig wie über die Umweltsbedingungen, die zur Zeit ihrer Entstehung den selektionierenden Einfluß ausgeübt haben. An diesen letzteren Formen können wir höchstens nachweisen, falls sie in hohem Prozentsatz zu finden sind, daß ihre Polyploidisierung in früheren erdgeschichtlichen Perioden unbekannten Einflüssen gegenüber einen Selektionsvorteil bedeutet hat. Es brauchen aber keineswegs dieselben Umweltsbedingungen gewesen zu sein, die heute im Gebiet ihrer Verbreitung herrschen. Ihre

relative Häufigkeit in diesem Gebiete kann auch florengeschichtlich erklärt werden.

Die Fälle intraspezifischer polyploider Rassen sind besonders interessant zur Abklärung heute wirksamer Umweltsbedingungen. Es sind auch die Beispiele, die sich zu eingehenden physiologischen Untersuchungen anbieten; denn bei ihnen liegt die Entwicklung einer neuen Reihe auf Grund der Polyploidisierung sozusagen in statu nascendi vor.

Bei einigen solchen Arten wurde festgestellt, daß die diploiden Rassen ein enger begrenztes Ausbreitungsgebiet aufweisen als die polyploiden. Es muß auch bei einigen vermutet werden, daß die diploiden Reliktcharakter haben (MANTON 1934).

D. Das Kriterium der oekologischen Ansprüche

Vorerst sei festgestellt, daß eine scharfe Grenze zwischen geographischen und oekologischen Rassen nicht gezogen werden kann. Es können für eine Pflanze beide Kriterien zutreffen. Sie kann zugleich aus florengeschichtlichen Gründen geographisch und aus physiologischen Gründen oekologisch isoliert sein. TURESSON hat für die verschiedenen physiologischen Rassen, welche sich vermutlich unter den heute noch wirksamen oekologischen Bedingungen auseinander entwickelt haben, den Begriff Oekotypus geschaffen (TURESSON 1926). Der Oekotypus Turessons ist also ein Schritt inerhalb einer heute vor unsern Augen ablaufenden phylogenetischen Entwicklung, sozusagen eine Momentaufnahme aus dem Werden einer neuen Art, entsprechend dem dynamischen Artbegriff Dobzhanskys. Seine Definition (TURESSON 1926, S. 32) ist deshalb auch nicht starr: «Die Biotypenmasse ist außerdem in eine Anzahl Biotypengruppen oder Rassen aufgeteilt, von denen jede für ein gewisses Klima oder sogar ein gewisses Lokalklima spezialisiert ist. Ich habe diese Biotypengruppen als Oekotypen bezeichnet und verstehe also darunter je eine Gruppe nahe verwandter Biotypen, die an einem gewissen Standort aus der heterogenen Artpopulation durch die sortierende und kontrollierende Wirkung der am Standorte herrschenden oekologischen Faktoren ausdifferenziert wurde.»

Die Abgrenzung, was in einem konkreten Fall zu einem Oekotypus gerechnet werden muß, ist stets nach Ermessen neu abzuwägen. Es ist natürlich nicht gesagt, daß aus allen heutigen Oekotypen neue Arten hervor-

gehen; es handelt sich bei ihnen nur um potentielle Entwicklungsstufen. Ob sich aus ihnen wirklich eine neue Art bilden wird, ist eine Frage der zukünftigen Florengeschichte. TURESSON (1926, S. 37) hat solche florengeschichtliche Vorgänge durch Vergleiche zwischen der nordischen und alpinen Flora sehr wahrscheinlich machen können. Es handelt sich darum, daß sich bestimmte Gebirgsoekotypen nach der durch die Eiszeiten veranlaßten Wanderung entweder nur in den Alpen *(Silene vulgaris, Scabiosa columbaria)* oder nur im Norden *(Melandrium rubrum, Rumex acetosa, Geum rivale)* ausgebildet haben. Er deutet diese Erscheinung so, daß gewisse Biotypen, aus denen sich später der ausgesprochene Gebirgsoekotypus entwickelt hat, auf der Wanderung aus der Artpopulation ausgeschieden worden sind. Die Florengeschichte hat also die potentiell schon vorhandene Form des Oekotypus in einem Areal verwirklicht und im andern ausgemerzt. Daß polyploide Formen zugleich Oekotypen sein können, ist durch die heute bekannten Verhältnisse bereits sichergestellt (zum Beispiel HOWARD 1948). Unter dem Eindruck der Zugkräftigkeit der neu entstandenen Polyploidieforschung wird aber heute leicht übersehen, daß doch wohl die weitaus größere Zahl von oekologischen Rassen durch ganz normale mutative Veränderungen entstanden sein und unter sich gleiche Chromosomenzahl aufweisen können, diploide oder polyploide.

TURESSON (1938) hat durch seine Forschungsarbeit ein nicht zu übersehendes Korrektiv gegeben. Ein kurzes Zitat (S. 413) soll zeigen, in welcher Weise: «The present study shows that the chromosome number is remarkably stable and constant within Linnean species. The cytological analysis of a number of types, inhabiting extreme habitats and climates, has also shown that these types do not differ in numbers of chromosomes from those types of the same species, which inhabit less extreme habitats. These findings give no support to the ideas expressed by Hagerup and Tischler, that the species reacts upon severe habitat conditions with polyploidy, and that the polyploids are better adapted to extreme environmental conditions than the diploids. On the contrary, the date presented above confirm the belief that, as a generale rule, species react upon severe habitat conditions with the differentiation of ecotypes, without any change in chromosome number.»

Die Widersprüche, die sich aus dieser Betrachtung im Vergleich mit dem unwiderleglichen statistischen Material ergeben, lassen sich nur mit der Überlegung MELCHERS (1946) lösen. Nach ihm besteht der Vorteil der polyploiden Formen darin, daß sie durch die Vermehrung der Allele

als Folge der Chromosomenvermehrung feiner abgestufte Merkmalskombinationen aufweisen, und zwar durch polymere Faktoren, als die diploiden. Damit bieten sie den selektionierenden Kräften ein reicheres Muster von Anpassungsmerkmalen. Nach dieser Überlegung bilden sowohl diploide als auch polyploide Rassen auf genau gleiche Weise Oekotypen aus, und zwar auf Grund von Genmutationen. Die polyploiden sind aber dann den diploiden überlegen, da sie eine größere Typenmannigfaltigkeit aufweisen. Damit ist zugleich eine Erklärung für die weitere Verbreitung der polyploiden Rassen gefunden.

Es ist unverkennbar, daß unter dem ersten Eindruck der Ergebnisse, die die statistischen Analysen einzelner Gebiete gezeitigt hatten, lamarckistische Züge in der Interpretation dieser Ergebnisse auftraten. Es bildete sich die Vorstellung heraus, daß eine polyploide Art vom Moment ihrer Entstehung an in bestimmten Gebieten, besonders in solchen mit extremen oekologischen Bedingungen, positiven Selektionswert hätte und daß es zugleich diese extremen Bedingungen selbst gewesen seien, die die Polyploidie hervorgebracht hätten (HAGERUP 1931).

Für polyploide Pflanzen ist eine Bevorzugung sowohl extrem trockener (HAGERUP 1931) als auch extrem nasser Standorte (HOWARD 1948) nachgewiesen worden.

Die vorliegende Arbeit schließt sich der pflanzengeographischen Richtung an und setzt sich zum Ziel, bestimmte Beziehungen zwischen der geographischen Verbreitung und den zytologischen Verhältnissen nahe verwandter Pflanzenarten an einigen konkreten Beispielen abzuklären.

II. Methodologisches, Wahl des Untersuchungsmaterials

A. Grundgedanke

Angeregt durch Herrn Professor W. Rytz, Bern, stellte ich eine Auswahl von Arten unserer näheren Umgebung zusammen, die erlauben sollte, an einigen konkreten Beispielen zu prüfen, ob Chromosomenaberrationen in florengeschichtlich neuerer Zeit eine wesentliche Rolle gespielt haben oder nicht. Nach der Terminologie von RYTZ (1935) wurden dafür *Hemi-Oreophyten* gewählt, d. h. Gebirgsarten mit vikariierenden Arten im Tiefland. Es waren durchwegs Arten, die

bei uns im schweizerischen Mittelland vorkommen und in den Alpen in einer nahe verwandten Form (Unterart oder Art) vertreten sind.

Diese Arten wurden zytologisch untersucht, um festzustellen, ob die Form mit alpiner Verbreitung polyploid sei oder sich sonstwie in ihrem Chromosomenbestand von der Ebenenform unterscheide. Die gedankliche Grundlage der vorliegenden Arbeit steht damit in bewußtem Gegensatz zu den Voraussetzungen der meisten bisherigen Arbeiten über die Bedeutung der Polyploidie, die vorwiegend auf statistischen Erhebungen beruhen. Der Ausgangspunkt ist die Annahme einer Bildung alpiner Rassen, und erst nach dieser Festlegung wird die Frage nach der Chromosomenzahl gestellt. Im Prinzip ist der eingeschlagene Weg derselbe, den Turesson bei seinen Untersuchungen beschritten hat, mit dem Unterschied, daß das Schwergewicht auf die caryologischen Untersuchungen und nicht auf eine breit angelegte Oekotypenanalyse gelegt worden ist.

Die nahe Verwandtschaft der untersuchten Parallelformen sollte Gewähr dafür bieten, daß es sich um Bildung alpiner Rassen in jüngerer Zeit handelt.

Die Fragestellung der Arbeit kann demnach kurz folgendermaßen formuliert werden:

> Spielte in florengeschichtlich jüngerer Zeit die Polyploidie bei der Entstehung alpiner Rassen eine Rolle oder nicht?

B. Objektwahl

Es wurden folgende Arten zur genaueren Prüfung ausgewählt:

1. Rumex Acetosa L. var. pratensis (Mill.) Wallr.
2. Rumex arifolius All. Typus.
3. Silene vulgaris (Mönch) Garcke (S. inflata Sm.).
4. Silene vulgaris ssp. alpina (Lam.) Schinz und Keller.
5. Cochlearia officinalis L. ssp. euofficinalis A. u. G. Thellung.
6. Cochlearia officinalis L. ssp. pyrenaica (D. C.) Rouy und Fouc.
7. Helianthemum nummularium (L.) Miller (H. vulgare Gärtner, H. Chamaecistus Miller) ssp. nummularium (L.) = ssp. nummularium var. tomentosum Großer = H. vulgare var. tomentosum Gremli).
8. Helianthemum nummularium ssp. ovatum (Viv.) = ssp. barbatum var. hirsutum Großer = H. vulgare var. obscurum Gremli.

9. Helianthemum nummularium ssp. grandiflorum Scop. = ssp. barbatum var. grandiflorum Großer.
10. Chaerophyllum hirsutum L. ssp. Cicutaria (Vill.) Briq.
11. Chaerophyllum hirsutum L. ssp. Villarsii (Koch) Briq.
12. Chaerophyllum hirsutum L. ssp. elegans (Schleicher) Briq.
13. Anthriscus silvestris (L.) Hoffm. ssp. stenophylla (Rouy u. Camus) Briq.
14. Scabiosa columbaria L. ssp. columbaria (L.) Briq. und Cavillier.
15. Scabiosa columbaria L. ssp. lucida (Vill.) Vollmann (S. lucida Vill.).
16. Solidago Virga aurea L. var. vulgaris (Lam.) Koch.
17. Solidago Virga aurea var. alpestris (Waldst. und Kit.) Gaudin.
18. Solidago Virga aurea var. pumila (Willd.) Gaudin.
19. Centaurea Scabiosa L. ssp. euscabiosa Gugler.
20. Centaurea Scabiosa L. ssp. euscabiosa var. alpina (C. alpestris Hegetschw.).

Von einigen Arten war die Chromsomenzahl schon bekannt. Von andern wurde sie im Verlaufe meiner Arbeit, die sich über vier Jahre hinzog, da ich sie neben beruflicher Tätigkeit ausführte, veröffentlicht (*Rumex arifolius, Helianthemum nummularium* mit $n = 10$). Aber ich fand es richtig, auch schon beschriebene Arten für unser Gebiet neu zu bestimmen, da ich es, wie ich schon in der Einleitung betont habe, als falsch ansehe, für Untersuchungen, die sich auf ein bestimmtes Gebiet beziehen, einfach die Zahlen aus der Literatur zu übernehmen. In zwei Fällen hat sich diese kritische Einstellung gelohnt, nämlich bei *Helianthemum nummularium*, ssp. *nummularium*, das zur Zeit meiner Untersuchungen nur mit $n = 16$ (Chiarugi, Bowden) und für *Cochlearia officinalis* ssp. *pyrenaica*, die bis jetzt nur mit $n = 14$ (Crane und Gairdner) und mit $n = 12$ (Böcher 1938) bekannt war.

C. Ausscheidung einiger Arten im Verlaufe der Arbeit und Begründung dafür

Im Verlaufe der Arbeit wurden aus verschiedenen Gründen folgende Arten ausgeschieden:

1. *Rumex Acetosa* und *R. arifolius*. Diese Arten sind schon Gegenstand ausgiebiger Untersuchungen gewesen (Literaturangaben bei Tischler 1950). Die Chromosomenverhältnisse deckten sich bei zwei untersuchten Exemplaren (*Rumex Acetosa* aus der Umgebung von Bern und *R. ari-*

folius von der Schynigen Platte) mit den Angaben von KIHARA und ONO. Überdies hat Dr. STEINEGGER, Bern (mündliche Mitteilung), dieselben Feststellungen gemacht. ($n = \frac{1}{2}$ bei den männlichen Exemplaren in der Reifeteilung der PMZ.) Es erübrigte sich also, nochmals auf diese Arten näher einzutreten. Immerhin kann an dieser Stelle festgehalten werden, daß im Falle dieser zwei Arten beide, die Ebenenform *R. Acetosa* sowohl als auch die alpine Form *R. arifolius*, diploid sind.

2. Dasselbe gilt mutatis mutandis für die Arten *Scabiosa columbaria* und *Scabiosa lucida*, welche beide $n = 8$ aufweisen.

3. Anders steht es bei *Centaurea Scabiosa*. Diese polymorphe und systematisch sehr schwierige Art wäre vielleicht vom zytogenetischen Standpunkt aus interessant. Als ich mich näher mit dieser Art befaßte, mußte ich erkennen, daß die Überwindung der großen Schwierigkeiten systematisch-genetischer Natur in keinem Verhältnis stehen würde zu den Ergebnissen, die für meine Fragestellung zu erwarten waren. Als Nebenresultat, das sich aus der Beschäftigung mit dieser Art ergeben hat, sei nur angegeben, daß bei Muri (Bern) auf dem Bodenacker rein weibliche Stöcke mit degenerierten Antheren festgestellt wurden. Es deckt sich diese Beobachtung mit einer Angabe von LJUNGSTRÖM aus Schweden (HEGI, Flora von Mitteleuropa).

III. Technik

A. Untersuchung und Darstellung der Chromosomen

1. Die verwendeten Kernteilungsstadien

Zur Analyse der Chromosomenzahlen wurden fast ausschließlich die beiden Reifeteilungen in den PMZ verwendet. Diese Methode bietet den Vorteil, daß die Präparate für die Zählung besonders klar sind. Die Chromosomen sind von der Diakinese an mehr oder weniger kontrahiert, so daß ihre Individualisierung besser möglich ist als in einer Mitose, bei der sich die Chromosomen, die meist langgezogen sind, gegenseitig überdecken. Von den verschiedenen Stadien der Meiose eignen sich für die Bestimmung der Chromosomenzahl nicht alle gleich gut.

Außer Betracht fallen für reine Zählungen die Prophasen der ersten Reifeteilung und in jedem Fall die bei den meisten Arten deutlich ausgebildete Synapsis.

Die Diakinese ist meist schwer zu analysieren, kann aber in vielen Fällen mit einiger Mühe auch verwendet werden.

Günstig ist allgemein die Metaphase der ersten Reifeteilung, solange noch alle Bivalente ungetrennt sind. Oft ist der Reduktionsspalt deutlich sichtbar, und die Bivalenten divergieren an einem oder an beiden Enden. Die meist strenge Lagerung in einer Ebene erleichtert die Analyse sehr. Durch die große Klarheit der Verhältnisse wird der Nachteil längstens wettgemacht, daß nur die Aufsicht auf die Metaphaseplatte vom Spindelpol her verwendbar ist und alle Seitenansichten für die Auswertung verloren sind. Die verschiedenen Grade der Anaphase können recht gute Resultate liefern. Die Wanderung zu den Polen erfolgt allerdings selten ganz gleichmäßig, so daß die Chromosomen der einen Spindelhälfte, von den Polen her betrachtet, in verschiedenen optischen Ebenen liegen. Für die Analyse bedeutet dieser Umstand bei größeren Chromosomenzahlen einen Vorteil. Für die Feststellungen über besondere Vorgänge bei der ersten Reifeteilung ist die Seitenansicht der Anaphasenspindel unerläßlich.

Große Klarheit herrscht auch bei der späten Anaphase der zweiten Reifeteilung. Sobald sich aber die Alveolisierung der Telophase bemerkbar macht, werden die Verhältnisse unklar.

In besonderen Verhältnissen, besonders bei gestörter Meiose, muß die Mitose für die Abklärung der Sachlage herangezogen werden.

2. *Die Materialbeschaffung*

Die Beschaffung möglichst günstigen Materials, das viele der brauchbaren Stadien enthält, ist von großer Bedeutung. Es lohnt sich daher, auf die Arbeit vor der Fixierung große Sorgfalt zu verwenden.

Bei der Beschaffung des Blütenmaterials mit Reifeteilungen in den PMZ sind zwei Umstände besonders zu berücksichtigen. Der erste Umstand ist die Witterung. Dies geht aus den Protokollen über das Einsammeln und Verarbeiten des Materials hervor, in denen regelmäßig Notizen über die Witterung niedergelegt wurden. Es war nicht der Sinn dieser Arbeit, genaue Versuche über den Zusammenhang zwischen Witterung und Reifeteilung anzustellen, weshalb genaue phänologische Daten nicht vorliegen. Aber für die Praxis, besonders, wenn größere Exkursionen

zwecks Materialbeschaffung ausgeführt werden sollen, kann doch als Wegleitung dienen, daß befriedigende Resultate nur bei warmer Witterung zu erwarten sind. Ich darf so weit gehen, zu behaupten, daß eine Witterung, bei welcher Tropikluft herangeführt worden ist, bei welcher das Wetter infolgedessen schwül ist, am günstigsten ist. Bei ausgesprochener Bisenlage, also bei Einströmen kontinental-polarer Luft, kann nur im Hochsommer in sonniger Lage mit günstigem Material gerechnet werden. Ganz hoffnungslos ist die Lage bei Einbruch einer Kaltfront. Ich habe dies besonders deutlich am 19. Juni 1947 auf der Schynigen Platte erfahren. Am 18. Juni enthielten die gesammelten Objekte viele Reifeteilungen. Das Wetter war warm und schön, mit örtlicher Gewitterneigung. Über Nacht änderte das Wetter durch Einbruch einer Kaltfront. Die Temperatur war auf 9 ° C gesunken, und es herrschte regnerisches Wetter. Ich konnte an diesem Tage keine einzige Reifeteilung finden, obschon ich fortlaufend Proben untersuchte.

Angeregt durch eine technische Bemerkung von Gertrud Linnert (1948), habe ich vom Sommer 1949 an ihre Methode in einer modifizierten Form angewandt und dabei sehr gute Resultate, unabhängig von der Witterung, erzielt. Die Pflanzen wurden in der Botanisierbüchse, in feuchte Tücher eingehüllt, nach Hause genommen. Dort wurden sie etwa 24 Stunden lang, in einem Erlenmeyerkolben eingestellt, bei Zimmertemperatur (18 bis 22 ° C) unter einer Glasglocke gehalten. Das Resultat war in doppelter Hinsicht gut. Erstens waren bemerkenswert viele Meiosen anzutreffen, und zweitens waren im Meristem des Griffels und des Fruchtknotens genügend, zum Teil sehr schöne, Mitosen vorhanden, was mir in einem Fall (bei *Cochlearia officinalis)* sehr zustatten kam.

Der zweite Umstand, der berücksichtigt werden muß, ist das richtige Entwicklungsstadium der Blüten. Hier machen sich die Unterschiede zwischen den einzelnen systematischen Gruppen stark bemerkbar. Es muß für jede Familie, ja oft für einzelne Gattungen oder Arten festgestellt werden, in welchem Moment die Reifeteilungen zu erwarten sind. Wenn man das typische Aussehen einer Blütenknospe, die sich in diesem Stadium befindet, für eine Art einmal kennt, kann man die Reifeteilungen sehr schnell auffinden. Charakteristisch ist dabei die Größe der Blüte. Aber auch die Farben der einzelnen Teile, besonders des Perianths, sind sehr charakteristisch. Weil diese Verhältnisse bei den verschiedenen Gattungen sehr verschieden sind, ist der Wechsel von einer Gattung zur andern immer mit einem ziemlichen Zeitaufwand verbunden. Besonders schwierig ist die Beschaffung des Materials dann, wenn die Blütezeit sehr

kurz ist. Arten mit zeitlich gestaffelter Aufblühfolge an der Hauptachse oder solche, die nach dem Abblühen der Hauptachse noch an Seitenachsen weitere Blüten bilden, bieten geringere Schwierigkeiten. Immerhin ist hier die auffallende Tatsache festzuhalten, daß auch bei solchen Arten der Erfolg an den ersten Blüten, also zur Hauptblütezeit, merklich größer ist als zu einem späteren Zeitpunkt.

3. Die Vorprüfung

Als beste Methode, herauszufinden, in welchem Stadium der Blütenentwicklung Reifeteilungen zu finden sind, hat sich die Eingrenzung mittelst Quetschpräparaten erwiesen. Die Quetschpräparate von Antheren werden mit der Karmin-Essigsäuremethode nach GEITLER (1940) untersucht.

Die Stadien der Pollengenese sind nach einiger Übung sofort zu erkennen. Die zwei typischen Stadien, zwischen denen diejenigen der Reifeteilungen liegen, sind die noch zusammenhängenden Zellen des Archespor einerseits und die Pollentetraden andererseits. Wenn man sich nach dieser Vorprüfung einprägt, wie die Blüten ausgesehen haben, die die richtigen Stadien enthalten, können für die Fixierung solche ausgewählt werden. Wenn das Material überhaupt Reifeteilungen enthält, ist man sicher, daß man solche später in den Präparaten auffinden wird.

Bei dieser Vorprüfung trifft man in gutem Material auch schon die Reifeteilungen an. Es ist sogar zu empfehlen, sie aufzusuchen. Denn erstens ist man dann sicher, daß die Bedingungen für ihre Entstehung günstig waren, und zweitens ist es von Vorteil, die Chromosomenpräparate, die man auf diese Weise erhält, schon auszuwerten. Über ihre Brauchbarkeit für die Feststellung der zytologischen Verhältnisse äußert sich GEITLER sehr positiv. Es ist nicht abzustreiten, daß die Quetschpräparate manche Vorteile aufweisen, die Schnittpräparate nicht besitzen. Erstens ist man sicher, daß man immer ganze PMZ vor sich hat. Der Inhalt ist also garantiert vollständig. Dann kann die PMZ bei der Untersuchung durch einen Druck auf das Deckglas in ihrer Lage verändert werden. Eine geringe Quellung der Chromosomen ist, besonders dann, wenn sie sehr klein sind, eher günstig. Es ist überdies charakteristisch für die Karmin-Essigsäure-Färbung, daß die Chromosomen sehr selektiv gefärbt werden und das Zytoplasma, ohne Differenzierung, sozusagen farblos bleibt. Auch werden Ruhekerne nur ganz schwach gefärbt, wodurch die Zellen, die irgend ein Teilungsstadium enthalten, sofort deutlich herausleuchten.

4. Die Herstellung der Dauerpräparate

Die Blütenknospen wurden in Flemmingschem Gemisch fixiert und über Chloroform in Paraffin übergeführt. Dort, wo durch engen Zusammenschluß der Knospen in einer Infloreszenz oder durch stärkere Behaarung der Sepalen das Eindringen der Fixierungsflüssigkeit erschwert war, wurden die Objekte mittelst einer Wasserstrahlpumpe entlüftet, was nach einer Minute normalerweise vollendet war. So erhielt ich in allen Fällen gute Fixierung, trotz der Eigenschaft des Flemmingschen Gemisches, nur langsam einzudringen. Dort, wo eine Wasserstrahlpumpe nicht angeschlossen werden konnte, erreichte ich eine gute Wirkung, wenn ich die Objekte eine halbe bis zu einer Minute in ein Gemisch Flemming-96prozentigen Alkohols 1 : 1 brachte, um sie nachher in reines Flemming überzuführen.

Gefärbt wurde mit Safranin in Anilin-Wasser. Die Gegenfärbung nach kurzer Differenzierung in Salzsäure-Alkohol geschah in Anilinblau in vierprozentiger Essigsäure. Die Färbung war also eine modifizierte Flemmingsche Färbung. Eine wirklich gute Kontrastwirkung erhielt ich bei Anwendung eines Lichtfilters aus Alizarinviridin, welches in einem Rundkolben von 10 cm Durchmesser zwischen Lichtquelle und Mikroskop gestellt wurde. Die Chromosomen erscheinen dabei schwarz auf lichtgrünem Grunde. Die Möglichkeit subtilster Analyse der Chromosomenpräparate ist damit gegeben, während sonst die Flemmingsche Färbung bei künstlichem Licht nicht befriedigende Bilder liefert. Die heute am häufigsten angewandte Färbung mit Gentiana-Violett oder mit Kristallviolett nach NEWTON habe ich nach dem Rezept von BAKER (1946 bzw. 1950) auch ausgeführt. Ich gab aber der Flemmingschen Färbung den Vorzug. Erstens ist sie für alle Fälle gleich zuverlässig, und bei der Differenzierung ist sie weniger heikel als die Färbung nach Newton, die bei der Differenzierung leicht ausblaßt. Dann ist die Haltbarkeit der Safraninfärbung praktisch unbegrenzt. Dies war aber für eine Arbeit, von der ich zum voraus wußte, daß sie sich über längere Zeit hinziehen würde, von Vorteil.

Die Schnittdicke war stets $12^1/_2\,\mu$. Damit hatte ich in den zur Untersuchung gelangenden Objekten genügend viele PMZ, die intakt waren oder doch nur wenig angeschnitten. Die größten PMZ, die zur Untersuchung gelangten, hatten einen Durchmesser von rund $22\,\mu$. Die meisten waren aber erheblich kleiner. Der Durchmesser der zur Unter-

suchung gelangten Chromosomenplatten bewegten sich zwischen 2,5 μ und 11 μ.

5. *Zeichnung der Präparate*

Die Zeichnung der Präparate erfolgte mit Hilfe des Zeichnungsapparates von Leitz. Die Bestimmung der Vergrößerung geschah mittelst eines Objektmikrometers von Zeiß, der durch den Zeichnungsapparat nachgezeichnet wurde.

B. Anatomische Untersuchungen

Zum Zwecke der anatomischen Untersuchung an Blättern und Fruchtknoten wurden kleine Stücke von Blättern und ganze Fruchtknoten in Alkohol-Eisessig (Gemisch von Carnoy) fixiert. Die Schnittdicke betrug 15 μ, und es wurde mit Anilinblau gefärbt. Die Darstellung der Behaarungsverhältnisse bei *Helianthemum* erforderte eine besondere Präparation, die erlaubte, die Haare allein, aber in ihrer natürlichen gegenseitigen Lage darzustellen. Zuerst wurde die Epidermis der Blattunterseite von Frischmaterial in möglichst großen Stücken abgezogen. Dies gelang ohne Schwierigkeit, nur hafteten stets einige Zellen des Mesophylls daran, die ohne Beschädigung der Epidermis nicht entfernt werden konnten. Diese Epidermisstücke wurden mit Eau de Javelle behandelt, bis sie farblos geworden waren. Nach Auswaschen in verdünnter Salzsäure und gründlichem Wässern wurden die Stücke in Safranin etwa 6 Stunden gefärbt, dann ganz kurz in Salzsäurealkohol differenziert und über die Alkoholstufen 30 %, 50 % und 70 % in Glyzerin übergeführt. Der anfänglich noch mitgefärbte Untergrund (Zellen der Epidermis und des Mesophylls) wurde nach einiger Zeit ganz entfärbt, und nur noch die Sternhaare hielten die Farbe zurück.

C. Statistische Auswertung der Spaltöffnungsmessungen

Bei der Auswertung der Spaltöffnungsmessungen beschränkte ich mich auf die Messung der Länge, nachdem ich auch die Breite miteinbezogen hatte. Bei *Cochlearia* ist die Breite konstanter als die Länge. Die Form der Spaltöffnungen ist bei der diploiden ssp. *pyrenaica* rundlicher als bei

der tetraploiden ssp. *euofficinalis* (Tafel III, Fig. 2). Das Resultat wird aber, wenn man das Produkt aus Länge und Breite verwendet, im Prinzip gleich, wie wenn man nur die Länge berücksichtigt. Die Kurven stehen ein bißchen näher, und der Prozentsatz der Differenz der arithmetischen Mittel wird kleiner. Die Länge der Spaltöffnungen wurde mit Hilfe des Zeichnungsapparates in Form zweier Marken auf dem Zeichnungsblatt festgehalten. Mittelst des Objektmikrometers konnte dann ein Maßstab gezeichnet werden, der eine direkte Messung in μ erlaubte.

Zwei Bedingungen müssen bei den Messungen erfüllt werden. Erstens muß das Blatt, auf dem die Zeichnung gemacht wird, stets ziemlich genau am selben Ort liegen, da weite Verschiebungen den Maßstab, wenn auch nur in kleinen Grenzen, verändern. Zweitens muß dafür gesorgt werden, daß man nicht unbewußt bei der Zeichnung eine Auswahl trifft und bestimmte Formen bevorzugt. Dies kommt leichter vor, als man anzunehmen geneigt ist. Diese Fehlerquelle wird vermieden, wenn man das Präparat mittelst des Kreuztisches systematisch absucht und keine Spaltöffnung überspringt. Wenn ein Kreuztisch fehlt, kann man denselben Effekt erzielen, wenn man die Epidermis in kleine Rechtecke schneidet und bei diesen ringsherum, dem Rande nach, alle Spaltöffnungen der Reihe nach zeichnet. Bei den Messungen wurde auf ganze μ auf- und abgerundet (1 μ war auf dem Maßstab 1,1 mm lang). Diejenigen Messungen, die ziemlich genau in die Mitte zwischen zwei Teilstriche fielen, wurden als Mitte zwischen zwei Werten notiert. Am Schlusse wurden diese Messungen zu gleichen Teilen auf die beiden benachbarten Werte verteilt.

IV. Spezieller Teil

A. Silene vulgaris (Mönch) Garcke

(Silene inflata Sm; Silene venosa Ascherson)

1. Die in der Schweiz vorkommenden Formen
Wahl der untersuchten Standorte

Silene vulgaris ist bei uns häufig und weit verbreitet. Sie steigt in den Alpen sehr hoch und tritt in verschiedenen Formen auf. Die polymorphe Art weist nach Schinz und Keller (1923) neben der Hauptart die ssp. *alpina* (Lam) Schinz und Keller auf. In der kritischen Flora von Schinz

und Keller (1914) sind beim Typus noch die var. *latifolia* (Miller) Schinz und Keller und die var. *pubescens* (DC) Schinz und Keller aufgeführt. Zu ssp. *alpina* wird noch die var. *glareosa* (Jordan) Gremli aus dem Jura gerechnet. Häufig ist in den Alpen eine Form anzutreffen, die weder der einen noch der andern Unterart zugerechnet werden kann. Sie unterscheidet sich von der Ebenenform, der sie sonst näher steht, durch ausgesprochene Plagiotropie der Sproßachsen. Der Wuchs ist daher rasig und dem Boden angedrückt. Sie behält diesen Wuchs in der Ebene bei, was durch eine Kultur im Botanischen Garten in Bern aus Samen von der Schynigen Platte nachgewiesen werden konnte. In der Ebene stehen aber die blütentragenden Achsen aufrecht, während sie in den Alpen als aufsteigend bezeichnet werden müssen. Eine Oekotypenanalyse nach dem Muster der Arbeiten von TURESSON (1926, 1931, 1932) würde den Verhältnissen bei dieser Art zweifellos am besten gerecht werden.

Für die vorliegende Arbeit wurden einige Formen der Ebene und der Alpen zytologisch untersucht, worunter auch solche, die als ssp. *alpina* angesprochen werden mußten. Als Fundorte figurieren verschiedene Standorte aus der Umgebung von Bern und für die Alpen die folgenden:

Gantrischkummli, oberhalb Gantrischseeli, Stockhornkette: 1950 m
Schynige Platte: 2000 m
Gamchi (ob Kiental): 1900 m

2. *Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen*

Die Chromosomenzahl war überall $n = 12$. Es waren keine Unregelmäßigkeiten in der Meiose anzutreffen. Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Formen müssen auf Genmutationen beruhen.

Chromosomenaberrationen spielen bei der Rassenbildung dieser Art offenbar keine Rolle. Die Ergebnisse decken sich mit den Angaben der Literatur (BLACKBURN 1927, PIRSCHLE 1941, FAVARGER 1946).

Die Art steigt auch in den nordischen Gebirgen ziemlich hoch, ohne aber einen speziellen Oekotypus ausgebildet zu haben (TURESSON 1926). Auch bei den nordischen Formen kommen keine Abweichungen der Chromosomenzahlen vor.

Die Abbildungen der Meiosechromosomen finden sich auf Tafel I, Fig. 1 bis 3.

B. Cochlearia officinalis L.

1. Die in der Schweiz vorkommenden Formen
Wahl der untersuchten Standorte

Cochlearia officinalis L. ist in der Schweiz durch zwei Unterarten vertreten: ssp. *officinalis* (L.) J. D. Hooker 1870 = ssp. *euofficinalis* A. und G. 1898 em Thellung 1914 und ssp. *alpina* (Babington) J. D. Hooker 1870 = ssp. *pyrenaica* (D. C.) Rouy und Fouc. 1895 (A. Becherer 1928, 1929).

Für die schweizerischen Vorkommen habe ich verschiedene Standorte berücksichtigt.

Für *C. officinalis,* ssp. *euofficinalis* benützte ich Pflanzen aus dem Botanischen Garten in Bern, die dort seit sehr langer Zeit gehalten werden und deren Herkunft nicht bekannt ist, die aber zweifellos zur ssp. *euofficinalis* gehören. Da diese Unterart in der Schweiz wild nicht vorkommt und nur als Kulturpflanze oder als Gartenflüchtling zu finden ist, muß die Wahl einer Gartenpflanze als Untersuchungsobjekt als korrekt betrachtet werden. Die Pflanzen, die zeitweilig im Pharmazeutengarten gezogen wurden, erwiesen sich als mit denen des Botanischen Gartens identisch. Eingezogene Erkundigungen ergaben denn auch, daß die Samen für diese Kultur vom Botanischen Garten stammten.

Für *C. officinalis* ssp. *pyrenaica* liegen die Verhältnisse in der Schweiz prinzipiell anders, da sie als einheimisch angesehen werden muß. Hegi (Flora von Mitteleuropa) bezeichnet für das ganze Alpengebiet und dessen Vorland die Standorte von ssp. *euofficinalis* als künstlich und diejenigen von ssp. *pyrenaica* als natürlich. Nach seinen Angaben steht aber die Zuteilung zur einen oder zur andern Unterart für die Standorte der Ostalpen keineswegs in allen Fällen fest, da dort offenbar morphologisch alle Übergänge von der einen zur andern vorkommen. Wir werden im Verlaufe einen solchen Fall auch für unsere Flora kennen lernen, bei dem eine weitgehende Abklärung der Situation möglich war *(C. officinalis* «Kandersteg»).

Für die schweizerischen Vorkommen der ssp. *pyrenaica* werden folgende Standorte angegeben:

Schinz und Keller (1923)

Freiburg: Gantrisch-Kette

Berner Oberland: Gantrischseeli und Schwefelbergbad, Widdersgrind (Stockhornkette), Eriz, Justistal, Kandersteg, Rosenlaui.

LUDWIG FISCHER (1875) gibt für das Berner Oberland noch Einzelheiten an: Horneck im Eriz. Früher häufig im Eriz, aber durch starke Ausbeutung meist ausgerottet.

Die übrigen Angaben decken sich im Prinzip mit denjenigen von Schinz und Keller. Bemerkenswert ist das Fehlen des Standortes von Kandersteg. Dieser taucht zum erstenmal bei L. FISCHER (1882) auf, und zwar von ihm selbst aufgefunden. Der Standort vom Widdersgrind ist bei L. Fischer erst 1889 aufgeführt (von Herrn Maurer, Lehrer in Weißenbach, entdeckt).

LÜDI (1925) gibt noch einen neuen Standort im Eriz an: Vordere Pfahlalp im Eriz. Diese Alp konnte weder auf der Siegfriedkarte noch im Schweizerischen Ortslexikon der Post- und Telegraphenverwaltung (1928), wo sonst jeder Flurname enthalten ist, aufgefunden werden. Ich glaube, daß es sich um eine Verwechslung mit Fallalp handelt, die dem Gewährsmann, Herrn Meier-Rein, unterlaufen ist.

HEGI (Flora von Mitteleuropa): Die Angaben decken sich mit den oben angeführten. Genauer sind folgende Angaben umschrieben: Quelle am NW-Fuß des Widdersgrind; Eriz, bei den Wasserfällen.

Ich habe folgende Standorte untersucht (in Klammer ist jeweils die Angabe der Koordinaten nach der Siegfriedkarte beigefügt):

1. Gantrischseeli, etwa 1600 m (600.000/173.250)
2. An der Hengstsense (Gebiet des Widdersgrind, von Zehndervorsaß bis Punkt 1371 (596.400/172.050 bis 596.150/170.550)
3. Eriz, Fall, 1220 m (630.800/180.100)
4. Kandersteg, 1169 m (617.730/147.700)

Die Pflanze konnte auf der Hornegg (Eriz) und im Rosenlauigebiet trotz längerer Sucharbeit nicht aufgefunden werden.

Besondere Sorgfalt wurde auf die Auffindung von *Cochlearia* im Rosenlauigebiet gelegt. Erkundigungen bei guten Kennern der Flora des Rosenlauigebietes (bei den Herren Glatthard, Meiringen, und Schild, Rüti) ergab, daß die Art von ihnen dort nie aufgefunden worden ist. Der Standort, der möglicherweise mit dem Rosenlauibad in Beziehung stand, scheint erloschen zu sein. Die Angabe von Schinz und Keller stammt zweifellos aus der Arbeit von DESOR (1844), der als Anhang ein Verzeichnis der Flora von Rosenlaui aufgenommen hat, das von Herrn Brunner in Meiringen stammte. Im Herbarium von Bern fand ich kein Exemplar von diesem Standort.

Ein besonderer Fall schien mir von Anfang an beim Standort von Kandersteg vorzuliegen. Ein Hinweis auf seine Besonderheit ist schon das relativ späte Auftauchen seiner Angabe in der Literatur, besonders, wenn man noch berücksichtigt, daß er keineswegs abseits vom Verkehr liegt. Er fällt ganz aus dem Rahmen, wenn man ihn mit den übrigen Standorten von *C. officinalis* ssp. *pyrenaica* vergleicht, die alle deutlich am Nordfuß der Alpen liegen. Die letztere Unstimmigkeit hätte natürlich auch für den Fundort im Rosenlauigebiet Geltung gehabt, wenn er noch bestanden hätte. Durch die Ablagerung des Aushubs vom Lötschbergtunnelbau wurde das Areal dieses Fundortes anfangs dieses Jahrhunderts stark eingeengt. Heute konnte ich die Pflanze nur noch an einer einzigen Stelle finden, die sich über etwa 50 m^2 erstreckt. Dieses Areal ist aber nicht geschlossen von ihr durchsetzt.

2. *Die Chromosomenverhältnisse*

a) Bis heute veröffentlichte Chromosomenzahlen

Crane und Gairdner (1923) stellten bei verschiedenen *Cochlearia*-Arten die Chromosomenzahlen fest. Ihre Pflanzen stammten von der SW-Küste von Wales. *Cochlearia officinalis* ist dort mit $2n = 28$ vertreten. Die von ihnen als *C. officinalis* ssp. *alpina* (Bab.) J. D. Hooker untersuchte Pflanze wird von Tischler (1950) zu *C. officinalis* ssp. *pyrenaica* gerechnet und zeigt dieselbe Chromosomenzahl.

Böcher (1938) stellte im Gegensatz dazu für *Cochlearia officinalis* ssp. *pyrenaica* $2n = 24$ fest. Dieselbe Zahl fanden Sörensen und Westergard für *C. officinalis* (nach Tischler 1950).

Die Pflanzen von Böcher stammen von den Färöer-Inseln.

Diese Pflanzen sind alle als polyploid, genauer gesagt, als tetraploid zu betrachten, wobei zwei verschiedene Basiszahlen, nämlich 6 und 7, angenommen werden müssen.

Diploide Formen werden aus dem Hohen Norden angegeben, und zwar aus Grönland und Spitzbergen (A. und D. Löve 1948, Flovik 1940). Bei beiden handelt es sich um Formen mit $2n = 14$, die demnach als die diploiden Formen der Pflanzen von Crane und Gairdner angesprochen werden können. In beiden Fällen wird die diploide Pflanze unter dem Namen *C. officinalis* ssp. *groenlandica* bzw. *C. groenlandica* aufgeführt.

b) Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen an den schweizerischen Formen

Die Chromosomenzahl von *Cochlearia officinalis* ssp. *euofficinalis* aus dem Botanischen Garten in Bern wurde in den PMZ mit $n = 12$ festgestellt (Tafel I, Fig. 6). Die Pflanzen stimmen also in bezug auf die Chromosomenzahl mit denjenigen Böchers überein. Von den in der Schweiz heimischen ssp. *pyrenaica* kam als erste diejenige vom Gantrischseeli zur Untersuchung. Überraschenderweise ergab schon die Vorprüfung mit der Karmin-Essigsäure-Methode eine von allen übrigen Angaben der Literatur abweichende Chromosomenzahl von $n = 6$. Es handelt sich damit um den ersten Fall einer diploiden Cochlearia mitteleuropäischer Herkunft. Die Chromosomenzahl wurde in Dauerpräparaten an vielen Reifeteilungen der PMZ festgestellt (Tafel I, Fig. 4 und 5) und muß als gesichert betrachtet werden.

Kontrollen an Mitosen, die in den Präparaten im Griffelmeristem zu finden waren, ergaben übereinstimmend die Zahl $2n = 12$. Die Form der Chromosomen stimmt sowohl in den Reifeteilungen als auch in den Mitosen mit den Zeichnungen Böchers und mit seinen Beschreibungen überein (Böcher 1938).

Vergleiche der Pflanzen vom Eriz und von der Hengstsense mit derjenigen vom Gantrischseeli ergaben völlige Übereinstimmung. Es ist zu vermuten, daß die Genesis bei der Besiedelung dieser drei Standorte dieselbe ist.

Bei der Form von *Cochlearia officinalis*, wie sie in Kandersteg zu finden ist, ergab sich neuerdings eine Abweichung der Chromosomenverhältnisse im Vergleich mit den andern Formen. Die Pflanze, die nicht nur nach dem Standort, sondern auch nach ihren morphologischen Eigenschaften einen Sonderfall darstellt, wie ich später noch ausführen werde, soll im weiteren Verlauf dieser Arbeit kurz als *Cochlearia* «Kandersteg» angeführt werden.

Die Voruntersuchung von *Cochlearia* «Kandersteg» mittelst der Karmin-Essigsäure-Methode ließ keine klare Vorstellung über die Chromosomenzahl gewinnen.

Die Dauerpräparate ließen zuerst einmal eine starke Störung der Meiose erkennen, so daß ich mir anfänglich auch hier kein klares Bild über die Chromosomenzahl verschaffen konnte. In den Anaphasen der ersten und zweiten Reifeteilung konnten die verschiedensten Zahlen zwischen 6 und 10 beobachtet werden (Tafel I, Fig. 7).

In den Polansichten standen die Chromosomen in verschiedenen optischen Ebenen. Die genaue Analyse der Seitenansicht einer Anaphasenspindel der ersten Reifeteilung ergab die Zahl $2n = 18$ (Tafel I, Fig. 9). Die endgültige Entscheidung war nur an Mitosen im somatischen Gewebe zu treffen. Solche fanden sich häufig im Meristem des Fruchtknotens, da die Pflanzen nach den Angaben im technischen Teil vorbehandelt waren. (Vor dem Fixieren unter einer Glasglocke gehalten.) An den Mitosen konnte mit Sicherheit festgestellt werden, daß es sich bei *Cochlearia* «Kandersteg» um eine triploide Form handelt (Tafel I, Fig. 8).

Nach den vorliegenden Präparaten zu urteilen, bei denen leider gute Prophasen fehlen, werden 6 Bivalente und 6 Univalente in der Meiose gebildet. Offenbar handelt es sich um eine allopolyploide Form. Es besteht die Absicht, durch Kreuzungsversuche festzustellen, ob es sich um einen Bastard zwischen ssp. *pyrenaica* und ssp. *euofficinalis* handelt, was vorläufig nur vermutet werden kann.

Leider war es nach der Sicherstellung dieser Tatsache zu spät im Jahr, um Erhebungen über die Pollensterilität zu machen. Ebenso mußte aus den gleichen Gründen die Untersuchung der Embryonalentwicklung unterbleiben, die erlauben würde, über den Zeitpunkt, in dem sich die Letalität bei den abortiven Samenanlagen auswirkt, etwas Genaueres auszusagen.

Die Samenzahl pro Schote beträgt bei Cochlearia «Kandersteg» in der Regel nur zwei, bei ssp. pyrenaica und euofficinalis dagegen meist vier. Die Keimfähigkeit der Samen bewegt sich bei C. «Kandersteg» um 5 % und bei den zwei andern zwischen 90 % und 100 %. Die Fertilität der triploiden C. «Kandersteg» ist also stark herabgesetzt, wobei sich die Letalität in verschiedenen Entwicklungsphasen auszuwirken scheint.

3. Vergleich der morphologischen und anatomischen Verhältnisse zwischen den verschiedenen Chromosomenrassen

a) Vergleich zwischen der diploiden ssp. pyrenaica und der tetraploiden ssp. euofficinalis

Crane und Gairdner (1923) machen einige Angaben über den Habitus der von ihnen untersuchten Pflanzen. Diese stehen in einem Gegensatz zu

vielen Beobachtungen, besonders an künstlichen Polyploiden. Sie führen zum Beispiel an, daß die Petalen von *C. officinalis* mit $2n = 28$ länger sind als diejenigen von *C. danica* mit $2n = 42$. Alle Teile von *C. officinalis* sind größer als bei *C. danica*. Messungen an *C. officinalis* und einem künstlichen Bastard mit $2n = 37$ ließen keine Unterschiede der Zell- und Kernvolumen feststellen.

Vergleiche zwischen den von mir untersuchten diploiden *C. officinalis* ssp. *pyrenaica* und der tetraploiden *C. officinalis* ssp. *euofficinalis* aus dem Botanischen Garten in Bern ergaben folgende Resultate:

Die Stengelblätter mit gleicher Stellung an der Hauptachse zeigten Unterschiede in Form und Größe (Tafel III, Fig. 1). Die Blätter von *C. officinalis* ssp. *pyrenaica* sind größer, wesentlich dicker und dunkler grün. Zum Zwecke schlüssiger Vergleiche wurde eine

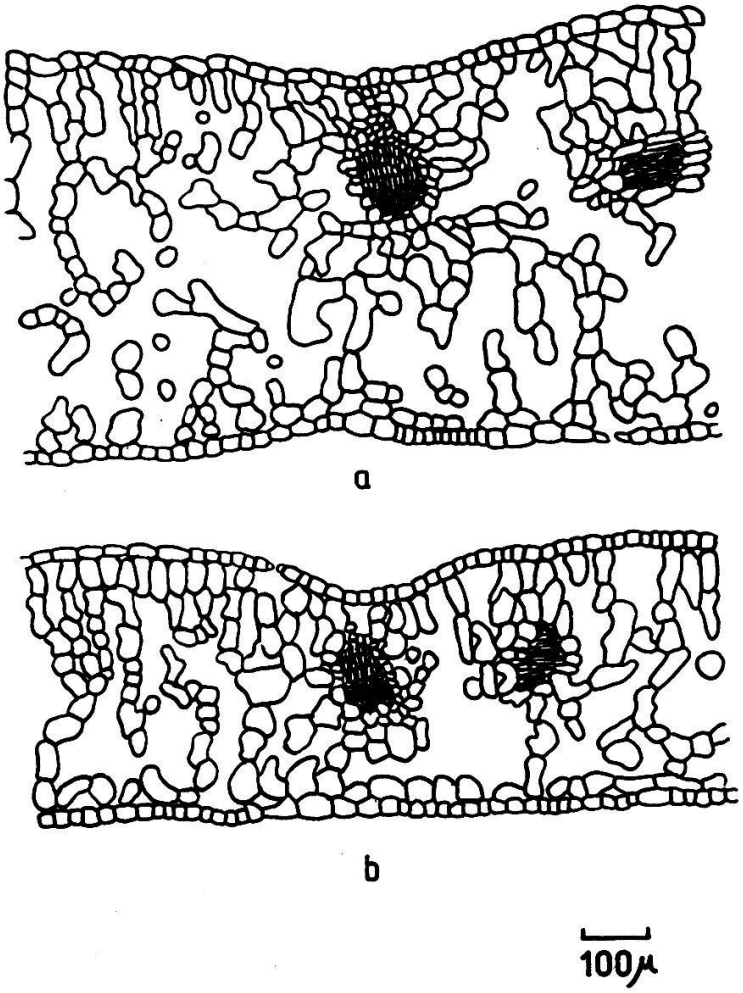


Fig. 1
Querschnitt durch Stengelblätter von Cochlearia officinalis.
a) von ssp. pyrenaica, diploid
b) von ssp. euofficinalis, tetraploid

Pflanze vom Eriz unter möglichst gleichen Verhältnissen in unserem Garten in Bern gezogen, wie sie für die Pflanzen im Botanischen Garten bestehen. Diese Pflanze überwinterte in Bern, so daß die zur Untersuchung gelangten Sprosse von Anfang an unter den Verhältnissen in der Ebene herangewachsen waren.

Die anatomischen Verhältnisse wurden an Schnitten durch das zweitoberste Blatt einer Achse zweiter Ordnung untersucht, die sich in gleich charakteristischer Weise unterscheiden (Textfig. 1). Es zeigt sich, daß die Verdickung des Laubblattes auf die größere Mächtigkeit des Schwammparenchyms zurückzuführen ist. Es liegt also nicht der Typus von Sonnen- und Schattenblättern vor. Prinzipielle Unterschiede der Zellgrößen konnten nicht nachgewiesen werden, mit einer Ausnahme:

Bei den Spaltöffnungen besteht nämlich ein statistisch nachweisbarer Unterschied, und zwar so, daß die tetraploide Pflanze größere Schließzellen besitzt als die diploide (Tafel III, Fig. 2;

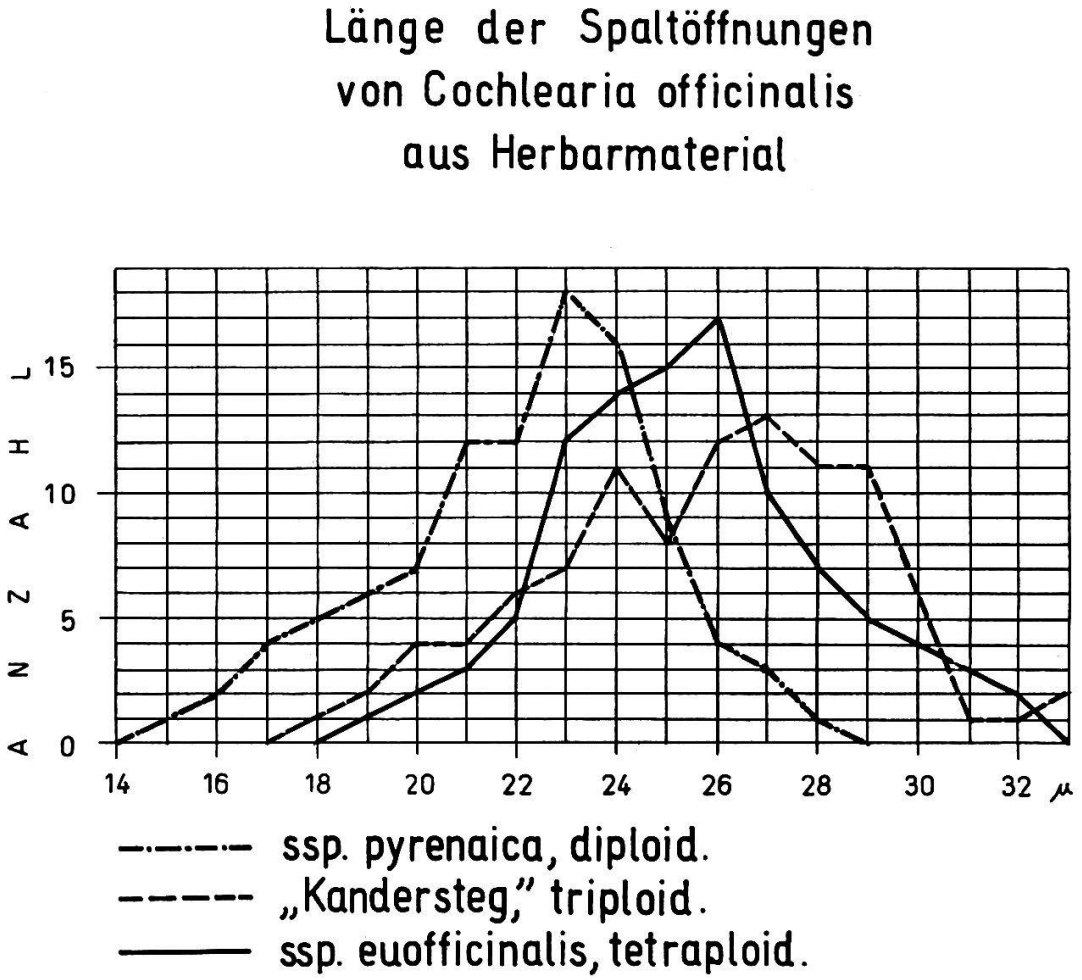


Fig. 2

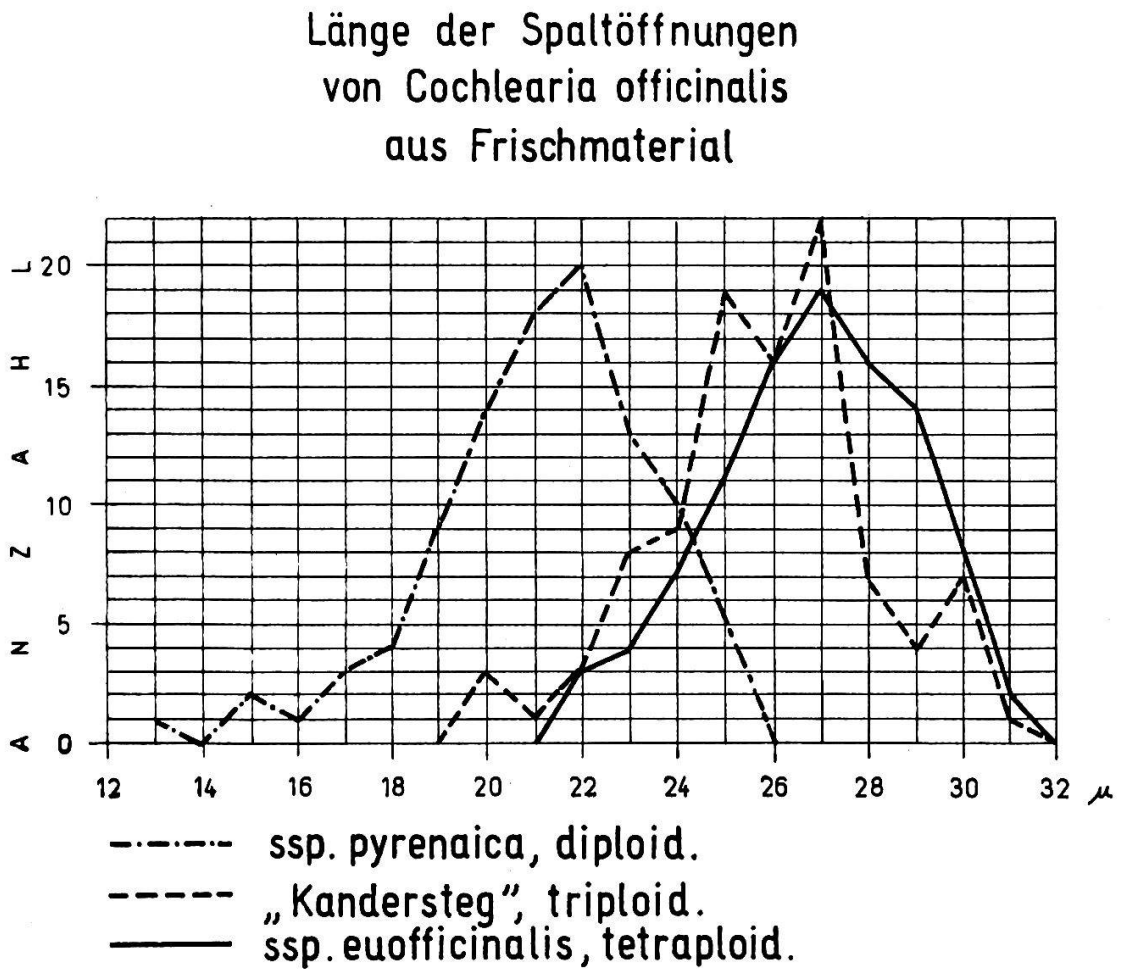


Fig. 3

Textfig. 2 und 3). Der Unterschied zwischen den arithmetischen Mitteln der Werte von ssp. *pyrenaica* (21,15 µ) und ssp. *euofficinalis* (26,86 µ) beträgt bei lebenden Zellen 5,71 µ. In Prozenten des Wertes von ssp. *pyrenaica* macht dieser Unterschied 27 %. Diese bedeutet, daß die Spaltöffnungen der tetraploiden ssp. *euofficinalis* im Durchschnitt um 27 % größer sind als diejenigen der diploiden ssp. *pyrenaica*.

Für die Messungen an Frischmaterial wurden Blattstücke von möglichst homologen Blättern eine Stunde lang in Wasser gelegt und dann in Wasser untersucht. Da sich bei Cochlearia officinalis nach wiederholten Nachprüfungen die Spaltöffnungsgröße für die Auseinanderhaltung der Unterarten mit verschiedenen Chromosomenzahlen als brauchbares Merkmal erwiesen hatte (Messungen an Pflanzen vom natürlichen Standorte von ssp. *pyrenaica* zeigten im Prinzip gleiche Verhältnisse wie die in Bern gezogenen Exemplare dieser Unterart), interessierte mich die Frage, ob die Methode der statistischen Auswertung der Spaltöffnungsmessun-

gen auch auf Herbarmaterial angewandt werden könne. Die an Herbarmaterial mit einem Alter von einem halben bis zu zwei Jahren ausgeführten Messungen zeitigten im Prinzip gleiche Resultate, die quantitativ aber kleine Verschiebungen aufwiesen (Textfig. 2). Der nach der gleichen Methode wie oben errechnete Prozentwert ergab 15,3 %. Bei diesen Untersuchungen wurden die Blätter kurz aufgekocht und dann zwölf Stunden in Wasser aufbewahrt. Hierauf wurde in Wasser untersucht.

Die Pollenkörner sind im Gegensatz zu vielen Angaben über künstliche Polyploide wenig verschieden. Immerhin konnte auch hier

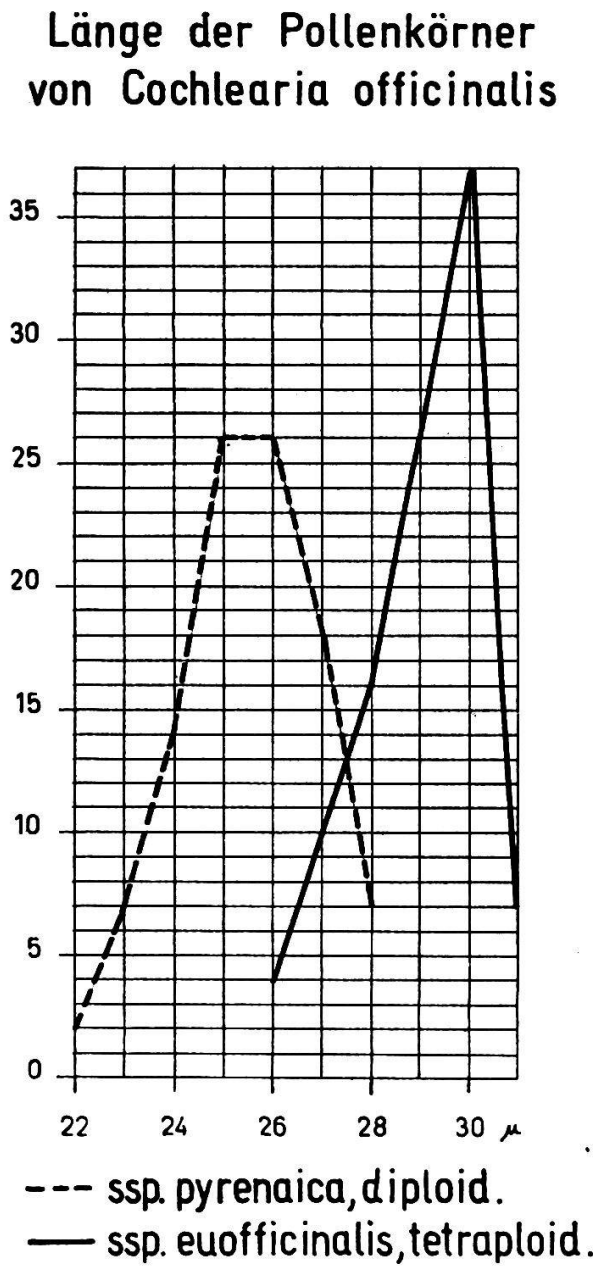


Fig. 4

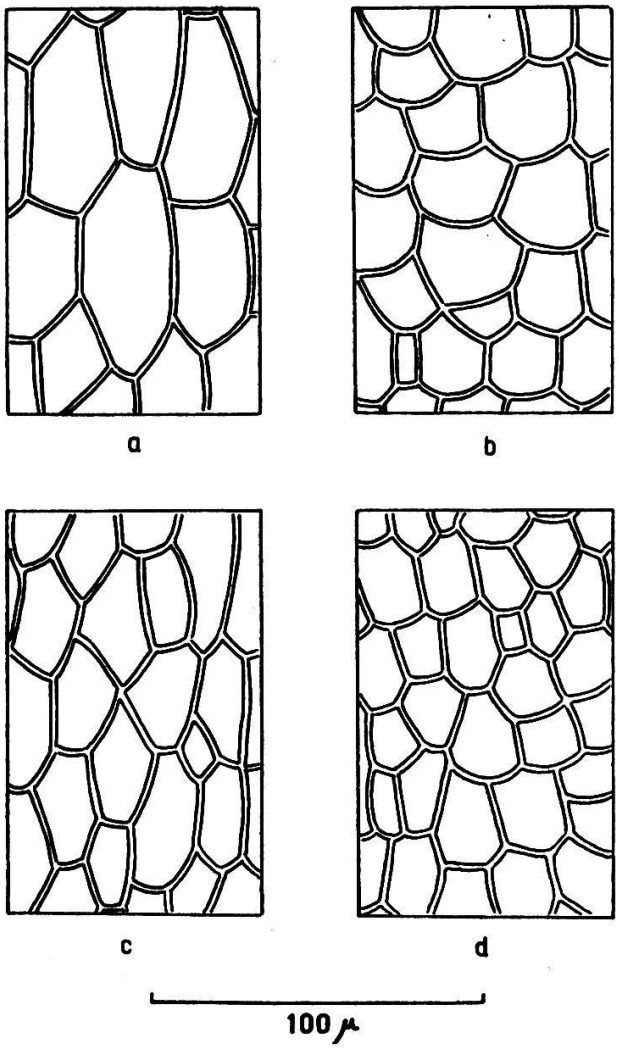


Fig. 5
Epidermiszellen der Petalen von Cochlearia officinalis
a) und b) von ssp. euofficinalis, tetraploid, c) und d) von ssp. pyrenaica, diploid.
a) und c) aus dem Blattgrund, b) und d) aus der Blattmitte.

durch Messungen an frischen Pollen statistisch noch ein Größenunterschied beobachtet werden (Textfig. 4). Eine analoge Berechnung wie bei den Spaltöffnungen ergab folgendes Resultat:

Der Unterschied zwischen den arithmetischen Mitteln der Werte von ssp. *pyrenaica* (25,49 μ) und ssp. *euofficinalis* (29,03 μ) beträgt 3,54 μ. In Prozenten des Wertes von ssp. *pyrenaica* macht dieser Unterschied 14 %.

Bei den Petalen fanden sich ebenfalls charakteristische Unterschiede, die sich so stark auf den Habitus eines Blütenstandes auswirken, daß man die Zugehörigkeit einer Pflanze zu der einen oder andern Unterart sofort erkennt (Tafel IV, *a* und *b*).

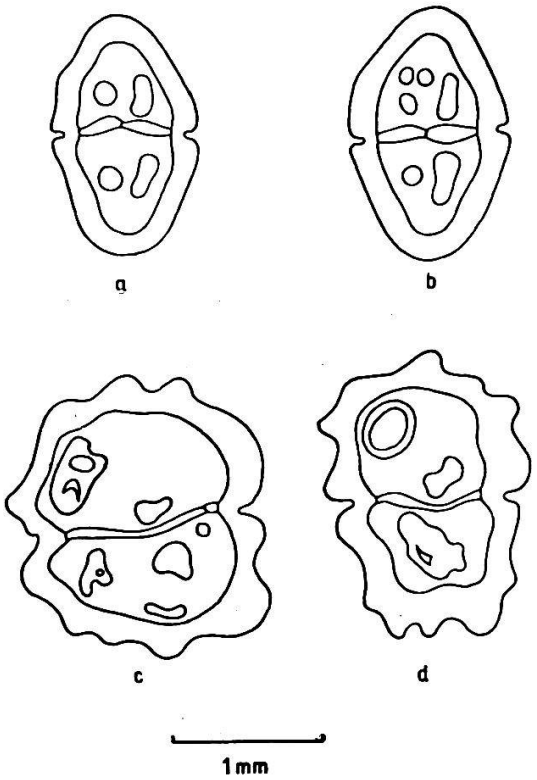


Fig. 6
Querschnitt durch Fruchtknoten von Cochlearia officinalis.
a) und b) von ssp. pyrenaica, diploid.
c) und d) von ssp. euofficinalis, tetraploid.

Tafel IV *c* zeigt eine Reihe von Petalen je einer der Unterarten, die beliebig herausgegriffen worden sind. In der obern Reihe liegen diejenigen von ssp. euofficinalis und in der untern diejenigen von ssp. *pyrenaica*. Im Gegensatz dazu kann festgestellt werden, daß die Epidermiszellen dieser Petalen bei der tetraploiden ssp. *euofficinalis* größer sind als bei der diploiden ssp. *pyrenaica* (Textfig. 5). Es besteht also hier bei der tetraploiden Form einer geringeren Organgröße eine erhöhte Zellgröße gegenüber.

Typische Unterschiede zeigt auch die Gestalt des Fruchtknotens. Der Querschnitt durch entsprechende Fruchtknoten zeigt, daß die Form bei der diploiden ssp. *pyrenaica* glatter ist, bei der tetraploiden ssp. *euofficinalis* hingegen durch Längswülste in charakteristischer Weise skulptiert ist (Textfig. 6). Die unterschiedliche Größe der Zeichnungen rührt daher, daß das Schnittmaterial im Alter nicht ganz übereinstimmte.

Auffallende Größenunterschiede weisen die Samen auf. Merkwürdigerweise sind sie bei der tetraploiden Pflanze wesentlich kleiner als bei der diploiden. In Übereinstimmung dazu findet man die nämlichen Grö-

ßenunterschiede bei den herauspräparierten Keimlingen. Die Samen der einzelnen Unterarten unter sich sind in bezug auf ihre Größe bemerkenswert einheitlich.

b) Die triploide Cochlearia «Kandersteg» Vergleich mit den übrigen Formen

Cochlearia «Kandersteg» wird in den Floren zu ssp. *pyrenaica* gerechnet. Das kommt daher, daß diejenigen Merkmale, die in der Bestimmungstabelle zur Differenzialdiagnose zwischen ssp. *euofficinalis* und ssp. *pyrenaica* herangezogen werden (Form der Frucht, relative Länge der Frucht, bezogen auf die Länge des Fruchtstieles, Winkel des Fruchtstieles zur Blütenstandsachse), so beschaffen sind, daß sie auf die Beschreibung der ssp. *pyrenaica* passen. Es ist allerdings wahrscheinlich, daß die ssp. *pyrenaica* in Kandersteg einmal vorkam. Ich will die Möglichkeit auch nicht ganz von der Hand weisen, daß sie im Gebiet von Kandersteg auch heute noch vorkommt, daß ich sie aber übersehen habe. Die von mir untersuchte Pflanze ist aber weder eine typische ssp. *pyrenaica* noch eine typische ssp. *euofficinalis*.

Die morphologischen Verhältnisse zeigen ein Bild, das allgemein folgendermaßen beschrieben werden kann: C. «Kandersteg» muß als eine intermediäre Form angesehen werden, die zwischen ssp. *pyrenaica* und ssp. *euofficinalis* steht, in bezug auf die Größe der einzelnen Organe aber ssp. *pyrenaica* näher steht. Der Habitus präsentiert sich also als eine in allen Teilen verkleinerte ssp. *pyrenaica*. Schon die Blüte zeigt dies im Vergleich mit den andern Formen.

Die Analyse der Größenverhältnisse bei den Spaltöffnungen ergab bei hundert Auszählungen eine zweigipflige Kurve, die sich aber in bezug auf ihre Lage an die Kurven von ssp. *euofficinalis* hält. In einer Diskussion mit Herrn Prof. Rytz machte mich dieser, bevor die Chromosomenverhältnisse abgeklärt waren, auf die Besonderheit der Kurve aufmerksam. Ich glaubte aber zuerst noch, die Unregelmäßigkeit ihres Verlaufes sei auf die relativ kleine Zahl von Messungen zurückzuführen. Durch mehrmalige Wiederholung der Auszählung habe ich aber stets dasselbe Resultat erhalten. Auch bei Verwendung von Herbarmaterial entstand eine entsprechende Kurve (Textfig. 2 und 3). Es besteht für mich kein Zweifel mehr, daß für die drei untersuchten Rassen von *Cochlearia officinalis*, die sich durch ihre Chromosomenzahlen unterscheiden, das

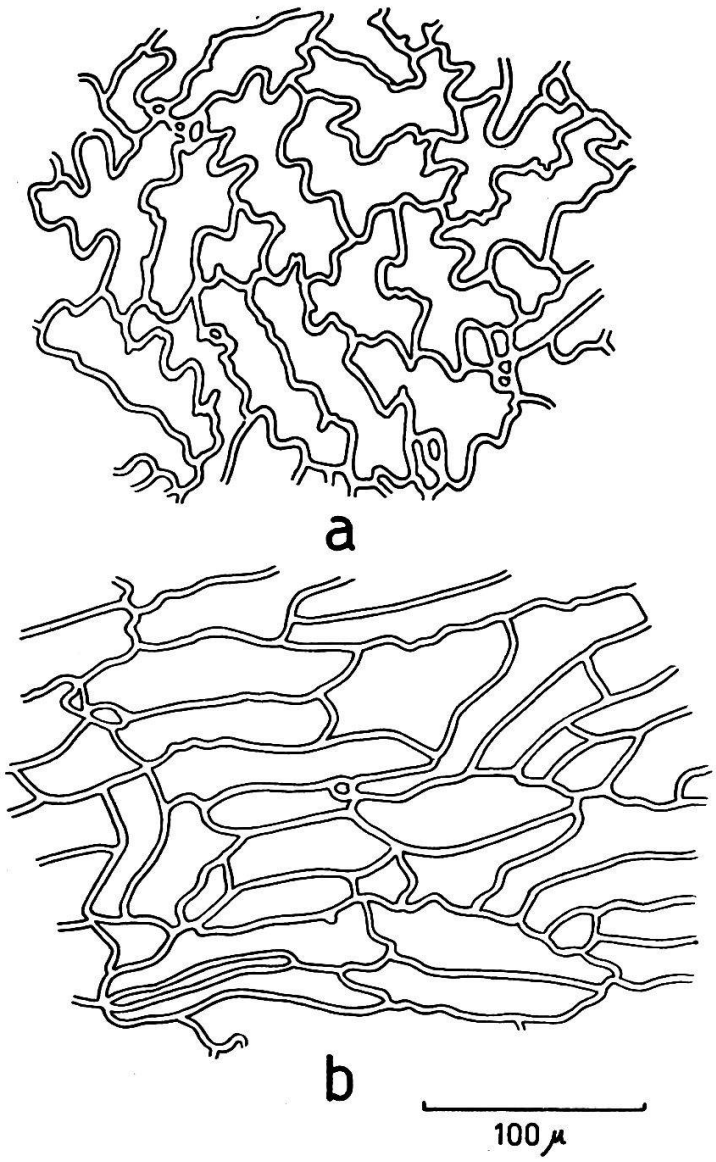


Fig. 7
Zellen aus den falschen Scheidewänden der Früchte von Cochlearia officinalis
a) von ssp. pyrenaica, diploid.
b) von ssp. euofficinalis, tetraploid.

Kriterium der Spaltöffnungsgröße brauchbar ist und daß der Verlauf der Kurven tatsächlich kennzeichnend ist.

Tafel V stellt von oben nach unten die falschen Scheidewände von ssp. *pyrenaica*, C. «Kandersteg» und ssp. *euofficinalis* vor. Es ist deutlich zu erkennen, daß die Form bei Fig. 2 und 3 ähnlich, d. h. länglich und beiderseits zugespitzt, erscheint (diagnostisches Merkmal für ssp. *pyrenaica)*, während diejenige von Fig. 1 als mehr rundlich bezeichnet wer-

den muß (diagnostisches Merkmal für ssp. *euofficinalis)*. Allerdings neigen auch die letzteren ab und zu zu der länglich zugespitzten Form.

Die Perforation der falschen Scheidewand, die bei HEGI als allgemeines Vorkommnis bei *Cochlearia officinalis* angeführt wird, ist bei *Cochlearia* «Kandersteg» besonders häufig anzutreffen. Sie ist auf eine Wachstumshemmung zurückzuführen und ist nicht lysigen entstanden. Die vordringenden Wucherungen der Carpellränder haben sich bei der Entwicklung der falschen Scheidewand an dieser Stelle nicht erreicht. Dem entspricht die Feststellung, daß die zwei Schichten der falschen Scheidewand an dieser Stelle an den Rändern verwachsen sind.

Die Zellen der falschen Scheidewand sind bei ssp. *pyrenaica* und C. «Kandersteg» einander ähnlich. Die Zellwände sind stärker gewellt als bei ssp. *euofficinalis* (Textfig. 7).

Eine Eigenschaft, die Blütezeit von C. «Kandersteg» betreffend, sei hier noch beschrieben: Sie blühte, als ich sie am 2. September 1951 nochmals aufsuchte, immer noch an den Enden der verlängerten Hauptachsen und an Nebenachsen. Dies war sehr auffallend, da zu dieser Zeit sowohl die ssp. pyrenaica an ihren natürlichen Standorten und erst recht die ssp. euofficinalis im Botanischen Garten in Bern als auch die verpflanzte ssp. pyrenaica in Bern längstens vollständig abgeblüht waren. Dabei handelte es sich nicht um eine Verschiebung, sondern um eine auffallende Verlängerung der Blütezeit.

4. Diskussion

Der Charakter der meisten Eigenschaften, durch welche sich die drei besprochenen Chromosomenrassen auseinanderhalten lassen, ist so, daß man die Abweichungen auf unterschiedliche Gene oder Genkombinationen zurückführen muß. Dies scheint mir sicher für die rein formativen Unterschiede der Fall zu sein.

Bei der Größe der Organe allerdings kann geltend gemacht werden, daß die Polyploidie an sich einen Einfluß haben könnte durch verkleinerte Teilungsraten bei den polyploiden Formen.

Bei natürlichen Polyploiden ist auch bei der Zellgröße die Frage, ob sie auf das Prinzip der Kernplasma-Relation zurückzuführen sei oder ob sie teilweise oder ganz auf Genen beruhe, keineswegs abgeklärt. Es ist zum Beispiel eine häufige Erfahrung, daß das Kriterium der Spaltöffnungsgröße bei natürlichen Polyploiden ganz unzuverlässig ist. Im einen

Fall ist es gut brauchbar und im andern nicht. Dies läßt vermuten, daß die Spaltöffnungsgröße bei natürlichen Polyploiden eher auf genische Ursachen zurückzuführen ist.

Cochlearia officinalis, ssp. *pyrenaica*, wie sie an einigen Standorten des Berner Oberlandes zu finden ist, ist eine Gebirgsform, welche bei uns als heimisch angesehen werden muß (HEGI, Flora von Mitteleuropa). Sie ist diploid mit $n = 6$. Die ssp. *euofficinalis*, die eine weite Verbreitung im nördlichen Europa aufweist, ist tetraploid mit $n = 12$ und $n = 14$. Im hohen Norden wurde die diploide ssp. *groenlandica* festgestellt ($n = 7$).

Das vorliegende Material genügt noch nicht, um etwas Abschließendes über die pflanzengeographische Seite des Problems auszusagen. Es müßten dafür diploide Formen mit $n = 6$ noch anderswo, besonders in den Pyrenäen, gefunden werden. Das eine scheint aber schon sicher zu sein, nämlich, daß die tetraploiden Formen eine weitere Verbreitung aufweisen als die diploiden. Dies stimmt sehr gut mit den Vorstellungen überein, die man sich heute über die größere Anpassungsfähigkeit polyploider Rassen machen muß.

Die Beziehung, in welcher die diploiden und polyploiden *Cochlearia-officinalis*-Rassen zueinander stehen, kann ich nur so charakterisieren, daß ich die diploiden als die primären Formen und die polyploiden als die abgeleiteten betrachte. TISCHLER (1950) bezeichnet in seiner Tabelle die Zahl $n = 12$ bzw. $n = 14$ als polyploid. An sich würde auch die Möglichkeit bestehen, die Art mit $n = 12$ bzw. 14 als diploid anzusehen und die Pflanzen mit $n = 6$ bzw. $n = 7$ als haploid. Die diploiden Formen mit $n = 12$ und $n = 14$ wären dann versteckt polyploide Formen, d. h. polyploide Formen, deren diploide Vorfahren ausgestorben sind. Aber es konnten in der Meiose der diploiden ssp. pyrenaica mit $n = 6$ keine Anzeichen gefunden werden, die diese Ansicht stützen könnten, zum Beispiel Distanzpaarung, wie sie STRAUB (1941) für haploide Epilobien beschrieben hat. Ich möchte behaupten, daß *Cochlearia officinalis* ssp. *pyrenaica* als primäre diploide Form anzusprechen sei, woraus dann allerdings folgen würde, daß die polyploiden Rassen abgeleitete Formen darstellen.

Die zwangloseste Erklärung der Verbreitungsverhältnisse bei C. officinalis mit der Basiszahl 6 würde eine Polyploidisierung in den Alpen (eventuell auch in den Karpathen oder in den Pyrenäen) annehmen müssen mit einer anschließenden Wanderung und Ausbreitung der polyploiden Rassen nach Norden.

TISCHLER (1950) rechnet die von BÖCHER (1938) untersuchte *Cochlearia officinalis* var. *alpina* Bab. zu ssp. *pyrenaica*. HEGI, Flora von Mitteleuropa, geht nicht ganz so weit, die nordische Gebirgsform einfach der alpinen Form gleichzusetzen. Er äußert sich darüber vorsichtiger. Er teilt die ssp. *pyrenaica* in zwei Rassen ein, in die var. *eupyrenaica*, zu der er die schweizerischen Vorkommen rechnet, und in die hochalpine var. *excelsa*, die in den Ostalpen als Seltenheit zu finden ist. Von der nordischen Gebirgsform sagt er: «Die nordische var. *minor* Pers. (= var. *alpina* Bab.) stellt vielleicht eine besondere, mit der var. *eupyrenaica* und *excelsa* zu koordinierende Rasse der ssp. *pyrenaica* dar. Möglicherweise fällt sie auch mit der var. *excelsa* zusammen.»

Der Umstand, daß die nordische var. *minor* Pers. (var. *alpina* Bab.) tetraploid (BÖCHER, 1938) und die ssp. *pyrenaica* der schweizerischen Standorte diploid ist, läßt die oben aufgestellte Vermutung über die Identität dieser zwei Formen nicht mehr zu.

Offenbar handelt es sich bei der var. *minor* Pers. um eine polyploide Rasse, die dem Habitus nach der diploiden ssp. *pyrenaica* nahesteht. Auch in anderer Hinsicht gleicht sie der letzteren. Sie erwies sich nämlich in Kulturversuchen als mehrjährig wie die ssp. *pyrenaica*, während die dänischen Vergleichsarten ein- oder zweijährig waren. Ssp. *euofficinalis* im Botanischen Garten in Bern kann praktisch als einjährig bezeichnet werden.

Dies legt nochmals nahe, auf den Umstand hinzuweisen, daß die phänotypisch feststellbaren Merkmale bei natürlichen Polyploiden offenbar nicht eine Folge der Polyploidie an sich sind, sondern genotypisch erklärt werden müssen durch eine charakteristische Genkombination. Deshalb sind auch im einen Falle polyploide Rassen kaum von ihren diploiden Verwandten zu unterscheiden, und in einem andern Falle sind sie morphologisch so weit von ihnen entfernt, daß sie der Systematiker von ihnen abtrennt.

Wenn man annehmen muß, daß *Cochlearia officinalis* eine diploide Rasse besitzt, die nur in den Alpen und vielleicht auch in den Pyrenäen oder Karpathen vorkommt, daß aber diese diploide Rasse zugleich die phylogenetisch ältere ist, müßte sie als ein Relikt angesehen werden, wie dies I. MANTON (1934) für die diploide *Biscutella laevigata* getan hat. Der Unterschied wäre nur der, daß bei *Biscutella* die tetraploide Form die Gebirgsform und die diploide die Ebenenform bildet. Was aber übereinstimmen würde, wäre das, daß bei den beiden die Verbreitung der tetra-

ploiden Rasse die weitere ist und daß das Areal der diploiden viel diskontinuierlicher ist.

Es erhebt sich deshalb die Frage, ob die heutigen Standorte oder ihre nähere Umgebung ein Überdauern der Eiszeiten erlaubt haben oder nicht. Die rein botanischen Argumente müßten dies wenigstens für die Würm-Eiszeit annehmen. A. und D. Löve (1947) nehmen aus pflanzengeographischen Überlegungen heraus an, daß rund 55 Prozent der Blütenpflanzen Islands dort die letzte oder zum Teil die ganze Eiszeit überdauert hätten.

Auch die geologischen Tatsachen scheinen eine solche Möglichkeit für unser Gebiet nicht ganz auszuschließen. Über die Gegend der Stockhornkette gibt es genaue Angaben über die Höhe der Hauptgletscher während der verschiedenen Eiszeiten (Beck 1934, Beck und Gerber 1911 bis 1922). Danach wäre der höchste Stand auf der Nordseite der Stockhornkette während der Riß-Eiszeit 1380 m bzw. 1400 m und während der Würm-Eiszeit 1150 m gewesen. In der Würm-Eiszeit kann wohl ein Persistieren von *Cochlearia officinalis* in dieser Gegend nicht von der Hand gewiesen werden, wenn man mit einer Schneegrenze von 1400 m bis 1500 m rechnet, besonders, wenn man die erstaunliche Kälteresistenz auch junger Stadien von *Cochlearia* officinalis mitberücksichtigt (Hegi, Flora von Mitteleuropa).

Für die Riß-Eiszeit würde man sich mit einer allzu zuversichtlichen Meinung wohl aufs Glatteis begeben, da über die klimatischen Verhältnisse nichts Näheres bekannt ist und man deshalb nicht angeben kann, wie weit an günstigen Stellen die orographische Schneegrenze über der klimatischen zu suchen ist, welch letztere wohl überall in den fraglichen Gebieten unter der «Eisgrenze» lag. Gilomen (1941) macht folgende hier interessierende Bemerkung: «Offenbar war die Bürglen-Ochsen-Gruppe während der Eiszeit ein ganz besonders günstiger, nicht vom Eis bedeckter Nunatak, und deshalb ist dies eine pflanzengeographisch sehr wichtige Lokalität.» Bemerkenswert ist vielleicht noch, daß auch der Gurnigelberg während der Riß-Eiszeit rund 200 m weit über die Eisgrenze hinausragte (Beck und Gerber, 1911 bis 1922).

Während also die geologischen Voraussetzungen für ein Überdauern der Riß-Eiszeit nicht ohne weiteres gegeben sind, muß diese Möglichkeit für die Würm-Eiszeit zugestanden werden. Vorsichtig ausgedrückt könnte man *Cochlearia officinalis* ssp. *pyrenaica* als Relikt aus der letzten Zwischeneiszeit wohl annehmen dürfen, wobei als Refugium ein Standort in Frage kommt, der nicht allzu weit von den jetzigen Stand-

orten entfernt sein muß. Dieselben Überlegungen würden natürlich mutatis mutandis für jeden andern Standort gelten, wo die diploide Form nachgewiesen werden kann.

«HAYEK spricht der ostalpinen Rasse, der var. *excelsa*, eine interglaziale Herkunft zu und weist auf die nahen Beziehungen der Flora der östlichen Alpen mit derjenigen der Karpathen hin» (nach HEGI, Flora von Mitteleuropa).

Wie es um die pflanzengeographischen Beziehungen zwischen den diploiden und polyploiden Rassen mit der Basiszahl 7 steht, kann hier nicht erörtert werden.

Die beiden mit der ausgesprochenen Vermutung in Widerspruch stehenden Standorte Rosenlaui und Kandersteg müssen als künstlich angesehen werden. Derjenige von Rosenlaui scheint zudem erloschen zu sein, und derjenige von Kandersteg ist sehr klein und fällt durch das Auftreten der triploiden *Cochlearia* «Kandersteg» aus dem Rahmen.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß sowohl die ssp. *euofficinalis* als auch die ssp. *pyrenaica* früher dort einmal ausgepflanzt worden sind. Es würde mich stark wundern, wenn man auf der einen Seite feststellen müßte, der Bestand der *Cochlearia* im Eriz sei durch Ausbeutung eine Zeitlang stark gefährdet gewesen (HEGI, Flora von Mitteleuropa), und zwar offenbar im 19. Jahrhundert, auf der andern Seite aber nie der Versuch unternommen worden wäre, diese als Heilpflanze damals sehr gesuchte Art anderswo anzusiedeln. Für eine solche Ansiedelung der ssp. *pyrenaica* war aber das Quellgebiet des Sägebaches bei Kandersteg sicher sehr günstig, da diese Unterart, nach den natürlichen Standorten zu schließen, an solche gebunden ist, die dauernd von frischem Quellwasser durchnäßt werden. Da dies für die ssp. *euofficinalis* nicht der Fall zu sein scheint, wäre an sich ein längeres Persistieren der ssp. *pyrenaica* bei gleichzeitigem Auspflanzen beider Unterarten an diesem Ort leicht verständlich.

Auch nach diesen pflanzengeographischen Überlegungen ist zu vermuten, daß es sich bei C. «Kandersteg» um einen Bastard zwischen *C. officinalis* ssp. *pyrenaica* und *C. officinalis* ssp. *euofficinalis* handelt, so daß es zu einer Übereinstimmung mit den früher besprochenen Vermutungen auf Grund der zytologischen Befunde kommt.

C. Helianthemum nummularium (L.) Miller
(H. vulgare Gärtner, H. Chamaecistus Miller)

1. Die in der Schweiz vorkommenden Formen
Wahl der untersuchten Standorte

Die Art kommt nach der Terminologie von Schinz und Keller in der Schweiz nördlich der Alpen in drei Unterarten vor, die gut auseinandergehalten werden können. Grosser (1903) teilt *H. Chamaecistus* in zwei Unterarten ein, und zwar in ssp. *barbatum*, von der bei uns var. *hirsutum* und var. *grandiflorum* vorkommen, und in ssp. *nummularium*, die bei uns durch var. *tomentosum* vertreten ist. Die Terminologie von Schinz und Keller weicht von derjenigen Grossers ab. Beide sollen nachstehend tabellarisch einander gegenübergestellt werden.

In der vorliegenden Arbeit wurden folgende drei schweizerischen Formen genau untersucht:

Helianthemum nummularium (L.) Miller, ssp. nummularium (L.) (= *H. Chamaecistus* Miller, ssp. *nummularium*, var. *tomentosum* Grosser). Die gesammelten Exemplare stammten vom Brienzersee (zwischen Bönigen und Iseltwald) und von Münsingen bei Bern (oberhalb des Strandbades auf der Reitbahn).

H. nummularium ssp. ovatum (Viv.) (= H. *Chamaecistus* Miller, ssp. *barbatum* var. *hirsutum* Grosser), in der f. *lanceolatum* (Willk.). Fundort: Neuhaus bei Interlaken, ob der Straße an Kalkfelsen. Der Standort wurde von Lüdi (1934) vom pflanzensoziologischen Standpunkt aus genau beschrieben.

H. nummularium ssp. grandiflorum (Scop.) (= H. *Chamaecistus*, ssp. *barbatum*, var. *grandiflorum* Grosser) in der f. *eugrandiflorum* Grosser. Fundort: Schynige Platte bei Interlaken, in etwa 2000 m.

Von Standorten außerhalb der Schweiz konnte zum Vergleich der morphologischen Verhältnisse eine Pflanze von St. Andrews, Schottland, herangezogen werden, die der Grosserschen ssp. *nummularium* zugerechnet werden muß. Näheres über diese Pflanze folgt weiter unten.

Großer in Engler 1903	*Schinz und Keller Exkursionsflora* 1923	*Schinz und Keller Kritische Flora* 1914
Helianthemum Chamaecistus (Miller)	*Helianthemum nummularium (L.) Miller*	
Subsp. 1. barbatum (Großer)	Abteilung a)	
Var. hirsutum (Großer)	ssp. ovatum (Viv.)	
f. 1. angustifolium (Willk.)		f. angustifolium (Willk.)
f. 2. lanceolatum (Willk.)		f. lanceolatum (Willk.)
f. 3. ovatum Großer		f. nummularium Lam. und DC.
Var. serpyllifolium Großer	ssp. glabrum (Koch) Wilczek	
f. 1. typicum Großer		
Var. grandiflorum (Scop.) Großer	ssp. grandiflorum Scop.	
f. 1. eugrandiflorum Großer		f. eugrandiflorum Großer
f. 2. cenisiacum Großer		f. cenisiacum Großer
Subsp. 2. nummularium (L) Großer	Abteilung b)	
Var. tomentosum Großer	ssp. nummularium L.	
f. 1. vulgare Großer		f. discolor (Rchb.) Janchen
Var. Scopolii (Willk.) Großer	ssp. tomentosum Scop.	f. Scopolii (Willk.) Janchen

2. *Die Chromosomenverhältnisse*

a) Bis heute veröffentlichte Chromosomenzahlen

Über die zytologischen Verhältnisse von *H. nummularium*, incl. ssp. *ovatum*, sind Angaben in der Literatur schon vorhanden (CHIARUGI 1925; BOWDEN 1940; A. und D. LÖVE 1944, nach TISCHLER 1950; A. und D. LÖVE 1948).

CHIARUGI gibt für seine Exemplare $n = 16$ an. Die gleiche Zahl fand BOWDEN (1940) bei der Pflanze von St. Andrews. Die Pflanzen, die Chiarugi untersuchte, stammten aus der Umgebung von Florenz. A. und D. Löve geben für Exemplare von *H. nummularium* aus Schweden, Dänemark und Finnland $n = 10$ an.

Für ssp. *ovatum*, die allgemein als *H. ovatum* aufgeführt wird, wird überall die Zahl $n = 10$ angegeben (BOWDEN 1940, A. und D. LÖVE 1948).

Außer bei ssp. *ovatum* sind in der Literatur über die systematische Zugehörigkeit der untersuchten Pflanzen keine genaueren Angaben enthalten. Ich habe mich daher über diese Frage brieflich erkundigt, soweit es sich um Fälle handelte, für die die Chromosomenzahl mit der von mir gefundenen nicht übereinstimmte, was bei $n = 16$ der Fall ist.

Von Prof. CHIARUGI habe ich leider keine Antwort erhalten. BOWDEN gibt für seine Pflanze den Herkunftsort Botanischer Garten St. Andrews, Schottland, an. Vom Direktor des dortigen Botanischen Gartens der Universität erhielt ich eine wertvolle Auskunft, die allerdings über die Systematik keine genauen Angaben machen konnte. Er legte aber in freundlicher Weise einige Samen bei, die im Botanischen Garten in Bern angesät wurden. Leider kam die Pflanze vor Abschluß dieser Arbeit nicht mehr zur Blüte. Aber vegetative Teile konnten schon zu morphologischen Vergleichen herangezogen werden. Die Pflanze scheint tatsächlich, soweit dies bis jetzt festgestellt werden konnte, der GROSSERschen ssp. *nummularium* anzugehören. Eine endgültige Abklärung der systematischen Verhältnisse wird aber erst nächstes Jahr möglich werden, wenn die Pflanze zur Blüte gelangt sein wird. Sie kommt in der Gegend von St. Andrews auch wild vor. Der uns interessierende Passus aus dem erwähnten Brief enthält folgende Angaben: «It occurs here in a small area of chalk-outcrop on the cliffs by the sea as part of a small colony of chalk-loving plants. I am sorry we have not divided *H. Chamaecistus* into subspecies, but I enclose some seed in the hopes that it may help you to determine all you wish to know.»

b) Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen

Alle Pflanzen von *H. nummularium*, die ich aus unserer Gegend untersuchte, weisen übereinstimmend die Chromosomenzahl $n = 10$ auf (Tafel I, Fig. 10—12, und Tafel II, Fig. 1).

Im Zusammenhang mit der Fragestellung vorliegender Arbeit ist bemerkenswert, daß *H. nummularium*, ssp. *grandiflorum*, von der noch keine Chromosomenzahl veröffentlicht worden ist, ebenfalls $n = 10$ aufweist.

3. *Morphologische Angaben*

Vergleich der schweizerischen ssp. nummularium mit n = 10 mit der Pflanze aus der Gegend von St. Andrews, Schottland, mit n = 16

a) Behaarung der Stengelblätter

Die Behaarung der Blätter, die für die Systematik von Helianthemum eine wesentliche Rolle spielt, schwankt zwar innerhalb ein und derselben Unterart, bildet aber für unser Gebiet dennoch ein zuverlässiges Merkmal, da sie zur Trennung der beiden Unterarten von Grosser eine sichere Grundlage bildet und von der zweiten dieser Unterarten nur eine Varietät vorkommt. Die Unterseite der Blätter ist bei den zwei Varietäten von ssp. *barbatum* fast kahl, bei der ssp. *nummularium* aber filzig behaart. Bei Schinz und Keller ist diese Behaarung folgendermaßen charakterisiert: «Von kurzen, verworrenen Haaren grau- bis weißfilzig.» Bei Grosser ist sie genauer beschrieben. Im Bestimmungsschlüssel heißt es für die Differentialdiagnose zwischen *H. glaucum* und *H. Chamaecistus:* «Folia supra et subtus stellato-pilosa» *(glaucum)* und «folia supra nunquam stellato-pilosa *(Chamaecistus)*. Es ist also die Unterseite bei beiden gleich, und nur die Oberseite bei *H. Chamaecistus* entbehrt dieser Behaarung. Für ssp. *barbatum* heißt es: «Folia utrinque viridia, aut plus minusve simpliciter vel fasciculato-pilosa» und für ssp. *nummularium:* «Folia supra viridia, subtus incano-tomentosa». Für var. *tomentosum* erfahren wir noch über die Blattoberseite im speziellen: «Supra laete virentia, glabra, vel adpresse pilosa».

Wenn wir die Behaarungsverhältnisse der drei bei uns vorkommenden Unterarten näher betrachten, so stellen wir fest, daß die Unterschiede nicht prinzipieller Natur sind, daß es sich vielmehr um Abstufungen ein

und desselben Merkmals handelt. Es sind Trichome, die entweder einzeln stehen oder dann in Büscheln, die aus der gleichen Initialzelle durch Anlage antikliner Wände entstanden sind (HABERLANDT 1918). Die für die ganze Familie sehr charakteristischen epidermalen Anhangsorgane präsentieren sich in Form von zwei- bis vielteiligen Büscheln oder Sternen, deren einzellige Teilhaare ein gemeinsames Fußstück besitzen, das über die Epidermis herausragt.

GROSSER (1903) macht allerdings in der Einleitung zu den Cistaceen (Seite 3), wo er sehr kurz auf die Behaarungsverhältnisse innerhalb dieser Familie eingeht, einen prinzipiellen Unterschied zwischen den Büschelhaaren, die nach ihm «durch Zusammentreten mehrerer einfacher Haare zustande kommen», und den eigentlichen Sternhaaren.

Schon der Umstand aber, daß zwischen den Einzelhaaren der Büschelhaare nie eine Epidermiszelle liegt, läßt vermuten, daß die Entwicklung dieser Haarform eine andere ist. Eine genauere Untersuchung an ganz jungen Laubblättern läßt einwandfrei erkennen, daß alle mehrfachen Haare der bei uns vorkommenden Helianthemumarten durch Anlage antikliner Wände in einer gemeinsamen Initialzelle entstehen. Zuerst entwickelt sich die Initialzelle bis zur mehrfachen Größe einer gewöhnlichen Epidermiszelle, und erst nachher bildet sich die erste, senkrecht zur Epidermis stehende Wand aus.

Auf der Oberseite ist die Behaarung bei allen Formen sehr gleichartig. Meist sind es zweiteilige Büschelhaare. Seltener finden wir Einzelhaare oder dreiteilige Büschel. Die Größe ist bei ssp. *nummularium* und *ovatum* ziemlich gleich; bei ssp. *grandiflorum* sind die Haare durchwegs größer.

Erheblichere Unterschiede finden wir auf der Blattunterseite. Ssp. *nummularium* ist durch die Behaarung der Blattunterseite von den übrigen geschieden. Diese Behaarung besteht aus dicht beieinander stehenden Sternhaaren verschiedener Größe. Einige besonders große ragen über die kleineren hinaus und bilden sozusagen eine Oberschicht. Darunter liegen die kleineren, die einen dichten, filzigen Belag bilden. Daneben findet man auch einzelne Zwischengrößen (Tafel VI, *a*).

Von den kleinen zu den großen Sternhaaren findet man eine Tendenz im Fußstück zu immer stärkerer Trennung der Einzelhaare. Durch einen starken Druck auf das Deckglas trennen sich die Teilhaare der ganz großen Sternhaare sowohl bei Frischpräparaten als auch bei Präparaten aus Herbarmaterial, während dies bei den ganz kleinen Sternhaaren bei noch so großem Druck nicht der Fall ist. Bei den kleinen Sternhaaren macht

das histologische Bild des Fußstückes den Eindruck eines Eckenkollenchyms, dessen Wände allerdings mehr oder weniger verholzt sind. (Reaktion auf salzsaures Anilin positiv.) Die großen Büschelhaare der Oberseite verhalten sich gleich wie die Teilhaare der großen Sternhaare. Die Sternhaare an der Blattunterseite der *H. nummularium* von St. Andrews, Schottland, unterscheiden sich deutlich von denjenigen unserer ssp. *nummularium*. Sie haben unter sich aber alle ungefähr gleiche Größe. Ihre Strahlen sind kürzer und machen damit einen gedrungeneren Eindruck. Ihre absolute Größe steht noch hinter derjenigen der kleinsten Haare unserer ssp. *nummularium* zurück. Dadurch entsteht ein ganz anderer Habitus der Behaarung als bei unserer ssp. *nummularium*, indem die Sternhaare einzeln stehen und sich ihre Strahlen selten und nur ganz wenig überkreuzen (Tafel VI, *b*). Ihr Fußstück entbehrt der Verdickungen in den Kanten der Zellen.

Vor der Drucklegung konnten einige im Botanischen Garten in Bern herangezogene Exemplare der Pflanzen von St. Andrews in blühendem Zustande untersucht werden.

Sie zeigen in Farbe und Größe der Blüten ein uneinheitliches Bild. Es sind weiße und gelbe Blüten vorhanden, die alle größer sind als diejenigen von ssp. *nummularium*. Sie gehören dem Formenkreis von ssp. *tomentosum* (Scop.) = ssp. *nummularium* var. *Scopolii* Grosser an (Büschelhaare am Kelch). Es ist zu berücksichtigen, daß eine Menge von Varietäten dieser Unterart in Gärten, besonders in englischen Gärten, gezogen wird (Grosser 1903). Es ist zu vermuten, daß auch die von Chiarugi untersuchte Pflanze diese Unterart darstellt, wenigstens läßt die Übereinstimmung der Chromosomenzahl von $n = 16$ diesen Schluß zu, um so mehr, als ssp. *tomentosum* (Scop.) in Norditalien häufig ist.

b) Spaltöffnungen

Es wurden die Größenverhältnisse bei den Spaltöffnungen von *H. nummularium* ssp. *nummularium* aus der Gegend von Münsingen bei Bern mit denjenigen von ssp. *tomentosum* (Scop.) aus St. Andrews verglichen. Sie erwiesen sich als übereinstimmend. Hier unterscheiden sich die Rassen mit verschiedenen Chromosomenzahlen also nicht durch die Spaltöffnungen.

D. Chaerophyllum hirsutum L.

1. Die in der Schweiz vorkommenden Formen Wahl der untersuchten Standorte

SCHINZ und KELLER (1923) verzeichnen folgende Formen:

Ch. hirsutum L. ssp. Cicutaria (Vill.) Briq.
Sie stellt die Ebenenform dar.

Ch. hirsutum L. ssp. Villarsii (Koch) Briq.
Sie vertritt die Art in den Alpen und im Jura.

Ch. hirsutum L. ssp. elegans (Schleicher) Briq.
Sie wird vom Großen St. Bernhard angegeben.

Auf die Unterteilung der ssp. *Villarsii* in die verschiedenen Formen (SCHINZ und KELLER, Kritische Flora, 1914) habe ich nicht Rücksicht genommen, da sie noch reichlich problematisch zu sein scheint. BURNAT (1906) geht so weit, daß er die Trennung der Unterarten als praktisch undurchführbar hält: «Il nous paraît impossible de séparer spécifiquement cette plante de la précédente (ssp. *Cicutaria* von ssp. *Villarsii)*. Aucun des caractères tirés de l'appareil végétatif n'est constant, et les diverses variations sont fréquemment en contradiction avec les diagnoses, soit au point de vue de l'indument, soit pour la forme des feuilles qui est très variable, soit pour la longueur des bractéoles de l'involucelle et leur consistance.» Als das brauchbarste Merkmal betrachtet Burnat die Ausbildung des Carpophors, weist aber auch hier auf die große Variabilität dieses Merkmals innerhalb ein und derselben Unterart hin.

Eine Varietät von *Ch. hirsutum* ssp. *Villarsii*, die var. *alpestre* (Gren.) Rouy und Camus (var. *magellense* Briq.), scheint allerdings von den andern Formen gut abtrennbar zu sein. Es bestand die Absicht, sie für meine Arbeit mit zu berücksichtigen. Sie wäre im Zusammenhang mit der Polyploidie interessant gewesen, da ihre Früchte ungefähr doppelt so groß sind als bei den übrigen Verwandten und außerdem die Gattung Chaerophyllum bei TISCHLER (1950) als eine der Gattungen angeführt ist, bei der bis jetzt noch nie eine polyploide Form gefunden worden ist.

Ich habe die bei HEGI (Flora von Mitteleuropa) angegebenen Standorte unter zwei Malen abgesucht (Mont d'Or ob Vallorbe und Mont Suchet ob Orbe), ohne sie auffinden zu können. Ich erkundigte mich darauf beim Botanischen Institut von Genf und erhielt folgendes zur Antwort: «Il ne nous est pas possible de vous indiquer une localité suisse précise pour cette variété; dans nos herbiers, nous n'en avons pas de spécimen

récolté en Suisse. BRIQUET, dans la publication où il a fait la nouvelle combinaison var. *magellense,* indique pour le Jura ‚à rechercher'. Il semble donc que depuis le botaniste français GRENIER, personne n'ait retrouvé cette variété en Suisse; en tous cas MM. Becherer et Thommen ne l'ont jamais récoltée, pas plus qu'aucun autre botaniste genevois à notre connaissance.» Ich danke an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. Ch. BAEHNI, Direktor des Conservatoir et Jardin botanique in Genf, für seine Nachforschungen. Da ich mich auf die schweizerischen Arten beschränken wollte, ließ ich diese Varietät fallen.

Es wurden folgende Standorte untersucht:

Die zur Untersuchung gelangten Exemplare von Ch. hirsutum L. ssp. *Cicutaria* (Vill.) Briq. stammten von Bern (Bremgartenwald, in der Nähe des Forsthauses an der Straße) und aus der Gegend von Schwarzenburg.

Die Pflanzen von *Ch. hirsutum* L. ssp. Villarsii (Koch) Briq. stammten von der Schynigen Platte, vom Gantrischseeli und von der Alp La Pierre am Großen St. Bernhard.

Für die morphologischen Untersuchungen zog ich noch den Standort von Kandersteg mit ein.

Ch. hirsutum L., ssp. *elegans* (Schleicher) Briq. ist vom Standpunkt der ökologischen Pflanzengeographie aus bemerkenswert, da sich ihr Vorkommen auf ein sehr kleines Areal, nämlich auf die N-Seite des Großen St. Bernhard, beschränkt.

Es wurden folgende Fundorte berücksichtigt:

Cantine de Proz	84,4 / 581,4	1806 m
Alp La Pierre	83,0 / 580,45	1982 m
Alp La Pierre	82,6 / 580,15	2038 m

2. *Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen*

Ch. hirsutum ist, ohne Angabe der Unterart, schon von WANSCHER (1931) zytologisch untersucht worden. Er gibt $n = 11$ an. Es ist dies die einzige bis jetzt bei Chaerophyllum-Arten festgestellte Chromosomenzahl. Es handelt sich also bei Chaerophyllum um eine Gattung mit offenbar großer Stabilität der Chromosomenzahl. Dieselbe Zahl, $n = 11$, habe ich bei allen von mir untersuchten Formen gefunden (Tafel II, Fig. 2 und 3).

Bei einer speziellen Form von ssp. *Villarsii*, deren Blattform von allen andern abweicht (Textfig. 8) und die auf der Alp La Pierre gefunden wurde, fanden sich Chromosomenringe und Chromosomenketten, die mit denjenigen übereinzustimmen scheinen, welche DARLINGTON und GAIRDNER für *Campanula persicifolia* beschrieben haben (DARLINGTON und GAIRDNER 1937). Sie müssen als Beweis dafür angesehen werden, daß die Eltern dieser Form Austausch-Heterozygote waren. Ob bei der Bildung dieser Form ssp. *elegans* beteiligt war oder nicht, kann nicht gesagt werden. Die Pflanze fand sich in etwa hundert Meter Entfernung südlich des nächsten Standortes der ssp. *elegans* (82,6 / 580,15).

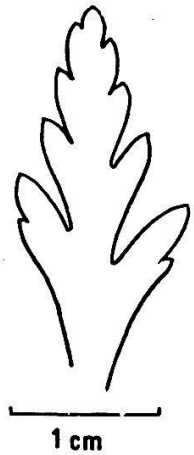


Fig. 8
Blattspitze von Chaerophyllum hirsutum, ssp. Villarsii vom Standort Alp La Pierre, Großer St. Bernhard, Exemplar, von dem Chromosomenringe festgestellt wurden.

Auch Brückenbildung bei der ersten Reifeteilung fand ich bei einer Form der Alp La Pierre (Tafel II, Fig. 8). Dieses Verhalten läßt auf Inversionsheterozygotie bei den Eltern schließen (DARLINGTON und GAIRDNER 1937; FRANKEL 1937).

Eine phänologische Eigenschaft von ssp. *elegans*, die Reifeteilung betreffend, sei hier noch angeführt: Die Reifeteilungen in den PMZ findet außerordentlich früh statt im Vergleich mit den andern Unterarten. Ich konnte sie erst beim dritten Besuch des Standortes erhalten. Der Schnee an der Fundstelle war eben weg. Er lag unmittelbar daneben noch in großen Feldern. Der Aspekt der umliegenden Weiden war der des frühesten Frühlings. Die Pflanze ragte erst etwa 10 cm über den Boden, und die Blütenstände waren noch vollständig unter den Blattscheiden verborgen.

3. *Morphologische Angaben*

Habitus: *Chaerophyllum hirsutum* ist eine sehr polymorphe Art. Dies zeigt sich schon im Habitus. Sehr variabel ist die Wuchshöhe. Es gibt ganz niedrige Formen, fast ohne Stengelblätter, und sehr hohe. HEGI (Flora von Mitteleuropa) sagt, daß die Vertreter der Art, wenn sie in der Nähe von Gebüschen vorkämen, zum Beispiel im Alnetum, wo sie häufig zu finden sind, einen hohen Wuchs annähmen. Durch zweijährige Kultur der auffallend niedrigen Form von ssp. *Villarsii,* wie sie auf den Weiden der Alp La Pierre zu finden ist, in unserm Garten in Bern konnte ich nachweisen, daß dieser Wuchs in der Ebene beibehalten wird, auch dann, wenn ein Exemplar unmittelbar neben einen großen Strauch gepflanzt wird.

Ch. hirsutum ssp. *elegans* erscheint als die am eindeutigsten von den übrigen Vertretern der Art abgegrenzte Form. Daran mag sowohl ihre ökologische als auch geographische Isolation schuld sein. Ob noch intraspezifische Sterilitätsschranken bestehen, wurde nicht ermittelt.

Sie ist sowohl durch ihren Habitus als auch durch ihren Standort gut charakterisiert (vgl. HEGI, Flora von Mitteleuropa). Sie ist auf der Alp La Pierre an Standorte mit großer Bodenfeuchtigkeit gebunden und besiedelt nur die vom Wasser bespülten Ufer der Bäche. Eine Verpflanzung in meinen Garten in Bern mißlang zweimal. Dieser Umstand scheint mir damit zusammenzuhängen, daß die primäre Achse als außerordentlich lange Pfahlwurzel ausgebildet ist, die unverletzt nicht aus dem grobsteinigen Substrat herausgebracht werden konnte. Die Bildung hypocotyler Adventivwurzeln nach der Verpflanzung war nur schwach und genügte offenbar nicht, um eine Weiterentwicklung der Pflanze zu ermöglichen.

Blattform: Tafel VII zeigt die Variabilität der Blattform mit allen Übergängen von ssp. *Cicutaria* bis ssp. *elegans.* Die Blätter von *Ch. hirsutum* sind doppelt gefiedert. Dabei steht das unterste Fiederpaar so weit von den übrigen entfernt, daß das Blatt dreiteilig zu sein scheint. Die Fiedern zweiter Ordnung sind ihrerseits fiederschnittig, und die Abschnitte dritter Ordnung sind gesägt. Die Abbildungen zeigen zum Vergleich die Spitze der ersten Blattfieder. Tafel VII, *e* und *f,* zeigt nebeneinander die extremste Form von ssp. *Villarsii (e)* und von ssp. *elegans (f).* Die letztere Blattform weist ein Merkmal auf, das ich in gleicher Ausbildung bei ssp. *Villarsii* nicht gefunden habe, nämlich eine sichelartige

Krümmung der Fiederabschnitte dritter Ordnung in apikaler Richtung. Auch die Blattachsen zweiter Ordnung neigen stark zu Krümmungen.

E. Anthriscus silvestris (L.) Hoffm. ssp. stenophylla (Rouy und Camus) Briq.

[*Chaerefolium silvestre* (L.) Schinz und Thellung, ssp. *stenophyllum* (Rouy und Camus) Schinz und Thellung = *Anthriscus alpina* Gremli non Jordan]

1. Der Standort und seine Bedeutung in pflanzengeographischer Hinsicht

Diese Unterart von *Anthriscus silvestris* wurde deshalb in die Untersuchungen einbezogen, weil ihr Vorkommen in noch extremerer Art als bei *Chaerophyllum hirsutum*, ssp. *elegans* auf ein engbegrenztes Areal beschränkt ist. Sie kommt nur an einem einzigen Standort im Berner Jura vor. Sie unterscheidet sich morphologisch von der Stammart vornehmlich durch die Form der Blätter (Tafel VIII).

Der Standort ist bei Schinz und Keller (1923) näher beschrieben: Felsgeröll; nur «Sous le rocher» bei Bressaucourt im Berner Jura. Der Standort findet sich unter den Kilometer-Koordinaten 247,0 / 568,5 der Siegfriedkarte. Er liegt vollständig im Walde und ist außer dem groben Geröll noch durch große Bodenfeuchtigkeit ausgezeichnet. Am selben Ort findet sich *Hydrocotyle vulgaris*, und das Geröll ist vollständig von Moos überwachsen. Der Standort unterscheidet sich also ganz erheblich von den natürlichen Standorten von ssp. *silvestris*, die bei uns als Charakterpflanze der gedüngten Kulturwiesen auftritt.

Ähnlich wie *Geranium silvaticum* hat *Anthriscus silvestris* ssp. *silvestris* (L.) Gremli im Gegensatz zu den nordischen Gebieten von den Waldstandorten auf die offene Wiese gewechselt. Nur ssp. *stenophylla* und ssp. *alpestris* (Wimmer und Grab.) Gremli (= *A. nitida* Garcke) haben die Vorliebe für Waldstandorte entweder beibehalten oder neu erworben. In dieser Hinsicht hätten wir es bei diesen Formen mit einem besonderen Oekotypus zu tun. Ssp. *stenophylla* ist allerdings morphologisch, und zwar durch die Blattform, so deutlich von der Hauptart geschieden (Tafel VIII), daß sich nach den Prinzipien der morphologisch

ausgerichteten Systematik die Aufstellung einer Unterart wohl gerechtfertigt hat. Sehr fraglich scheint mir, ob die ssp. *stenophylla* als ausgesprochene Gebirgsform angesprochen werden darf, wie es durch die Bezeichnung von Gremli geschehen ist. Nur wenn die Unterart eine weitere Verbreitung hätte, könnte darüber etwas ausgesagt werden. Die Lage des Standortes müßte als montan bezeichnet werden.

2. Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen

Die Chromosomenzahl von *A. silvestris* ist von WANSCHER (1931) und TURESSON (1938) mit $n = 8$ angegeben worden. Bei beiden Autoren handelt es sich um ssp. *silvestris.*

Die karyologische Untersuchung von ssp. *stenophylla* ergab in Übereinstimmung mit den Angaben der Literatur die Zahl $n = 8$ (Tafel II, Fig. 6). Die Meiose verläuft in allen Phasen völlig normal.

F. Solidago Virga aurea L.

1. Die in der Schweiz vorkommenden Formen
Wahl der untersuchten Standorte
Vergleich der untersuchten Pflanzen mit den nordischen und alpinen Oekotypen von Turesson

Bei SCHINZ und KELLER (1923) ist die Art nicht unterteilt, und ihr Verbreitungsgebiet wird angegeben als bis zu 2800 m in den Alpen emporsteigend. In der kritischen Flora sind im ganzen 5 Varietäten aufgeführt, die ein Bild von der Typenmannigfaltigkeit der Art vermitteln (SCHINZ und KELLER 1914).

TURESSON (1925, 1926, 1930, 1931) hat sich eingehend mit den Oekotypen dieser Art beschäftigt, und zwar nicht nur mit den nordischen, sondern auch mit den mitteleuropäischen Formen. Alle Typen, die er aus den Alpen erhalten konnte, fand er in seinen Kulturversuchen mit den montanen Formen des Nordens in Übereinstimmung. «Now it is a remarkable fact that no alpine ecotype has been found to occur in the Alps or in the Carpathians, although numerous series from these regions have been investigated. In the Bavarian and in the Austrian Alps, as well in

the Tatra mountains, scattered individuals of this species are found in sheltered places above the tree limit, but these individuals, upon cultivation, have all been found to represent much dwarfed modifications of the subalpine ecotype. It should be noted that no marked differences seem to exist between the subalpine ecotype of these regions and the Scandinavian subalpine type.» (TURESSON 1931, S. 330.)

Sechs Jahre früher äußerte sich TURESSON folgendermaßen: «It must suffice here to state that the var. *minuta* (= var. *pumila)* in all probability includes forms genotypically lower in stature than the forms of lower regions as well as merely habitat dwarfs (modifications), and that therefore the plant by one author might represent a hereditary variation, by another author merely a modification. Cultivation alone is able to settle the question.» Die Untersuchungen Turessons, deren Ergebnisse 1931 publiziert worden sind, bilden die Antwort auf die Forderung nach Oekotypenanalyse der verschiedenen Formen von *Solidago Virga aurea* aus dem Gebiet der Alpen. Nach diesen Untersuchungen kam Turesson zum Schluß, daß er bis jetzt keine Form gefunden habe, die einen alpinen Oekotypus aus dem Gebiet der Alpen darstelle, daß vielmehr alle untersuchten Formen Anpassungsmodifikationen darstellten.

Ich habe Sämlinge im Botanischen Garten in Bern gezogen, die von etwa 10 cm hohen Exemplaren vom Gamchi stammten. Sie standen Mitte Juni schon in voller Blüte, während die Tieflandformen erst Ende Juli zur Blüte gelangen. Die Pflanzen von Garmisch-Partenkirchen und von Schachen (Zugspitze), die von Turesson kultiviert worden waren, wurden in seinen Kulturen höher als die Pflanze in Bern, nämlich 87,3 bzw. 53,7 cm im Mittel (TURESSON 1930, S. 130), während meine Exemplare 27,1 cm hoch wurden. Der letztere Wert ist kleiner als derjenige der alpinen Formen des Nordens, von Finse, der im Mittel 38,4 cm beträgt (TURESSON 1925, S. 215). Der Wert 27,1 cm wurde auf gleiche Weise bestimmt, wie es Turesson für seine Exemplare getan hat. Die Pflanze vom Gamchi stellt also zweifellos einen alpinen Oekotypus dar.

2. *Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen*

In der Literatur sind keine Angaben über polyploide Rassen von *Solidago Virga aurea* enthalten. Überall wird einheitlich die Zahl $n = 9$ angegeben (TURESSON 1938, SCHEERER 1939, A. und D. LÖVE 1948).

Die untersuchten schweizerischen Formen zeigten ebenfalls sämtliche die Zahl $n = 9$. Der Charakter der Meiosen ist überall ganz normal (Tafel II, Fig. 7).

Die Unterschiede zwischen den einzelnen Formen dieser polymorphen Art scheinen durchwegs auf mutativem Weg entstanden zu sein. Es ist nicht ohne weiteres, d. h. ohne Kulturversuche, möglich, bei *Solidago Virga aurea* zwischen den subalpinen und alpinen Formen eine klare Abgrenzung vorzunehmen. Dies wird zum Beispiel eindrücklich beim Aufstieg von Rüti über Gantrischhütte bis auf den Gantrisch.

Auf den Geröllhalden des Gantrischkummli kommen hohe Exemplare (im Mittel 38 cm), die den Habitus der subalpinen Formen aufweisen, unmittelbar neben niedrigen Exemplaren von 8 cm bis 9 cm vor.

V. Zusammenfassung

1. Von den verschiedenen Methoden, die zur Vorstellung geführt haben, daß Polyploidie eine bessere Anpassung der Phanerogamen an extreme Klimate ermögliche, steht diejenige der statistischen Auswertung der Chromosomenzahlen von möglichst vielen Arten bestimmter Gebiete stark im Vordergrund.

Die bis heute auf Grund dieser Methode gezogenen Schlüsse können noch nicht als endgültig angesehen werden. Erstens ist das genau durchforschte Areal noch zu klein und umfaßt zu wenig wirklich verschiedene Florengebiete.

Dann werden alle polyploiden Formen in bezug auf ihre Beweiswürdigung gleich gewertet, obschon ihre Entstehungsart und besonders der Zeitpunkt der Polyploidisierung sehr verschieden sein können.

2. Nach dieser Erkenntnis hat sich die Untersuchungsmethode der vorliegenden Arbeit gerichtet. Den Ausgangspunkt bildete die Auswahl von Arten, die in zwei nahe verwandten Formen in unserem Gebiet vertreten sind, von denen die eine die Ebenenform und die andere die Gebirgsform darstellt.

3. Die festgestellten Chromosomenzahlen sind in der beigefügten Tabelle zusammengestellt.

4. Das Ergebnis der vorliegenden Untersuchung kann kurz folgendermaßen zusammengefaßt werden:

3. *Liste der untersuchten Arten und Unterarten*

Die erstmalig festgestellten Chromosomenzahlen sind mit * bezeichnet

Untersuchte Ebenenform			*Untersuchte Gebirgsform*			
Name der Art Synonyme: S. 18/19.	*Standort*	n	*Name der Art* (Synonyme: S. 18/19)	*Standort*	n	*Bemerkungen*
Rumex Acetosa L. var. pratensis (Mill.) Wallr.	Umgebung von Bern	15 / 2	Rumex arifolius	Schynige Platte	15 / 2	
Silene vulgaris (Mönch) Garcke	Umgebung von Bern	12	Silene vulgaris ssp. alpina (Lam) Schinz und Keller	Gantrischkummli, Gamchi	12	
Cochlearia officinalis L. ssp. euofficinalis A. und G. Thellung	Bot. Garten in Bern	12	Cochlearia officinalis ssp. pyrenaica (DC) Rouy und Fouc.	Gantrischseeli, Eriz	6*	
			Cochlearia officinalis «Kandersteg»	Kandersteg	2 n = 18*	Triploide Rasse. Meiose gestört mit Bildung von 6 Univalenten. Fertilität der Samen herabgesetzt.
Helianthemum nummularium (L.) Miller ssp. nummularium L.	Zwischen Bönigen und Iseltwald und bei Münsingen	10	Helianthemum nummularium ssp. grandiflorum Scop.	Schynige Platte	10*	
Helianthemum nummulaium ssp. ovatum (Viv.)	Neuhaus bei Interlaken	10				

Untersuchte Ebenenform			*Untersuchte Gebirgsform*			
Name der Art (Synonyme: S. 18/19)	*Standort*	n	*Name der Art* (Synonyme: S. 18/19)	*Standort*	n	*Bemerkungen*
Chaerophyllum hirsutum L. ssp. Cicutaria (Vill.) Briq.	Umgebung von Bern. Umgebung v. Schwarzenburg	11	Chaerophyllum hirsutum ssp. Villarsii (Koch) Briq.	Schynige Platte Gantrischseeli, Alp La Pierre	11*	Exemplare von Ch. hirsutum von der Alp La Pierre mit Chromosomenringen- und -ketten in der Diakinese. Ein anderes Exemplar mit Chromatinbrükken in der Anaphase der ersten R. T.
			Chaerophyllum hirsutum, ssp. elegans (Schleicher) Briq.	Alp La Pierre	11*	
Anthriscus silvestris (L.) Hoffm. ssp. silvestris (Wimmer und Grab.) Gremli.	Nach Wanscher und Turesson.	8	Anthriscus silvestris ssp. stenophylla (Rouy und Camus) Briq.	«Sous le rocher» bei Bressaucourt, Berner Jura.	8*	
Solidago Virga aurea L. var. vulgaris (Lam) Koch.	Gümligen bei Bern.	9	Salidago Virga aurea L. var. alpestris (Waldst. und Kit.) Gaudin.	Schynige Platte	9	
			Solidago Virga aurea var. pumila (Willd) Gaudin.	Gamchi	9	

Die Polyploidie ist bei der Bildung alpiner Rassen nicht beteiligt, soweit es die zur Untersuchung gelangten Arten anbetrifft.

Die Entstehung dieser Rassen muß auf Genmutationen zurückgeführt werden.

Bei *Chaerophyllum hirsutum*, ssp. *Villarsii*, sind Chromosomenringe und -ketten in der Diakinese festgestellt worden sowie Chromatinbrücken in der Anaphase der ersten RT, was den Schluß zuläßt, daß in der Population von *Chaerophyllum hirsutum* am Großen St. Bernhard Austauschheterozygotie und Inversionsheterozygotie vorkommen müssen.

Im einzigen Fall, in dem Polyploidie bei der Rassenbildung eine Rolle spielt, bei *Cochlearia officinalis*, ist die Gebirgsform diploid und die Ebenenform polyploid. Diese Feststellung stimmt mit einer Angabe FLOVIKS (1940) überein, der eine diploide Form von *Cochlearia officinalis* in Spitzbergen entdeckt hat, die nach A. und D. LÖVE (1948) im hohen Norden weitere Verbreitung aufweist.

5. Da in vielen Arbeiten über polyploide Formen Angaben über die morphologischen Verhältnisse fehlen, diese aber für spätere, zusammenfassende Darstellungen über die Bedeutung der Polyploidie wertvoll wären (der Mangel wurde schon oft bedauert), wurden *Cochlearia officinalis* und *Helianthemum nummularium*, von dem mir eine polyploide Form aus Schottland zur Verfügung stand, in dieser Richtung bearbeitet.

Bei *Cochlearia officinalis* zeigten sich Unterschiede zwischen den diploiden und tetraploiden Formen im Habitus, in der Blattform, in der Größe und Dicke der Blätter, in der Größe der Spaltöffnungen und der Pollenkörner, in der Gestalt des Fruchtknotens sowie in der Größe der Samen.

Ganz allgemein wurde festgestellt, daß bei der diploiden Form die Organe größer und derber sind als bei der tetraploiden. Im Gegensatz dazu sind die Zellen der tetraploiden Form, soweit sich überhaupt Unterschiede nachweisen ließen, größer als diejenigen der diploiden (Spaltöffnungen, Pollenkörner, Epidermiszellen der Petalen).

Eine ganze Anzahl morphologischer Merkmale ist unterschiedlich. Dies läßt den Schluß zu, daß sich die beiden Unterarten nicht nur durch

die Chromosomenzahl unterscheiden, sondern auch durch verschiedene Gene. Die Genome der beiden Unterarten scheinen also nicht identisch zu sein.

Die Tatsache, daß Trivalente in der Meiose von Cochlearia «Kandersteg» nicht beobachtet werden konnten, könnte mit der Verschiedenheit der Genome von ssp. pyrenaica und euofficinalis in kausalen Zusammenhang gebracht werden, insofern Cochlearia «Kandersteg» als Bastard zwischen ssp. pyrenaica und ssp. euofficinalis angesehen wird. Der Zusammenhang ist nur deshalb nicht sicher, weil die gleiche Erscheinung bei künstlichen Autopolyploiden nachgewiesen ist (normale Bivalentbildung bei künstlichen Tetra-autopolyploiden).

6. die theoretische Bedeutung der Ergebnisse läßt sich folgendermaßen darstellen:

Es besteht eine Diskrepanz zwischen den Ergebnissen der Arbeiten, die die statistische Methode anwenden, und denjenigen, die die zytologischen Verhältnisse von Oekotypen untersuchen.

Im ersten Fall stellt man fest, daß in Gebieten mit extremen klimatischen Bedingungen der Prozentsatz der Polyploiden höher ist als in solchen mit weniger extremen Bedingungen. (Dies ist allerdings erst für wenige Gebiete sichergestellt: Nordeuropa, Gebirge des Altai und Pamirgebietes).

Im zweiten Fall scheint die Polyploidie bei der Bildung von Oekotypen, die an extreme Klimate angepaßt sind, keine oder nur eine sehr untergeordnete Rolle zu spielen (Turesson 1938; Ergebnisse des Verfassers).

Die Frage ist nun die, worauf die Diskrepanz zurückzuführen ist. Da über die Richtigkeit der Tatsachen auf beiden Seiten kein Zweifel bestehen kann, müssen die Gründe für die Unterschiede in der Interpretation der Ergebnisse liegen.

Ich bin der Ansicht, daß der Unterschied daher rührt, daß bei den zwei verschiedenen Methoden auch ganz verschiedene Fälle polyploider Formen erfaßt werden.

Bei der statistischen Methode werden alle Fälle erfaßt, bei der zweiten Methode der Untersuchung von Oekotypen aber nur diejenigen, die in jüngster Zeit entstanden sein müssen. Es sind dies die Fälle intraspezifischer polyploider Rassen.

Wählt man als Ausgangspunkt der Untersuchung die Oekotypen aus, vorerst ohne Rücksicht auf die zytologischen Verhältnisse, so hat man

deshalb wenig Aussicht, polyploide Rassen zu entdecken, weil die Oekotypenbildung auf Grund der Polyploidie in jüngster Zeit offenbar selten ist. Damit hängt auch die Seltenheit intraspezifischer Polyploidie im Vergleich mit isoliert dastehenden polyploiden Arten zusammen.

Im vorliegenden Fall ist zum Beispiel unter 8 Arten von Ebenenpflanzen, die Gebirgsoekotypen ausgebildet haben, nur ein Fall vorhanden, bei dem die Rassenbildung mit der Polyploidie zusammenhängt. Dabei ist in diesem Fall die Gebirgsform erst noch die diploide, die allerdings ihre verminderte Siedlungsfähigkeit durch ein stark disjunktes Areal und durch sehr spezielle ökologische Ansprüche zu beweisen scheint.

Es ist meines Erachtens nicht zulässig, die klimatischen Bedingungen des hohen Nordens und der Gebirge so ganz allgemein als ungünstig zu bezeichnen. Wenn eine Alpenpflanze im allgemeinen auch leichter in der Ebene kultiviert werden kann als eine Ebenenpflanze am alpinen Standort, so ist die spontane Ausbreitung einer Alpenpflanze in der Ebene ebenso unwahrscheinlich wie die Ausbreitung der Ebenenpflanze im Gebirge. Polyploidie kann im Prinzip deshalb ebensogut dazu führen, daß eine Gebirgspflanze sich plötzlich in der Ebene ausbreiten kann als umgekehrt. Dies war offenbar wohl bei *Cochlearia officinalis* der Fall. Dabei sei angenommen, daß nicht die Polyploidie an sich, sondern die Gründe, die MELCHERS (1946) angibt, den erhöhten Selektionswert ausmachen. Daß bei der Bildung rezenter geographischer oder ökologischer Rassen die Polyploidie eine relativ bescheidene Rolle spielt, andererseits aber die statistische Methode widersprechende Resultate liefert, kann seinen Grund nur darin haben, daß es Zeiten gegeben haben muß, in denen die Bildung polyploider Rassen häufiger aufgetreten ist als heute.

Eine günstige Voraussetzung dafür bildeten wohl die verschiedenen Eiszeiten, indem durch die damals aufgezwungenen Wanderungen Kreuzungen zwischen so weit auseinander entwickelten geographischen Rassen stattgefunden haben können, die eine Bildung allopolyploider Formen begünstigt haben müssen. Damit würde allerdings die Annahme MÜNTZINGS (1936), daß die Autopolyploidie in der Evolution die Hauptrolle spiele, eine Einschränkung erfahren müssen. Müntzing macht aber selbst darauf aufmerksam, daß die Grenzen zwischen Autopolyploidie und Allopolyploidie nicht scharf seien. Eine Entstehung von Allopolyploiden durch Kreuzung relativ nahe verwandter Formen kann Polyploide entstehen lassen, die noch viele Züge von Autopolyploiden aufweisen.

Für *Cochlearia* würde sich auf diese Weise die zwangloseste Erklärung für ihre Verbreitungsverhältnisse finden. Man müßte dabei annehmen, daß während der Eiszeit die diploiden Formen von ihren ursprünglichen Standorten abwanderten, wobei zugleich einige Vertreter in Refugien zurückblieben. Im Vorlande könnte dann die Polyploidisierung stattgefunden haben, wonach von dort aus die polyploide Form sich in der Ebene ausgebreitet hat. Es scheint mir nicht ganz von ungefähr, daß A. und D. Löve (1949) ausdrücklich darauf hinweisen, daß die erhöhten Prozentsätze polyploider Formen in extremen Klimaten erst für Gebiete einwandfrei nachgewiesen seien, die von den Eiszeiten mehr oder weniger berührt worden seien.

Ich bin mir sehr wohl bewußt, daß das Material der vorliegenden Arbeit niemals genügt, um eine solche Theorie zu beweisen. Aber die Unstimmigkeiten zwischen den Ergebnissen der zwei geschilderten Methoden erheischen eine Abklärung. Diese könnte dadurch möglich werden, daß alle bis jetzt bekanntgewordenen Fälle von intraspezifischen polyploiden Rassen auf ihre geographische Verbreitung untersucht würden, so wie es I. Manton (1934) für *Biscutella laevigata* getan hat.

Es müßte also neben den bis jetzt angewandten Methoden noch eine weitere ausgebaut werden, die allerdings eine Zusammenarbeit von Forschern in verschiedensten Gebieten zur Voraussetzung hätte. Diese Methode wäre die pflanzengeographische Untersuchung intraspezifischer polyploider Rassen.

VI. Verzeichnis der Tafeln

Tafel I

Fig. 1 Silene vulgaris aus der Umgebung von Bern, Metaphase der zweiten Reifeteilung. $n = 12$.

Fig. 2 Silene vulgaris, Form von der Schynigen Platte, Metaphase der zweiten R T. $n = 12$.

Fig. 3 Silene vulgaris, ssp. alpina vom Gantrischkummli, Metaphase der zweiten R T. $n = 12$.

Fig. 4 Cochlearia officinalis, ssp. pyrenaica vom Gantrischseeli, Metaphase der zweiten R T. $n = 6$.

Fig. 5 Cochlearia officinalis, ssp. pyrenaica vom Eriz, Metaphase der zweiten R T. $n = 6$.

Fig. 6 Cochlearia officinalis, ssp. euofficinalis, Botanischer Garten in Bern, Metaphase der ersten R T. $n = 12$.

Fig. 7 Cochlearia officinalis «Kandersteg», Metaphase der zweiten R T. $2n = 18$.

Fig. 8 Cochlearia officinalis «Kandersteg», Metaphaseplatte einer Mitose aus dem Meristem des Fruchtknotens. $2n = 18$.

Fig. 9 Cochlearia officinalis «Kandersteg», Seitenansicht einer Anaphasenspindel der ersten R T. $2n = 18$.

Bemerkung zu Cochlearia «Kandersteg»: Die Bezeichnung $2n = 18$ bezieht sich auf die vorurteilslose Untersuchung der Chromosomenzahl. Der Vergleich mit den übrigen Formen von Cochlearia officinalis läßt aber erkennen, daß Cochlearia «Kandersteg» triploid ist.

Fig. 10 Helianthemum nummularium, ssp. nummularium vom Brienzersee (zwischen Bönigen und Iseltwald), Metaphasenplatte der ersten R T. $n = 10$.

Fig. 11 Helianthemum nummularium, ssp. nummularium von Münsingen, K — E-Färbung nach Geitler, Metaphase der zweiten R T. $n = 10$.

Fig. 12 Helianthemum nummularium, ssp. ovatum, Neuhaus bei Interlaken, Metaphasenplatte der zweiten R T. $n = 10$.

Tafel II

Fig. 1 Helianthemum nummularium, ssp. grandiflorum, Schynige Platte, Metaphase der ersten R T. $n = 10$.

Fig. 2 Chaerophyllum hirsutum, ssp. Villarsii, Schynige Platte, Metaphase der ersten R T. $n = 11$.

Fig. 3 Chaerophyllum hirsutum, ssp. elegans, Alp La Pierre, späte Anaphase der ersten R T. $n = 11$.

Fig. 4/5 Chaerophyllum hirsutum, aus der Population des Großen St. Bernhard, Diakinese mit Chromosomenringen und -ketten.

Fig. 6 Anthriscus silvestris, ssp. stenophylla, Metaphase der zweiten R T. $n = 8$.

Fig. 7 Solidago Virga aurea, alpiner Oekotypus vom Gamchi, Metaphase der zweiten R T. $n = 9$.

Fig. 8 Chaerophyllum hirsutum, aus der Population des Großen St. Bernhard, Anaphase der ersten R T mit Brückenbildung.

Tafel III

Fig. 1 Blätter von Cochlearia officinalis, oben von ssp. euofficinalis, unten von ssp. pyrenaica.

Fig. 2 Spaltöffnungen von Cochlearia officinalis, *a)* von ssp. euofficinalis und *b)* von ssp. pyrenaica.

Tafel IV

Blütenstand von Cochlearia officinalis:

a) von ssp. euofficinalis und *b)* von ssp. pyrenaica.

c) Petalen von Cochlearia officinalis, oben von ssp. euofficinalis und unten von ssp. pyrenaica.

Tafel V

Falsche Scheidewände der Früchte von Cochlearia officinalis:

Fig. 1 von ssp. euofficinalis, Fig. 2 von der Form Kandersteg und Fig. 3 von ssp. pyrenaica.

Tafel VI

Behaarung der Blattunterseite von Helianthemum nummularium:

a) von ssp. nummularium, Münsingen, und *b)* von ssp. tomentosum (Scop.) aus St. Andrews, Schottland.

Tafel VII

Blattspitzen von Chaerophyllum hirsutum:

a) von ssp. Cicutaria, *b)* bis *e)* von ssp. Villarsii, mit zunehmender Aufspaltung der Blattspreite, und *f)* von ssp. elegans.

Tafel VIII

Blätter der Hauptachse von Anthriscus silvestris:

a) von ssp. silvestris aus der Umgebung von Bern und *b)* von ssp. stenophylla.

VII. Literaturverzeichnis

ARWIDSSON TH., 1938, Einige Gesichtspunkte zu den Chromosomenzahlbestimmungen. Svensk Bot. Tidskrift, Bd. 32, pag. 191 ff.

BAKER J. R., 1950, Cytological technique. London. (Methuen and Co. Ltd.)

BECHERER A., 1928, Zur Nomenklatur einiger Sippen mitteleuropäischer Gefäßpflanzen. Fedde Repertorium 25, pag. 10—15.

BECHERER A., 1929, Systematik und Floristik der Gefäßpflanzen. Berichte der Schweiz. Bot. Ges. Heft XXXVIII.

BECK P., 1934, Geologischer Führer der Schweiz, Fasc. I. Das Quartär.

BECK und GERBER E., 1911—1922, Geologische Karte Thun—Stockhorn, herausgegeben von der Geologischen Kommission der Schweiz. Naturf. Ges.

BELLING J. 1927, Configurations of bivalents of Hyacinthus with regard to segmental interchange. Biol. Bull. Wood's Hole 52. pag. 480—487.

BLACKBURN K. B., 1927, Chromosome number in Silene and the neighbouring genera. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, Supplbd. I, pag. 439 bis 446.

BÖCHER T. W., 1938, Zur Zytologie einiger arktischer und borealer Blütenpflanzen. Svensk Bot. Tidskr. 32. pag. 346—361.

— 1950, Chromosome behaviour and syncyte formation in Phleum phleoides (L.). Botansky Notiser pag. 353.

BOWDEN W. M., 1940, Diploidy, polyploidy and winter hardiness relationship in the flowering plants. American journal of botany, vol. 27, pag. 357—371.

BRAUN-BLANQUET 1923, Die Genesis der Alpenflora. Verhandlungen der Naturf. Ges. Basel.

BURNAT E., 1906, Flore des Alpes Maritimes, vol. IV, pag. 64—72.

BUXBAUM F., 1951, Grundlagen und Methoden einer Erneuerung der Systematik der höheren Pflanzen. Wien, Springer-Verlag.

CHIARUCI A. N., 1925, Embriologia delle Cistaceae. Nuovo giornale botanico italiano 32, pag. 223.

CLAUSEN J., 1931, Cyto-genetic and taxonomic investigations on Melanium violets. Hereditas 15, pag. 219—308.

CRANE M. B. und GAIRDNER A. E., 1923, Species crosses in Cochlearia, with a preliminary account of their cytology. Journal of genetics 13, pag. 187—200.

DARLINGTON C. D. und JANAKI A. E. K., 1945, Chromosome Atlas of cultivated plants, London.

— und GAIRDNER A. E., 1937, The variation system in Campanula persicifolia. Journal of genetics 35.

DARWIN CH. R., 1859, Über den Ursprung der Arten. Deutsch von Carus. 7. Aufl. 1883.

DESOR, 1844, Excursions et séjours dans les glaciers. Zitiert nach Fischer L. 1875.

DOBZHANSKY TH., 1937, Die genetischen Grundlagen der Artbildung. Deutsch von Dr. W. Lerche, 1939. Fischer, Jena.

FAVARGER C., 1946, Recherches caryologiques sur la sous-famille des Silénoidées. Berichte der Schweiz. Bot. Ges., Bd. 56. pag. 364—466.

— 1949 a, Contribtion à l'étude caryologique et biologique des Gentianacées. Berichte der Schweiz. Bot. Ges., Bd. 59.

— 1949 b, Notes de caryologie alpine. Bulletin de la Société Neuchâteloise des sciences naturelles, tome 72.

FISCHER L., 1875, Verzeichnis der Gefäßpflanzen des Berner Oberlandes. Mitteilungen der Naturforschenden Ges. Bern.

— 1882, Nachtrag zum Verzeichnis der Gefäßpflanzen des Berner Oberlandes. Mitteilungen der Naturf. Ges. Bern.

— 1889, Zweiter Nachtrag zum Verzeichnis der Gefäßpflanzen des Berner Oberlandes. Mitteilungen der Naturf. Ges. Bern.

FLOVIK K., 1940, Chromosome numbers and polyploidy within the flora of Spitzbergen. Hereditas 26, pag. 430—440.

FRANKEL O. H., 1937, Inversions in Fritillaria. Journal of Genetics 34, pag. 447—462.

GILOMEN H., 1941, Die Flora der westschweizerischen Kalkvoralpen. Mitteilungen der Naturf. Ges. Bern.

GEITLER L., 1940, Schnellmethode der Kern- und Chromosomenuntersuchung. Bornträger, Berlin.

GREIS H., 1940, Vergleichend physiologische Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Gersten. Züchter 12. pag. 62—73.

GROSSER W., 1903, Cistaceae. In Engler, das Pflanzenreich, Leipzig, Wilhelm Engelmann-Verlag.

HABERLANDT G., 1918, Physiologische Pflanzenanatomie, 5. Aufl. Wilhelm Engelmann-Verlag, Leipzig.

HAGERUP O., 1931, Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Oekologie und Phylogenie. Hereditas 16, pag. 19—40.

HAKANSSON A., 1931, Über Chromosomenverkettung in Pisum. Hereditas 15.

HOWARD H. W., 1948, Chromosome number of Cardamine pratensis. Nature, vol. 161 pag. 277.

— und MANTON I., 1946, Anns. Bot. Lond. N. S. 10. pag. 1—13.

KIHARA H., 1935, Genomanalyse bei Triticum und Aegilops VI; Cytologia 6, 195—216.

— und NISHIYAMA J., 1930, Genomanalyse bei Triticum und Aegilops I; Cytologia 1, 263—284.

— und LILIENFELD F., 1932, Genomanalyse bei Triticum und Aegilops IV. Cytologia 3, pag. 384—456.

LINNERT GERTRUD, 1948 Untersuchungen über die Zytologie polyploider Pflanzen. Chromosoma, Bd. 3. pag. 328 ff. und 399 ff.

LOTSY J. P., 1926, Evolution im Lichte der Bastardierung betrachtet. Deutsch von H. N. Kooiman. Den Haag, Martinus Nijhoff.

LÖVE A. und D., 1948, Chromosome numbers of northern plant species. Reykjavik.

— 1949, The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. Portugaliae acta biologica. Serie A. Lissabon.

LÜDI W., 1925, Systematik und Floristik der Gefäßpflanzen. Berichte der Schweiz. Bot. Ges. Heft 34.

— 1933, Pflanzengeographische Streifzüge im Hohgantgebiet. Mitteilungen der Naturf. Ges. Bern.

MANTON I., 1934 The problem of Biscutella laevigata. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 67. pag. 41—57.

MELCHERS G., 1946, Die Ursachen für die bessere Anpassungsfähigkeit der Polyploiden. Zeitschrift für Naturforschung, Bd. I.

MÜNTZING A., 1930, Outlines to a genetic monograph of the genus Galeopsis. Hereditas 13, pag. 185 ff.

— 1932, Cyto-genetic investigations on synthetic Galeopsis Tetrahit Hereditas 16, pag. 105.

— 1936, The evolutionary significance of autopolyploidy. Hereditas 21, pag. 263—378.

PIRSCHLE K., 1941, Weitere Beobachtungen über den Einfluß von langwelliger und mittelwelliger UV-Strahlung auf höhere Pflanzen, besonders hochalpine und polyploide Formen (Stellaria, Epilobium, Arenaria und Silene). Biologisches Zentralblatt 61, pag. 452—473.

ROHRBACH P., 1868, Monographie der Gattung Silene. Wilhelm Engelmann-Verlag, Leipzig.

ROHWEDER H., 1936, Die Bedeutung der Polyploidie für die Anpassung der Angiospermen an die Kalkgebiete Schleswig-Holsteins. Beihefte zum Bot. Zentralblatt 54, pag. 507—519.

ROSENBERG O., 1909: Cytologische Studien an Drosera longifolia x rotundifolia. K. Svensk Vet. Akad. Handl. Bd. 43, Nr. 11.

ROY B., 1938, Chromosome numbers in some species and hybrids of Centaurea. Journal of Genetics, 35, pag. 89.

RUDORF W. und SCHWARZE P., 1951, Polyploidie-Effekte bei Datura tatula. Planta 39.

RYTZ W., 1912, Geschichte der Flora des bernischen Hügellandes zwischen Alpen und Jura. Mitt. der Naturf. Ges. Bern.

— 1935, Das Oreophytenproblem und die Apuanischen Alpen. Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts Rübel, Zürich, pag. 205—211.

SCHEERER H., 1939, Chromosomenzahlen aus der Schleswig-Holsteinischen Flora. Planta 29, pag. 636—642.

SCHIEMANN E., 1932, Entstehung der Kulturpflanzen. Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. 3. Bornträger, Berlin.

— 1943, Entstehung der Kulturpflanzen. Ergebnisse der Biologie, Bd. 19.

SCHINZ H. und KELLER R., 1923, Flora der Schweiz, I. Exkursionsflora. Albert Raustein, Zürich.

— 1914, Flora der Schweiz, II. Kritische Flora. Albert Raustein, Zürich.

SCHROETER C., 1926, Das Pflanzenleben der Alpen. Albert Raustein, Zürich.

SCHWEIZ. POST- und TELEGRAPHENVERWALTUNG, 1928, Ortsbuch der Schweiz.

SOKOLOVSKAJA A. P. und STRELKOVA O. S., 1938, Polyploidy in the high mountain regions of Pamir and Altai. C. R. Acad. Sci. USSR N. S. vol. 21, pag. 68 ff. (Zitiert nach Tischler, Löve und Favarger).

STRAUB J., 1941 a, Wege zur Polyploidie. Bornträger, Berlin.

— 1941 b, Die Zytologie der haploiden Epilobien und die Phylogenie der Gattung. Biologisches Zentralblatt 61, pag. 573—588.

v. TAVEL F., 1921, Vegetationsverhältnisse von Kandersteg. Referat im Sitzungsbericht der Bern. Bot. Ges.

TISCHLER G., 1922, Handbuch der Pflanzenanatomie Bd. II. Allgemeine Pflanzenkaryologie. Bornträger, Berlin.

— 1927, 1931, Tabulae biologicae, Bd. IV, pag. 1, Bd. VII.
1936, 1937, pag. 109; Bd. XI, pag. 281; Bd. XII, pag. 57.
1938, Bd. XVI, pag. 162.

— 1928, Über die Verwendung der Chromosomenzahl für phylogenetische Probleme bei Angiospermen. Biologisches Zentralblatt 38, pag. 321—345.

— 1935, Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen. Bot. Jahrbuch 67, pag. 1—36.

— 1946, Über die Siedlungsfähigkeit von Polyploiden. Zeitschrift für Naturforschung, Bd. I, Heft 3; Dietrichsche Verlagsbuchhandlung, Wiesbaden.

— 1950, Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Uitgeverij Dr. W. Junk, 'S-Gravenhage.

TSCHETWERIKOFF S., 1937, Über die genetische Beschaffenheit wilder Populationen. Verhandlungen des V. Internationalen Kongresses für Vererbungswissenschaft. Berlin, 2, pag. 1499—1500.

TURESSON G., 1925, The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas VI, pag. 147—236.

— 1926, Die Bedeutung der Rassenoekologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis, Beiheft 41.

— 1927, Contribution to the genecology of glacial relics. Hereditas 9, pag. 83—101.

— 1930, The selective effect of climate upon the plant species. Hereditas 14, pag. 99—152.

— 1931, The geographical distribution of the alpine ecotypes of some Eurasiatic plants. Hereditas 15, pag. 329—346.

— 1932 a, Die Pflanzenart als Klimaindikator. Kungl. Fysiografisky Sällskapets i Lund Förhandlingar, Bd. 2. Nr. 4, pag. 1—35.

— 1932 b, Die Genzentrentheorie und das Entwicklungszentrum der Pflanzenart. Kungl. Fysiografiska Sällskapets i Lund Förhandlingar, Bd. 2, Nr. 6, pag. 1—11.

— 1938, Chromosome stability in Linnean species. Ann. of the agricultural college of Sweden, vol. 5, pag. 413 ff.

UPCOTT M., 1937, The genetic structure of Tulipa. Journal of genetics 34, pag 339—398.

VAVILOV 1928, Geographische Genzentren unserer Kulturpflanzen. Verhandlungen des V. Internationalen Kongresses für Vererbungswissenschaft, Berlin, 1, pag. 342—369.

WANSCHER J. H., 1931, Studies on the chromosome numbers of the Umbelliferae. Hereditas 15, pag. 179—184.

Inhalt

Seite

I. Einleitung 43

A. Die Bedeutung der Polyploidie für die Evolution 43

B. Die Wirkungsweise der Polyploidie 44

C. Das pflanzengeographische Kriterium 45

D. Das Kriterium der ökologischen Ansprüche 49

II. Methodologisches, Wahl des Untersuchungsmaterials 51

A. Grundgedanke 51

B. Objektwahl 52

C. Ausscheidung einiger Arten im Verlaufe der Arbeit und Begründung dafür 53

III. Technik 54

A. Untersuchung und Darstellung der Chromosomen 54

B. Anatomische Untersuchungen 59

C. Statistische Auswertung der Spaltöffnungsmessungen 59

IV. Spezieller Teil 60

A. Silene vulgaris (Mönch) Garcke 60

1. Die in der Schweiz vorkommenden Formen Wahl der untersuchten Standorte 60

2. Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen 61

B. Cochlearia officinalis L. 62

1. Die in der Schweiz vorkommenden Formen Wahl der untersuchten Standorte 62

2. Die Chromosomenverhältnisse 64

a) Bis heute veröffentlichte Chromosomenzahlen 64

b) Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen 65

3. Vergleich der morphologischen und anatomischen Verhältnisse zwischen den verschiedenen Chromosomenrassen 66

a) Vergleich zwischen der diploiden ssp. pyrenaica und der tetraploiden ssp. euofficinalis 66

b) Die triploide Cochlearia «Kandersteg». Vergleich mit den übrigen Formen 73

4. Diskussion 75

C. Helianthemum nummularium (L) Miller 80

1. Die in der Schweiz vorkommenden Formen. Wahl der untersuchten Standorte 80

2. Die Chromosomenverhältnisse 82

a) Bis heute veröffentlichte Chromosomenzahlen 82

b) Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen 83

Seite

3. Morphologische Angaben. Vergleich der schweizerischen ssp. nummularium mit n = 10 mit der Pflanze von St. Andrews, Schottland, mit n = 16 83
a) Behaarung der Stengelblätter 83
b) Spaltöffnungen 85

D. Chaerophyllum hirsutum L. 86
1. Die in der Schweiz vorkommenden Formen
Wahl der untersuchten Standorte 86
2. Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen 87
3. Morphologische Angaben 89

E. Anthriscus silvestris (L.) Hoffm. ssp. stenophylla (Rouy und Camus) Briq. 90
1. Der Standort und seine Bedeutung in pflanzengeographischer Hinsicht . 90
2. Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen 91

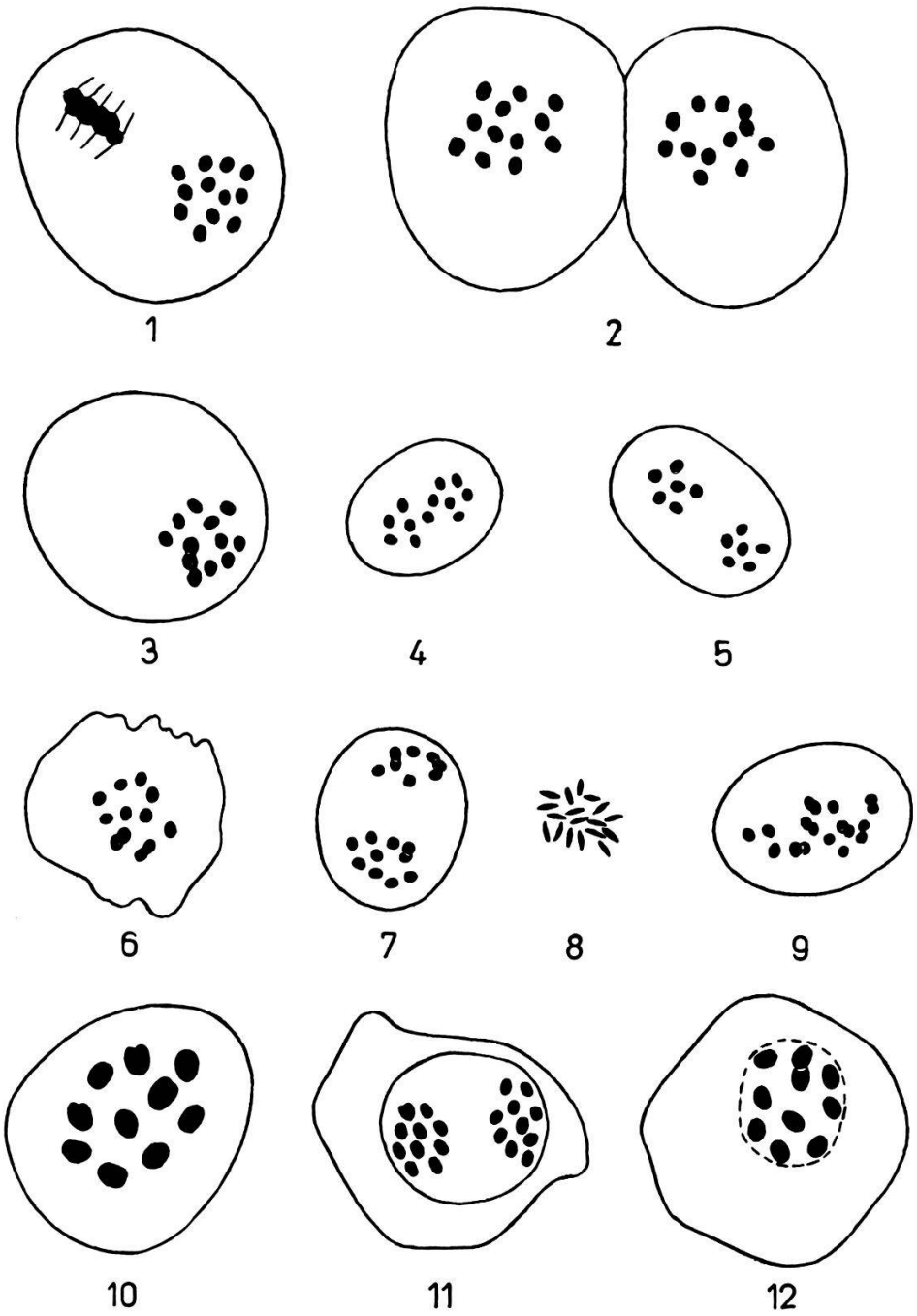
F. Solidago Virga aurea L. 91
1. Die in der Schweiz vorkommenden Formen
Wahl der untersuchten Standorte
Vergleich der untersuchten Pflanzen mit den nordischen und alpinen Oekotypen von Turesson 91
2. Ergebnisse der zytologischen Untersuchungen 92

V. Zusammenfassung 93

VI. Verzeichnis der Tafeln 99

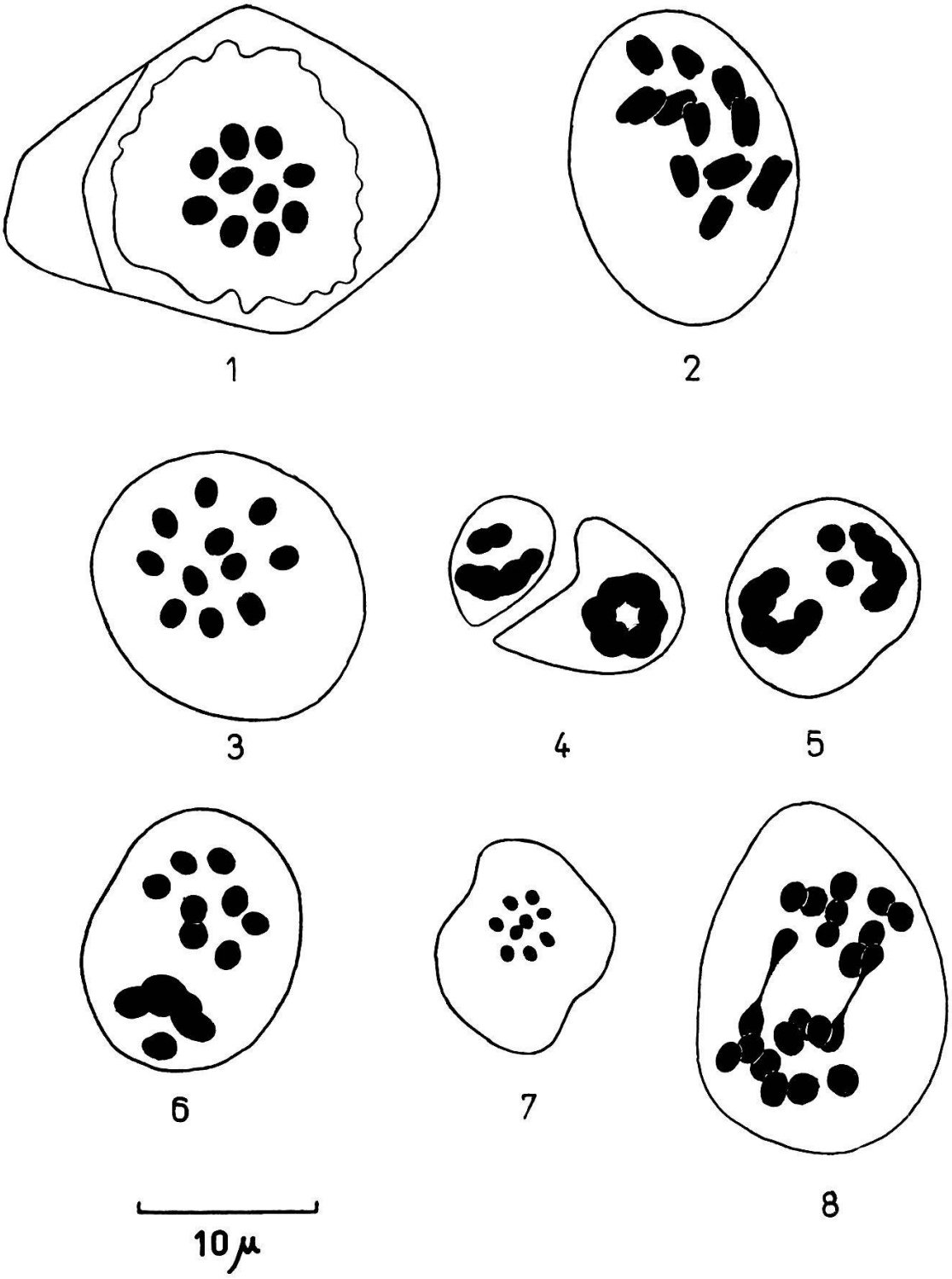
VII. Literaturverzeichnis 102

Tafel I

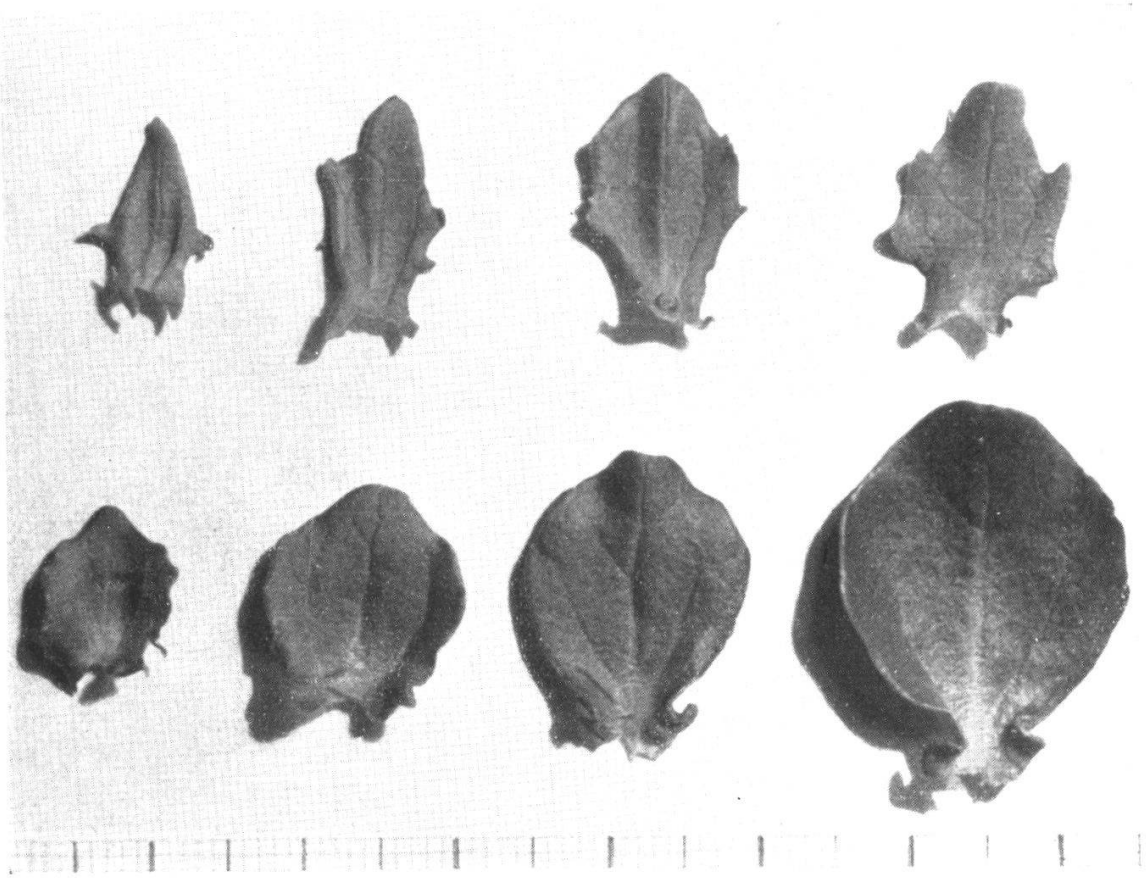


1 - 10 ; 12 : 10μ 11 : 10μ

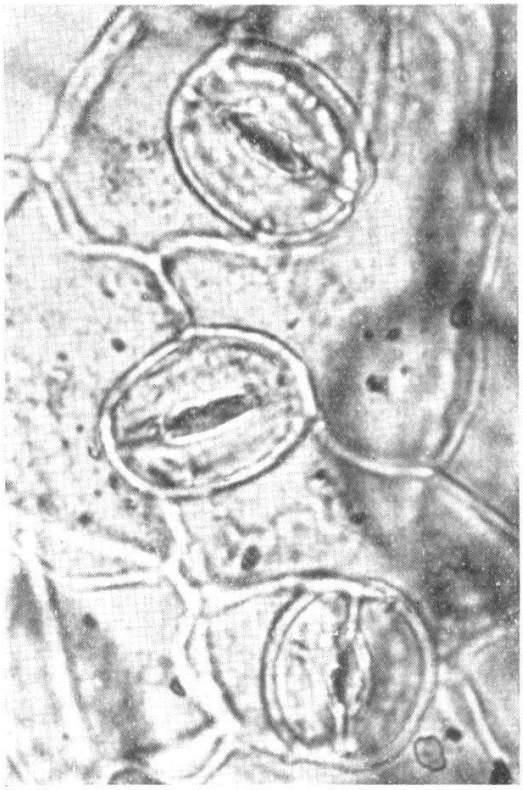
Tafel II



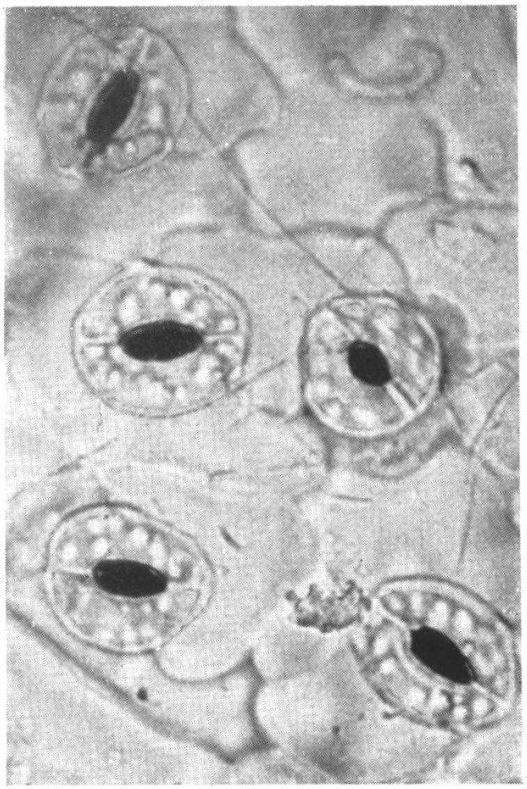
Tafel III



1



2a

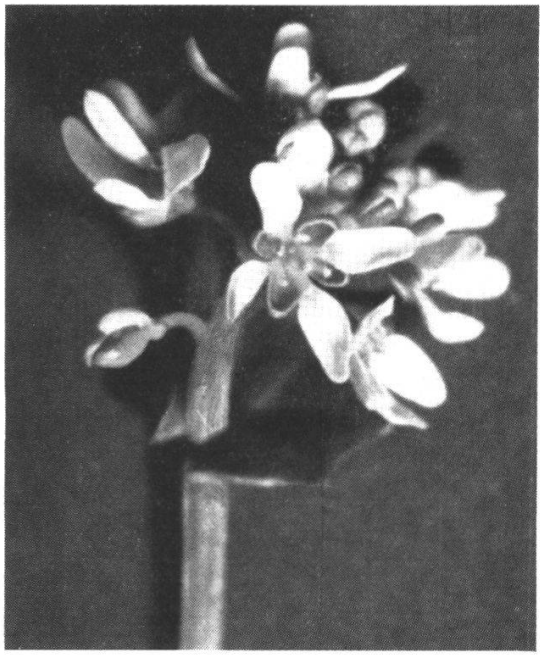


2b

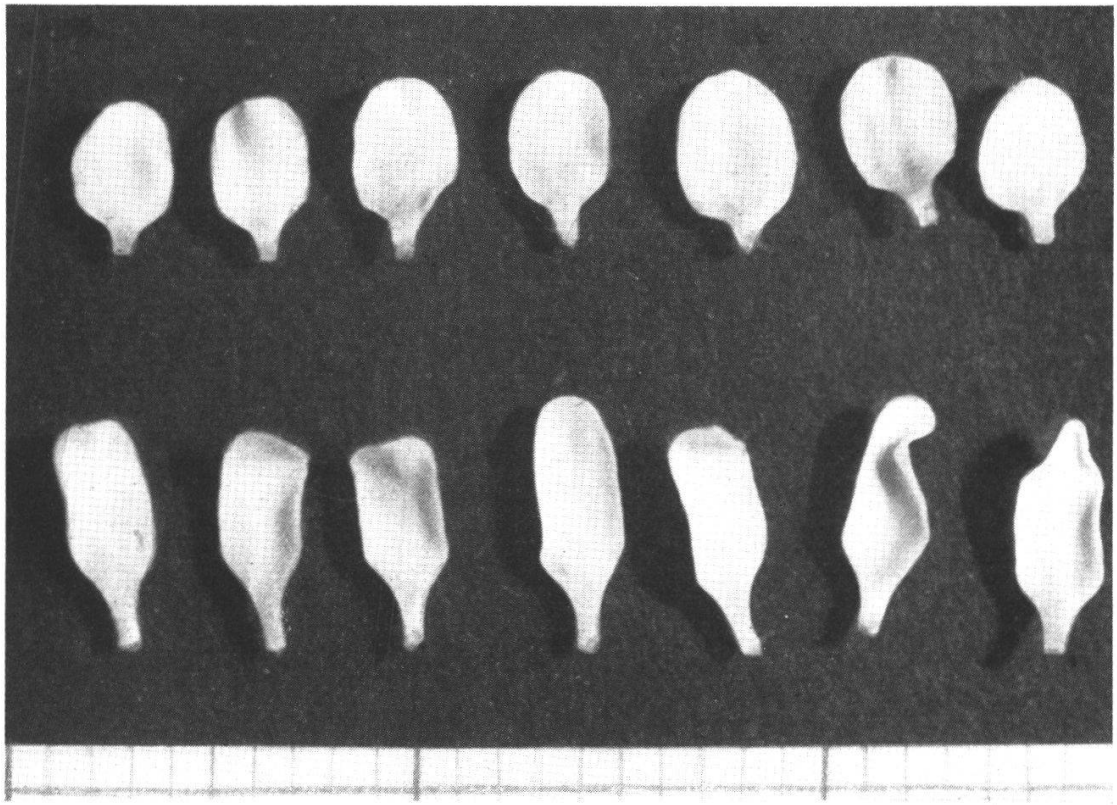
2a und 2b: 10 µ

Tafel IV

a

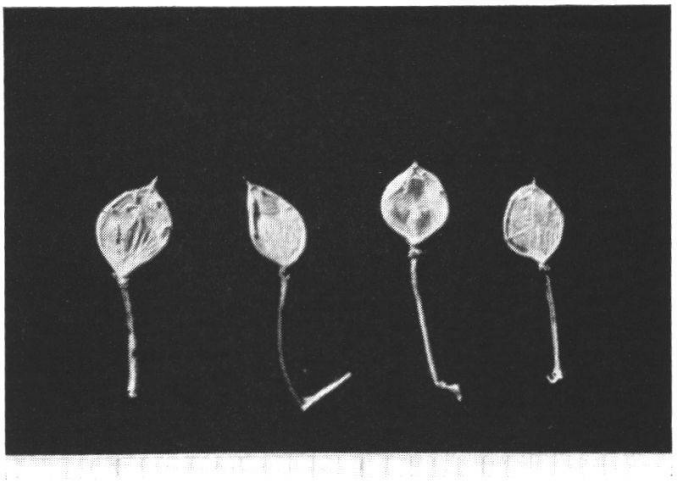


b

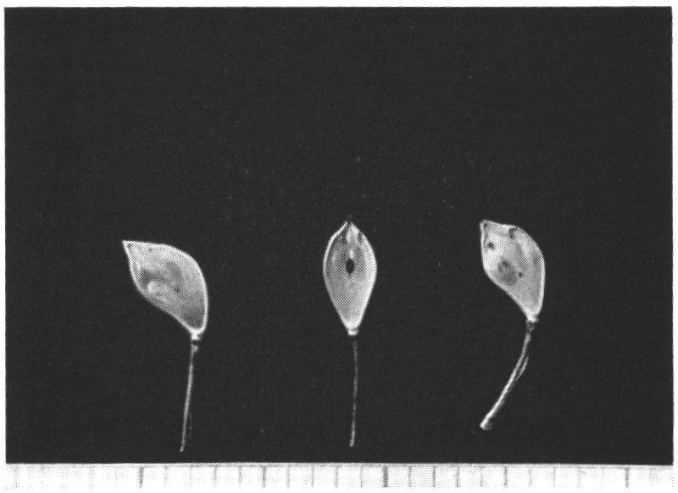


c

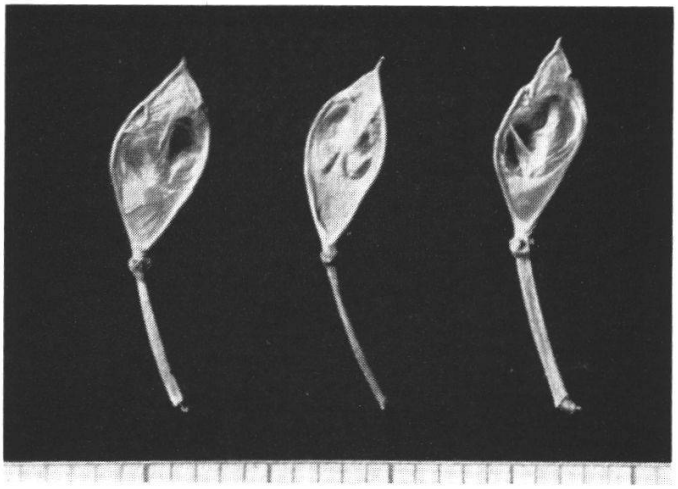
Tafel V



1

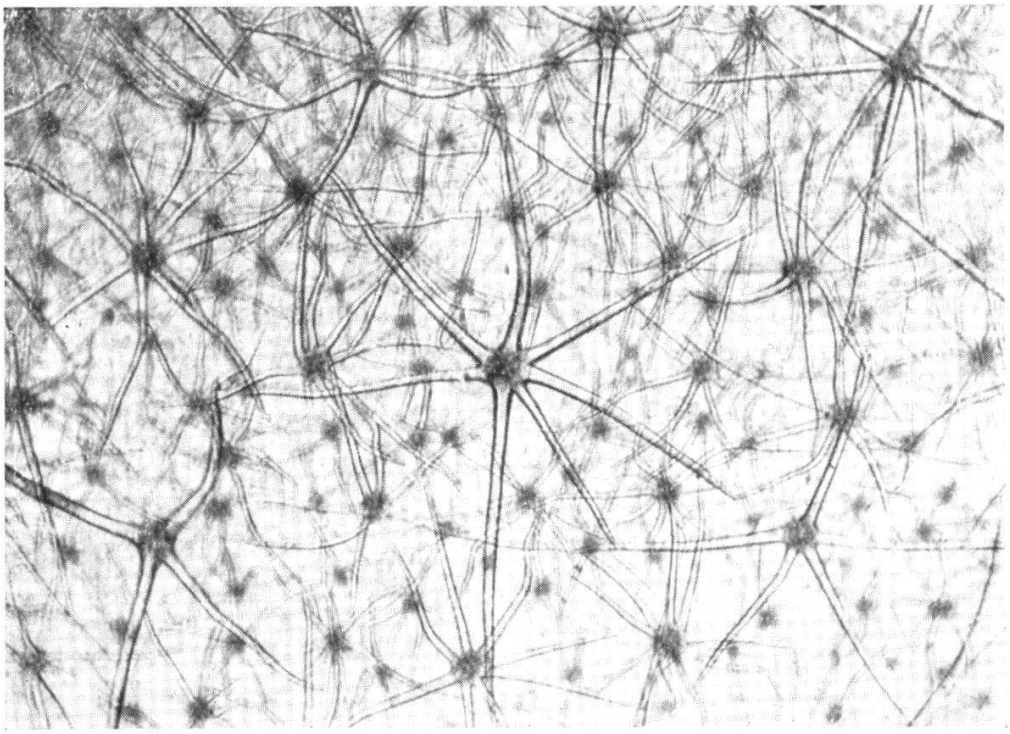


2

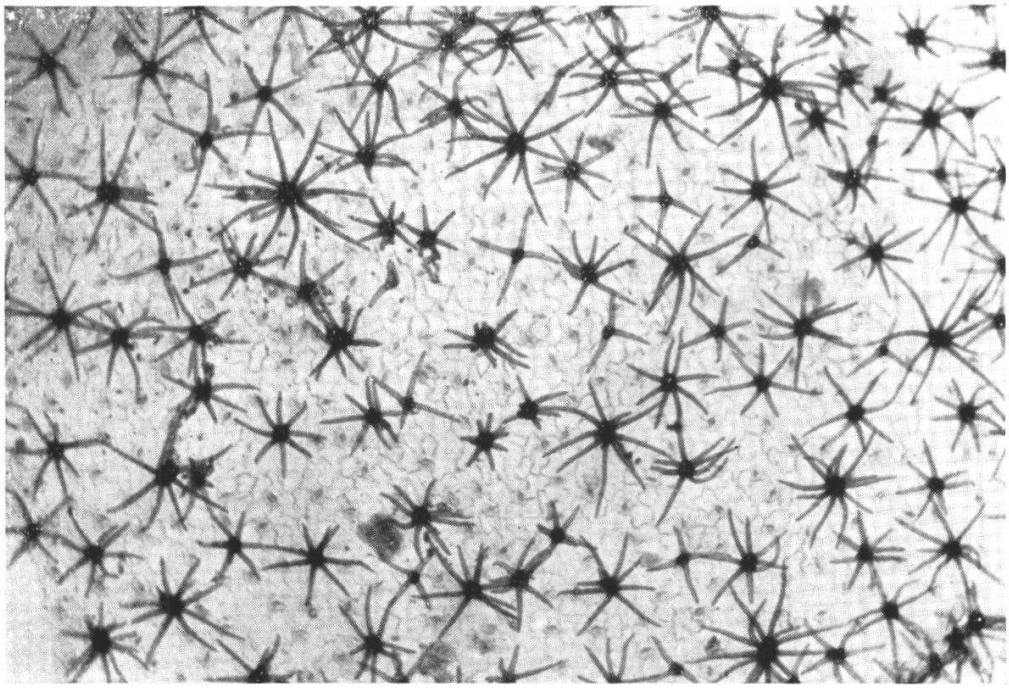


3

Tafel VI



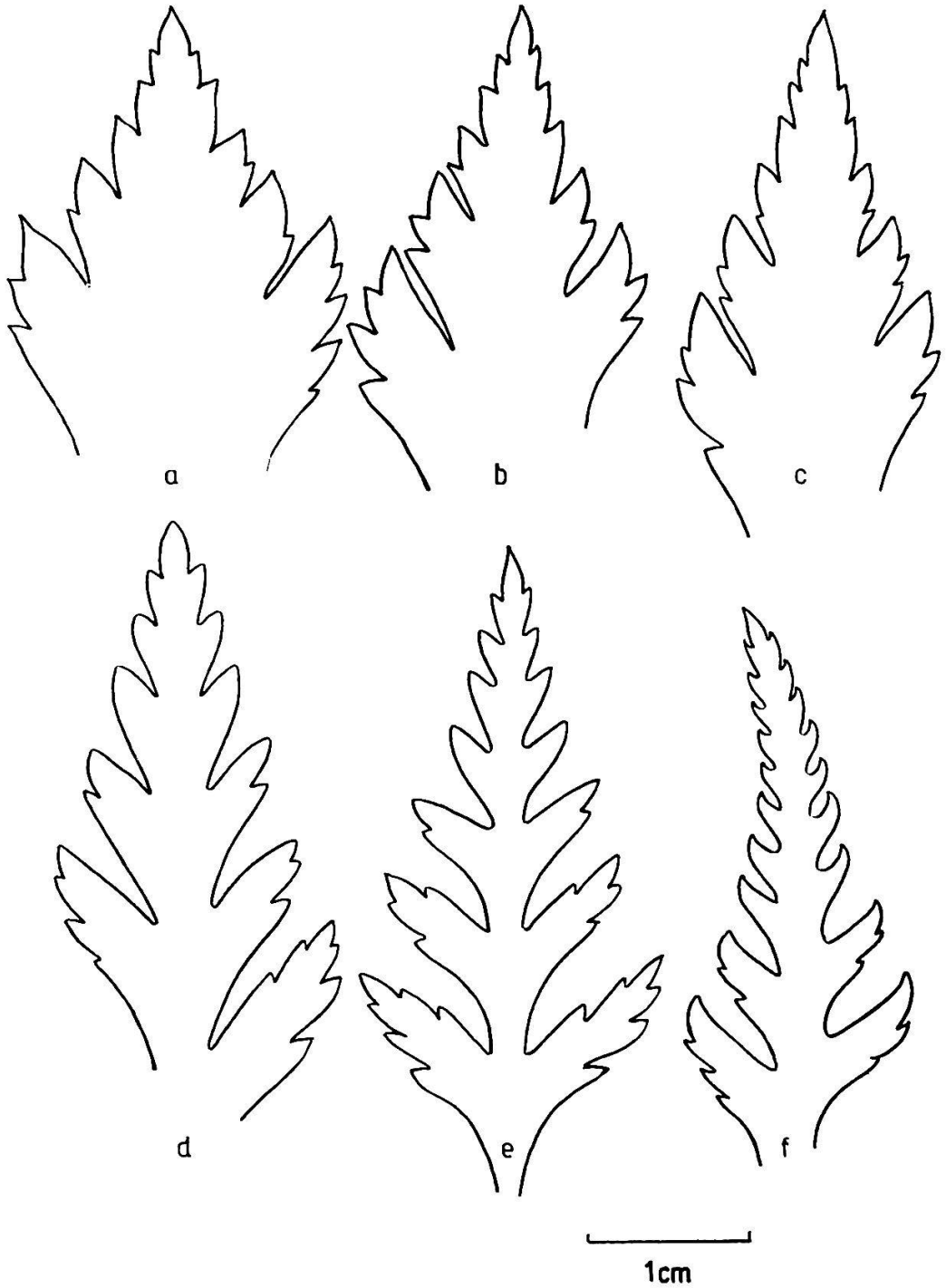
a



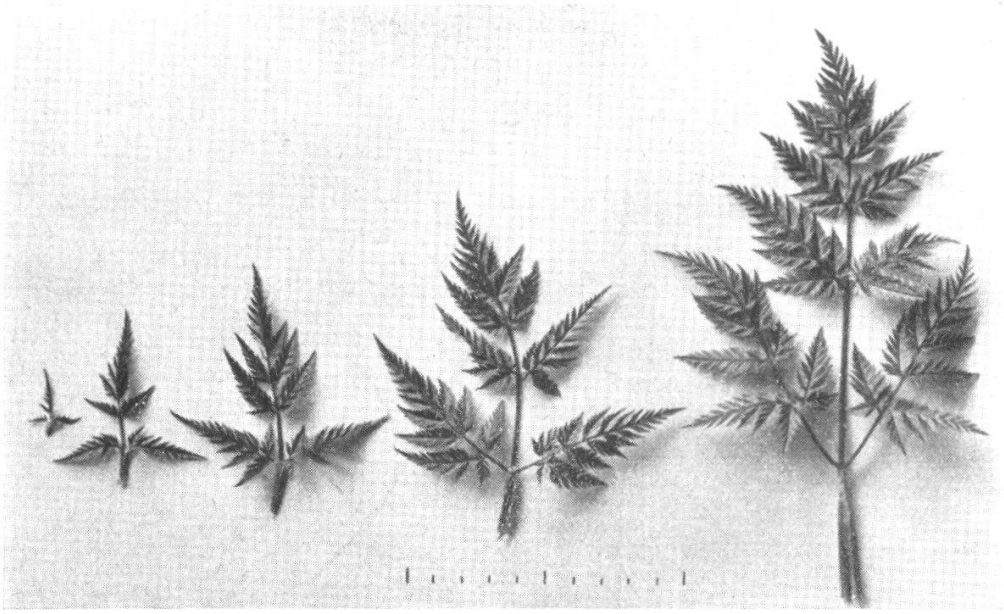
b

100μ

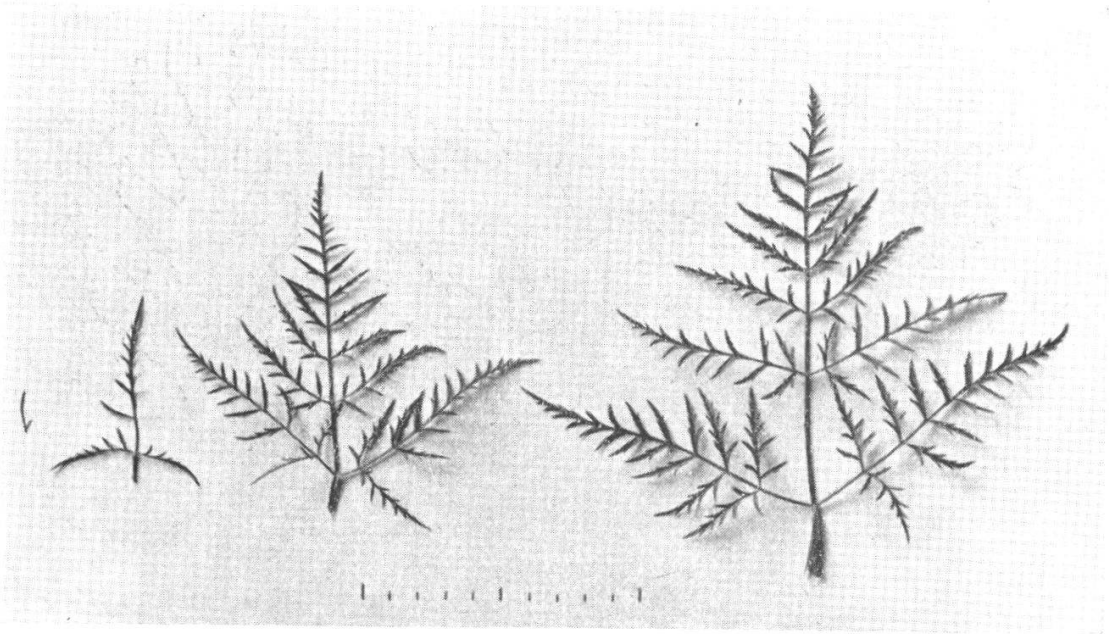
Tafel VII



Tafel VIII



a



b