

## Cytologische Studien an Einigen Kompositen.

Von

**Masato TAHARA**, *Rigakuhakushi*.

---

*Mit 4 Tafeln und 15 Textfiguren.*

---

Contributions to Cytology and Genetics from the Departments of Plant-Morphology and of Genetics, Botanical Institute, Science College, Imperial University, Tokyo. No. 36.

---

### I. Einleitung.

In der letzten Zeit sind die Kompositen schon vielfach von verschiedenen Forschern zum Gegenstande der cytologischen Untersuchungen gemacht worden. Bekanntlich haben diese Untersuchungen viele sehr interessante Ergebnisse vor uns geführt; nämlich fanden Juel (1916), Murbeck (1901), Rosenberg (1907) und Holmgren (1916) die parthenogenetische Embryobildung bei *Antemaria*, *Taraxacum*, *Hieracium*, *Chondrilla* und *Eupatorium*. Die Schwankung der Chromosomenzahl unter den nahe verwandten Arten beschrieben Rosenberg (1907), Ishikawa (1916) u. a. bei den verschiedenen Gattungen dieser Familie. Die niedrigste Chromosomenzahl unter den Phanerogamen entdeckte Rosenberg (1909) bei *Crepis virens*. Ferner schrieb Palm (1914, 1915) die interessante Embryosackentwicklung bei *Pyrethrum* (*Chrysanthemum*), *Tanacetum* u. a.

Seit einigen Jahren habe ich mich auch auf den Vorschlag von Herrn Professor Dr. K. Fujii mit den cytologischen Untersuchungen

bei einigen Arten von *Chrysanthemum* und *Erigeron* beschäftigt. Vorläufige Mitteilung von dieser Untersuchung wurde schon in *Botanical Magazine*, Tokio, vols. 28 u. 29 (1914–1915) gegeben.

Als Fixierungsmittel benutzte ich Flemmings Chrom-Eisessig mit oder ohne Osmiumsäure, Carnoys Alcohol-Chloroform-Eisessig, Bouins Pikrin-Eisessig-Formalin u. a. Aber wie es sich alsbald zeigte, pflegte die erste Fixierungsflüssigkeit ein besseres Resultat als die anderen zu ergeben, so dass ich mich in den späteren Studien nur an dieses Fixierungsmittel hielt. Bei der Benutzung dieser Lösung tauchte ich aber zuerst das Material 15–30 Minuten in Carnoys Fixierungsmittel, spülte dann in 95% Alcohol und legte es endlich in Flemmings Flüssigkeit ein. Diese Methode lieferte für die meisten Fälle ein ganz befriedigendes Resultat. Zum Färben habe ich Heidenhains Eisenhämatoxylin, Flemmings Safranin-Gentianaviolett-Orange und Safranin-Lichtgrün benutzt. Die letztgenannte Methode ergab vortreffliche Verdienste bei den Fällen, wo die Zellwandfärbung dringend erforderlich war.

Die Untersuchung wurde im botanischen Institut der wissenschaftlichen Fakultät der kaiserlichen Universität zu Tokio unter der Leitung von Herrn Professor Dr. K. Fujii im Herbst 1913 angefangen und im Sommer 1916 abgeschlossen. Ich möchte hier die Gelegenheit benutzen, meinem hoch verehrten Lehrer für seine allseitige Unterstützung und Anregung meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch den Herren, die mir das Material zu dieser Untersuchung freundlich zur Verfügung gestellt haben, bin ich zu vielem Danke verpflichtet.

## II. *Chrysanthemum*.

### 1. DIE CHROMOSOMENZAHLEN.

*Chrysanthemum* ist eine grosse Gattung unter den Kompositen.

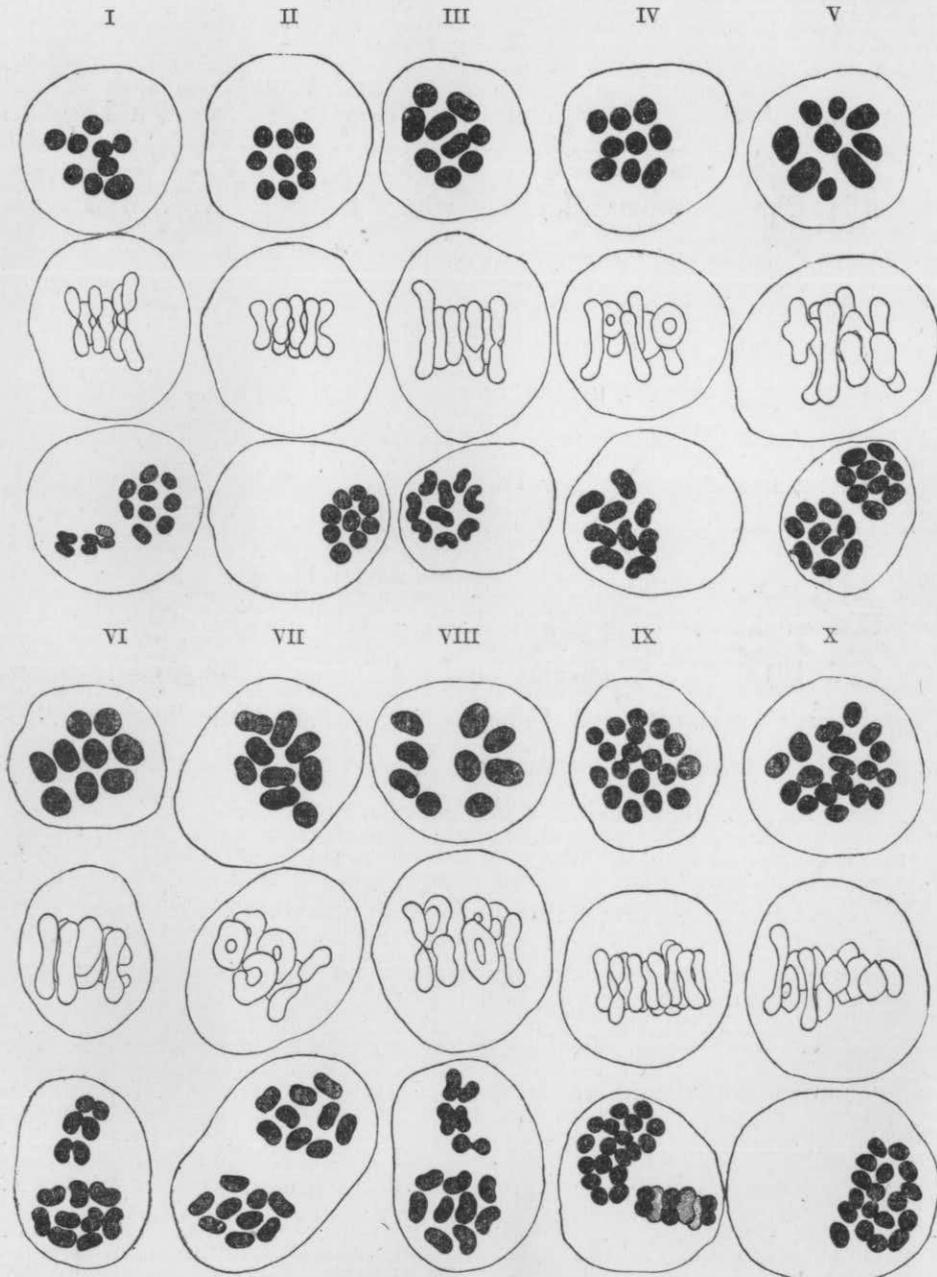
Es umfasst etwa 200 Arten. In Japan wachsen ihrer 11 Arten wild. In der vorliegenden Arbeit wurden nicht nur diese einheimischen Arten, sondern auch die Pflanzen aus fremden Ländern zur Untersuchung gezogen.

Die Chromosomenzählung geschah meistens in den Pollenmutterzellen, da diese Zellen natürlich für solche Untersuchung besonders geeignet sind. Aber in einigen Fällen gelang es mir nicht, das Material von den Pollenmutterzellen zu bekommen. Da verwandte ich die Wurzelspitzen der betreffenden Pflanzen als Material für die Feststellung der Chromosomenzahl.

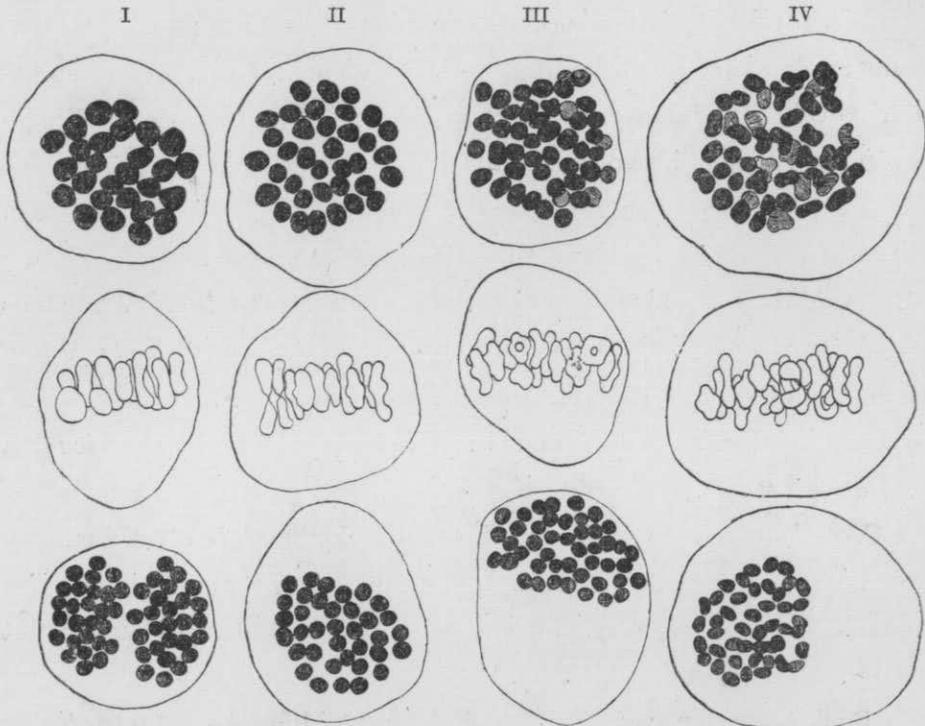
Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, dass die Haploidchromosomenzahl der vielen Arten von *Chrysanthemum* und von dessen verwandten Gattungen übereinstimmend 9 beträgt. Schon durch die Untersuchungen von Rosenberg (1905), Lundegårdh (1909) und Beer (1912) ist es gezeigt worden, dass *Tanacetum vulgare*, *Matricaria Chamomilla* und *Anthemis tinctoria* sämtlich diese Chromosomenzahl aufweisen. Bekanntlich stehen alle diese Pflanzen in engerer Verwandtschaft mit *Chrysanthemum*.

Eine Spezies von *Matricaria*, namentlich *M. ambigua* Ledeb. wächst in nördlichem Japan wild. Diese Pflanze wird aber in Tokio hier und da gezüchtet. Die Haploidchromosomenzahl von dieser Pflanze beträgt auch neun.

Unter den *Chrysanthemum*-Arten konnte ich weiter auch dieselbe Chromosomenzahl an 10 Arten feststellen, d. i. *Ch. japonicum*, Mak. *Ch. lavandulcefolium*, Mak. *Ch. cinerariifolium*, Brocc. *Ch. roseum*, Webb et Mohr. *Ch. nipponicum*, Franch. *Ch. segetum*, L. *Ch. coronarium*, L. *Ch. carinatum*, Schoub. *Ch. lineale*, Matsum. *Ch. myconis*, L. Die Grösse und die Gestalt der Chromosomen bei der meiotischen Teilung sind aber unter den Arten nicht übereinstimmend. Dieser Zustand ist in Textfig. 1. klar vergegenwärtigt



Textfig. 1. Hetero- und homöotypische Kernteilungen der Chrysanthemen. I. *Ch. japonicum*. II. *Ch. lavandulacefolium*. III. *Ch. cinerariifolium*. IV. *Ch. roseum*. V. *Ch. nipponicum*. VI. *Ch. segetum*. VII. *Ch. coronarium*. VIII. *Ch. carinatum*. IX. *Ch. indicum*. X. *Ch. Leucanthemum*. ( $\times 1600$ )



Textfig. 2. Hetero- und homöotypische Kernteilung der Chrysanthemen. I. *Ch. morifolium*. II. *Ch. Decaisneanum*. III. *Ch. marginatum*. IV. *Ch. arcticum*. ( $\times 1600$ )

worden. Diese Figur weist die hetero- und homöotypischen Kernteilungen auf. Die oberste Reihe zeigt die Polansicht der heterotypischen Kernteilung, die nächste die Seitenansicht derselben und die unterste die Pol- und Seitenansicht der homöotypischen Kernteilung.

Es giebt aber unter den Chrysanthemen die andere Chromosomenzahl aufweisenden Arten. Nämlich weisen an der Haploidchromosomenzahl auf: *Ch. indicum*, L. und *Ch. Leucanthemum*, L. 18 (Textfig. 1., IX, X), *Ch. hakusanense*, Mak. und *Ch. morifolium*, Ram. 27 (Textfig. 2, I), *Ch. Decaisneanum*, Matsum. 36 (Textfig. 2, II), *Ch. marginatum*, Miq. und *Ch. arcticum* L. 45 (Textfig. 2, III. IV.). Diese Chromosomenzahlen bilden sich aber merkwürdigerweise eine gesetzmässige Reihe der Multiplen von 9.

Diesähnliche Zahlenverhältnisse der Chromosomen wurden, wenn auch nicht so ausgeprägt wie bei diesem Falle, schon mehrfach sowohl bei Pflanzen als auch bei Tieren gefunden. Einige davon sind unten hervorgehoben.

Tischler (1900) schreibt einen solchen Fall bei drei Rassen von *Musa sapientum*. Nämlich hat „Dole“ 8, „Radjah Siam“ 16, „Kladi“ 24 als die Haploidchromosomenzahlen. Ähnliches finden wir auch bei den Chromosomenzahlen von *Viola*-Arten. Nach Miyaji (1913) hat als reduzierte Zahlen *V. glabella* 6, *V. nipponica* 10, *V. Okuboi* und *V. phalacrocarpa* 12, *V. japonica* 24, *V. Patrini* 36 (?).

Von Interesse ist es ferner, dass nach den neueren Erfahrungen die Verdoppelung der Chromosomenzahl in Zusammenhang mit Bastardierung wenigstens öfters bei *Primula* stattzufinden scheint (Digby, 1912; Gregory, 1914).

Das Auftreten von Tri- und Tetraploidmutant in *Oenothera*-kulturen ist heute schon allzubekannte Tatsache (Lutz, 1907; Lutz, 1912).

Anzuführen wäre in diesem Zusammenhange noch, dass die vielen parthenogenetischen Gewächse ja auch bekanntlich im Verhältnisse zu den normalgeschlechtlichen Arten derselben Gattung oft exakt doppelt so viele Chromosomen bei den Kernteilungen aufweisen (Juel, 1900; Overton, 1904; Strasburger, 1905).

Unter diesen Umständen sind die Fragen sehr bedeutungsvoll, wodurch diese Verdoppelung der Chromosomenzahl in jedem einzelnen Falle veranlasst werden und ferner was für ein Prozess sich dabei geltend machen soll. Doch wissen wir auf diese Frage noch nichts mit einiger Bestimmtheit zu antworten.

Meiner Meinung nach könnte die folgende Annahme unter anderen (Strasburger, 1910; Nemeč, 1910 u. 1912; Gates, 1915)

auch als die wahrscheinlichste betrachtet werden: Die zu Grunde liegende Ursache für die Chromosomenzahlverdoppelung sei die Steigerung der Vegetationstätigkeit der Eizelle. Durch diese zu Grunde liegende Ursache veranlasst, werde die Chromosomenzahlverdoppelung in verschiedenen Orten, und auf verschiedene Weisen ausgeführt. In einem Falle könnte die Verdoppelung durch die zweimaligen Längsspaltungen der Chromosomen bei der ersten Kernteilung der Eizelle herbeigeführt sein. Tatsächlich wurden die zweimaligen Längsspaltungen der Chromosomen von Strasburger (1908) im Antipodalende des Embryosackes von *Lilium* beobachtet. Das Antipodalende ist nach ihm bei dieser Pflanze auch wie bei den anderen die an Nährstoff reichlichste Region des Embryosackes. Nun werden wir auf einen anderen Fall übergehen.

Die wiederholten Untersuchungen lehren uns, dass die Konjugationstätigkeit der einzelligen Organismen durch die Verbesserung des Ernährungszustandes eine nennenswerte Retardierung erfährt. In analogischer Weise sollte die Paarungskraft zwischen den homologen Chromosomen bei der Steigerung der Vegetationstätigkeit geschwächt werden. Und dies könnte sich natürlich leicht zur Unterlassung der heterotypischen Kernteilung bei der Sporenbildung von dieser Pflanze führen. Dann mit den normalen Keimzellen vermenget finden wir die Zellen, welche doppelte Chromosomenzahl aufzuweisen haben. Durch die Befruchtung dieser Zellen mit den normalen würden die Pflanzen mit den tri- bzw. hexaploiden Chromosomen auftreten.

Diese Hypothese deutet also darauf hin, dass die Chromosomenverdoppelung durch einzig und alleinige Ursache ausgelöst werden, doch diese Erscheinung je nach dem Falle bald bei der ersten Kernteilung der befruchteten Eizelle, bald bei der nächsten heterotypischen Kernteilung der Embryosack- oder Pollenmutter-

zelle zum Vorschein kommen soll.

Nun werden die sonst sehr schwierigen Probleme durch diese Hypothese leicht erklärt. Zum Beispiele wird eine spontane Steigerung der Vegetationstätigkeit bekanntlich öfters durch die Bastardierung veranlasst. Es ist also kein Wunder, dass die Chromosomenverdoppelung öfters bei den Bastardierungen stattzufinden pflegt.

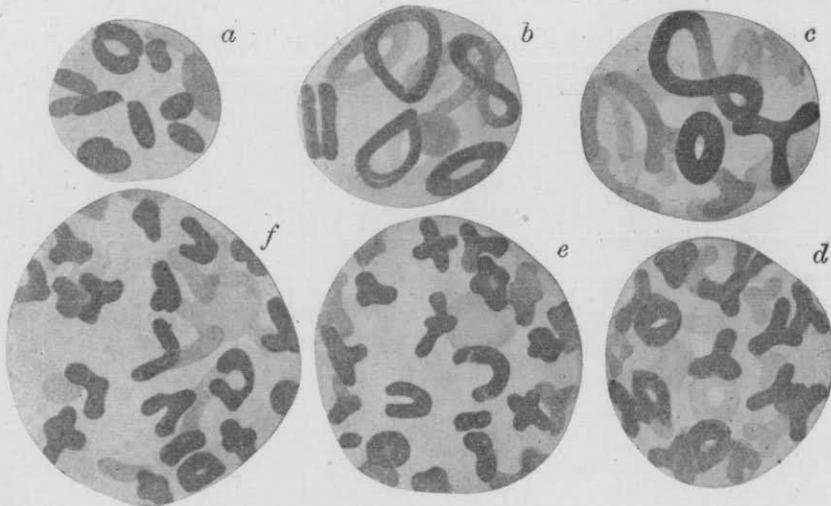
Ohne besondere Schwierigkeit können wir auch die Chromosomenzahlverdoppelung bei den parthenogenetischen Pflanzen erklären. Wie oben gesagt, bringt die Steigerung von Vegetationstätigkeit eine gewisse Retardierung der geschlechtstätigkeit hervor. Also sollte die Pflanze, welche durch die Steigerung der Vegetationstätigkeit die Chromosomenzahlverdoppelung beim ersten Vorgang der Entwicklung ausgeführt hat, auch von Anfang an die Fähigkeit haben, die Samen in parthenogenetischer Weise zu produzieren. Dann kann in dieser Hinsicht die von Strasburger geäußerte Vermutung, dass die Verdoppelung der Chromosomenzahl die Parthenogenesis veranlassen könne, mit unserer Annahme nicht übereinstimmen.

## 2. KERNGRÖSSE.

Wie schon durch die Forschungen von mehreren Cytologen wiederholt gezeigt, pflegt die Grösse des Kerns mit dessen Chromosom in einem intimen Verhältnisse zu stehen. Meine Beobachtung in bezug auf diese Erscheinung bei *Chrysanthemum* wird unten kurz mitgeteilt werden. Bei solcher Untersuchung ist es nötig, ein ganz passendes Vergleichsstadium zu bestimmen. Für dieselbe wählten Gates (1909) und Tischler (1910) seinerzeit die Synapsis der Pollenmutterzellkerne. Aber es scheint mir die Diakinese derselben Kerne mehr günstiges Stadium für die Vergleichung der

Kerngrösse zu sein, weil die Synapsis, wie schon wohl bekannt, ein etwas lang dauerndes Stadium ist und während dieses Stadiums die Grösse des Kerns beträchtlich vergrössert wird. Also wurden die weiter unten angegebenen Messungen der Kerngrösse sämtlich an den Kernen im Diakinesenstadium vorgenommen.

Da die Kerngrösse nicht mit der Chromosomenzahl, sondern mit dem Gesamtvolum der Chromosomen in irgend einem Verhältnis zu stehen pflegt, weisen die Kerne, welche mit Chromosomen von derselben Zahl ausgestattet sind, auch oft einen entscheidenden Unterschied der Grösse auf. Textfig. 3, *a* und *b* zeigen die Diakinesenkerne von *Ch. lavandulaefolium* und *Ch. nipponicum*.



Textfig. 3. Diakinesenkerne von verschiedenen Chrysanthemen. *a. Ch. lavandulaefolium. b. Ch. nipponicum. c. Ch. Leucanthemum. d. Ch. morifolium. e. Ch. Decaisneanum. f. Ch. arcticum. (×2700)*

Diese beiden Arten haben, wie schon erwähnt, dieselbe Chromosomenzahl. Aber wegen des ausgezeichneten Unterschiedes des Gesamtvolumens der Chromosomen einen beträchtlichen Unterschied. Die zahlreichere Chromosomenzahl aufweisenden Kerne von anderen *Chrysanthemum*-Arten sind in Textfig. 3, *c-f* zur Abbildung gebracht.

Die Volumen dieser Kerne vergrössern sich Hand in Hand mit der Zunahme der Chromosomenzahl, weil hier die Zunahme der Chromosomenzahl auch von der Zunahme des Gesamtvolumens der Chromosomen begleitet ist. Aber von Anfang an steht es fest, dass ein regelmässiges numerisches Verhältnis unter den Kernvolumina dieser verschiedenen *Chrysanthemum*-Arten schwer zu entdecken ist, da die die niedrigste Chromosomenzahl aufweisenden *Chrysanthemum*-Arten, aus welchen die verschiedenen höhere Chromosomenzahl aufzuweisenden Arten abstammen können, bereits die Verschiedenheit der Kerngrösse aufweisen. Eine Angabe in bezug auf die Kerngrösse der zu meiner Untersuchung gezogenen *Chrysanthemum*-Arten wird unten durch eine Tabelle veranschaulicht. Die Durchmesser der Kerne sind hier in Teilstrichen des Ocularmikrometers angegeben. Der Abstand zwischen zwei Teilstrichen entspricht  $8/5 \mu$ .

Pflanzen-Name	Chromosomenzahl	Kern-Durchmesser	Radius <sup>3</sup>
<i>Ch. lavandulæfolium</i>	9	5.1	17.6
<i>Ch. roseum</i>	„	5.4	19.7
<i>Ch. japonicum</i>	„	6.0	29.0
<i>Ch. nipponicum</i>	„	6.0	27.0
<i>Ch. coronarium</i>	„	7.0	43.1
<i>Ch. carinatum</i>	„	7.0	43.1
<i>Ch. Leucanthemum</i>	18	7.3	50.7
<i>Ch. morifolium</i>	21	7.8	57.3
<i>Ch. Decaisneanum</i>	36	8.8	85.4
<i>Ch. arcticum</i>	45	9.9	125.0

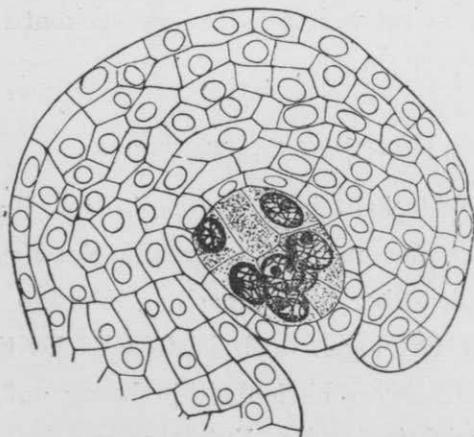
### 3. EMBRYOSACKMUTTERZELLE.

Während meiner Untersuchung von Pollenmutterzellen bei verschiedenen *Chrysanthemum*-Arten fiel es mir auf, dass einige Arten von ihnen durch die Mehrzelligkeit der Embryosackmutterzelle gekennzeichnet sind. Diesähnliches steht aber bei Kompositen nicht

vereinzelt. Und zwar sind beim *Chrysanthemum* schon drei Beispiele davon bekannt: bei *Ch. Leucanthemum* (Jönsson, 1880) *Ch. balsaminatum* (Ward, 1880) und *Ch. corymbosum* (Palm, 1914). Also scheint die Mehrzelligkeit der Embryosackmutterzelle eine grosse Verbreitung in dieser Gattung zu finden. Doch kann sie aber nicht als eine gemeinsame Eigenschaft von dieser Gattung betrachtet werden. Die unten stehende Tabelle zeigt nun deutlich, wie verschieden der Grad der Mehrzelligkeit der Embryosackmutterzelle bei *Chrysanthemum* sein kann.

Pflanzenname	Zahl d. E.M.Z. in dem. Nucellus	Durchschnitt derselben
<i>Ch. roseum</i>	10—5	7.3
<i>Ch. coronarium</i>	6—4	5.2
<i>Ch. carinatum</i>	7—3	5.1
<i>Ch. Leucanthemum</i>	4—2	3.2
<i>Ch. frutescens</i>	3—2	2.6
<i>Ch. arcticum</i>	2—1	1.1
<i>Ch. nipponicum</i>	1	1.0
<i>Ch. Decaisneanum</i>	1	1.0

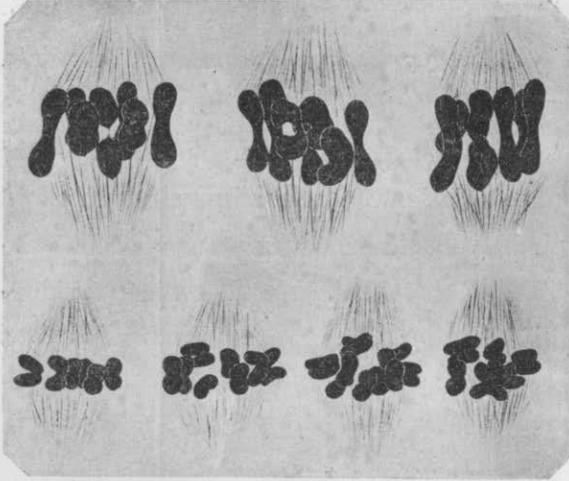
Wie die Tabelle zeigt, tritt die Mehrzelligkeit der Embryosackmutterzelle bei den im Garten kultivierten Arten besonders ausgeprägt hervor. Da kann man annehmen, dass eine Beziehung zwischen diesen beiden vorhanden sei.



Textfig. 4. Samenanlage von *Ch. roseum*.  
( $\times 500$ )

Die nebenstehende Figur 4 zeigt einen Längsschnitt der Samenanlage von *Chrysanthemum roseum*. Die im Centrum des Nucellus

Die nebenstehende Figur 4 zeigt einen Längsschnitt der Samenanlage von *Chrysanthemum roseum*. Die im Centrum des Nucellus



Textfig. 5. Hetero- und homöotypische Kernspindeln aus ein und demselben Nucellus von *Ch. roseum*. ( $\times 2000$ )

zwar entwickelt nach ihm *Chrysanthemum partheniifolium* den 16 kernigen Embryosack durch die zweimaligen Teilungen der in dieser Weise entstehenden vier Kerne. Unter diesen Umständen bietet die Untersuchung der weiteren Schritte in der Embryosackentwicklung von *Chrysanthemum roseum* ein grosses Interesse. Doch konnten wir leider bei diesem Falle, wegen des wirren Durcheinanders von mehreren Embryosäcken, keine weiteren Embryosackentwicklungen verfolgen.

#### 4. PROPHASE DER HETEROTYPISCHEN KERNTHEILUNG.

Hand in Hand mit den Fortschritten der genetischen Untersuchungen fühlen wir jetzt von neuem eine dringende Notwendigkeit der genaueren Kenntnisse über die einzelnen Punkte der Reduktionsteilung. Unter den Cytologen doch besteht es heutigen Tages noch eine gewisse Meinungsverschiedenheit in bezug auf die einigen Punkte, wovon der wichtigste die Entstehungsweise der Gemini bei der Prophase der heterotypischen Prophase ist. Vor

liegenden, grosskernigen Zellen sind sämtlich Embryosackmutterzellen. Noch merkwürdiger ist es, dass bei dieser Pflanze bei den meiotischen Mitosen keine Zellwandbildung stattfindet. Diesähnliche Erscheinung ist von Palm neulich bei einigen Kompositen beschrieben worden (Palm, 1914). Und

allem behaupten einerseits Farmer und Moore die Faltungstheorie, während andererseits Strasburger, Gregoire u. a. die Spaltungstheorie aufzustellen versuchen.

Die Pollenmutterzellen von einigen *Chrysanthemum*-Arten führen uns bedeutend klare Bilder von Reduktionsteilung vor. Sie scheinen mir übrigens dem von den bisher beschriebenen etwas abweichenden Schema zu gehören und ein Licht auf dieses schwierige Problem zu werfen.

Als das Hauptuntersuchungsmaterial wählte ich *Chrysanthemum coronarium*. Die zwölf Figuren von Taf. 1 stellen die aufeinanderfolgenden Stadien der heterotypischen Prophase in den Pollenmutterzellen von diesem Gewächse dar. Auf die Veröffentlichung der übrigen Figuren der hetero- und der homöotypischen Kernteilung verzichte ich bei diesem Falle sämtlich, da sie nichts Besonderes darzubieten scheinen. Die im folgenden gegebenen Beschreibungen beziehen sich auch ausschliesslich auf die Vorgänge in der Prophase der heterotypischen Kernteilung.

Fig. 1 zeigt einen Kern, der sich jetzt im Ruhestadium befindet. Wie bei den meisten Monocotylen liegt eine grosse Anzahl von Chromatinkörnchen gedrängt vor; sie stimmen in ihrer Grösse nicht überein. In solchem Kerne können wir keine Fadenstruktur erblicken. Es giebt ein, zwei oder noch mehr Kernkörperchen im Kernraum. Inzwischen scheint ihre gegenseitige Verschmelzung beim ersten Eintritt des Teilungsvorgangs stattzufinden: in den in Prophase der heterotypischen Mitose befindlichen Kernen finden wir durchweg, abgesehen von den seltenen Fällen, nur einzigen Nucleolus vor. Dabei jedoch erfahren die Chromatinkörnchen eine Retardierung an ihrer Grösse, vielleicht durch die Zergliederung in die kleineren Teilchen und werden an den unterdessen im Kernraum scharf aufgetretenen Kernfäden gleichmässig verteilt. Die Fäden

sind zunächst sehr zart; ihre Einzelheiten sind aber nur bei den besonders begünstigten Präparaten deutlich zu beobachten. Fig. 2 zeigt einen Kern in solcher Entwicklungsstufe, wo sich die Innenstruktur mit besonderer Klarheit wahrnehmen lässt. Die in dem Kernraum herum durchlaufenden Fäden bieten uns eine Parallelanordnung in einer ausgeprägten Weise. Bekanntlich wurde dies-ähnliche Erscheinung schon wiederholt entdeckt und von einer Reihe Autoren als die parallele Anordnung von den homologen d.i. väterlichen und mütterlichen Kernfäden gedacht. Es scheint mir auch hier keine andere Auffassung zulässig zu sein.

Inzwischen geht der Kern auf Synapsisstadium über. Die aufeinanderfolgenden Stufen dieses etwas lange andauernden Stadiums sind in Fig. 3-6 abgebildet. Der Fadenparallelismus ist diese Stufen hindurch sehr deutlich wahrnehmbar. Im Einklang mit dem Fortschreiten des Teilungsvorgangs nimmt der Faden in seiner Tinktionsfähigkeit und Dickigkeit mehr und mehr zu. Und schliesslich am Ende dieses Stadiums kommt schon merkwürdigerweise die frühzeitige Längsspaltung des Kernfadens vor.

Die meisten Anhänger der Faltungstheorie nehmen keine paarige Anordnung der homologen Fäden in der frühesten Prophase der heterotypischen Kernteilung an. Die von den Anhängern der Spaltungstheorie als solche angenommenen Doppelfäden sind von ihnen als die Längsspaltung für die homöotypische Kernteilung gedacht worden. Sowohl die Längsspaltung als auch die Parallelanordnung der Kernfadens werden aber bei diesem Falle in demselben Stadium gleichzeitig beobachtet. So kann man nicht umhin, die Existenz dieser beiden Erscheinungen im frühesten Stadium der heterotypischen Kernteilung zu behaupten.

Im nächsten Knäuelstadium wird die Längsspaltung immer deutlicher (Fig. 7), während die zuerst genannte parallele Anord-

nung des Kernfadens, eine grosse Verwirrung erfährt und schon in ‚second contraction‘ Stadium schwer wahrnehmbar ist.

Da die Kernfadenschenkel, welche zunächst parallel angebracht worden sind, schliesslich gegenseitig nicht verschmelzen, fühlen wir uns genötigt zu behaupten, dass der Kernfaden in Knäuelstadium und darauffolgenden Stadien seiner Natur nach einfach ist und durch die ‚Ende zu Ende‘ Verbindung der Fadensegmente d. i. Chromosomen ausgebildet ist.

Dann trennen sich die bisdahin einen kontinuierlichen Faden bildenden Fadensegmente voneinander ab. Durch die Verklebung ihrer eigenen freien Enden werden sie meistens schlingenförmig. Die Spiraldrehung lässt sich bei ihnen auch oft sehr schön ersehen.

Zur letzten Zeit haben Morgan und seine Schüler, auf die prachtvollen Ergebnisse ihrer geistreichen Versuche gestützt, eine Theorie über die Spiraldrehung des Kernfadens aufgestellt. Ob die bei *Chrysanthemum coronarium* vor sich gehenden Vorgänge zugunsten dieser Theorie stehen oder nicht, davon eine bestimmte Vorstellung hier zu geben bin ich nicht imstande. Jedoch wäre an dieser Stelle nur hinzufügen, dass bei *Chrysanthemum coronarium* die seitliche Berührung der homologen Fadensegmente nicht in Synapsis, sondern erst in ‚second contraction‘ Stadium vorkommt, also irgend eine Wechselbeziehung zwischen den Fadensegmenten, wenn es gebe, ja auch in diesem Stadium ausgeführt werden müsste.

Ehe dieses Kapitel abgeschlossen wird, möchte ich es nicht unterlassen, der somatischen Kernteilung von *Chrysanthemum* einige Worte zu widmen. Um den Vergleich mit den meiotischen Phasen zu ermöglichen, habe ich jene an den Wurzelspitzen von *Ch. coronarium* studiert.

Selbstverständlich zeigt die somatische Kernplatte von dieser Pflanze 18 Chromosomen an (Taf. II, Fig. 7, 8.) Im nächsten Stadium weichen die Längshäften des einzelnen Chromosoms auseinander in der gewohnten Weise und bewegen sich nach den entgegengesetzten Polen zu (Taf. III, Fig. 9.) Inzwischen kommt die Längsspaltung der zu Pol gelangten Chromosomen scharf zum Vorschein (Taf. II, Fig. 11.) Diesähnliche Erscheinung ist in der letzten Zeit an den verschiedenen Pflanzen schon wiederholt gefunden worden, z. B. bei *Galtonia* (Digby, 1910), *Vicia* (Fraser und Snell, 1911) und *Cardiocrinum* (Takamine, 1915).

Beim nächsten Eintritt der Kernteilung treten wieder die paarweise angeordneten Chromatinkörner hervor (Taf. II, Fig. 3.) Diese Anordnung deutet aber nicht die Paarung der homologen Elemente an, sondern die Längsspaltung der einzelnen Elemente. In dieser Hinsicht scheint mir die Prophase der somatischen Kernteilung von der der heterotypischen scharf abzuweichen. Die Körnchen verkleben sich dann untereinander, um eine Anzahl Doppelfäden auszubilden (Taf. II, Fig. 4.) Das Doppeltsein des Fadens wird aber zeitlich undeutlich in der etwa mittleren Stufe des Knäuelstadiums. Zu erinnern wäre hier die entsprechende Erscheinung der meiotischen Kernteilung. Die in dem früheren Knäuelstadium der heterotypischen Teilung scharf hervorgetretene Längsspaltung des Kernfadens macht einen Rückschritt in dem ‚second contraction‘ Stadium. Die Längsspaltung ist bei der Metaphase dieser Teilung sehr schwer zu bemerken, während sie wieder bei der Prophase der homöotypischen Kernteilung ganz deutlich wahrgenommen wird.

Diese Beobachtungen führen uns zu der Überzeugung, dass die heterotypische Kernteilung ein in der Prophase der homöotypischen Kernteilung eingeschalteter Vorgang ist.

## 5. TETRADENTEILUNG DER POLLENMUTTERZELLE.

In den cytologischen Arbeiten sind Tetradenteilung und Reduktionsteilung bis jetzt öfters in demselben Sinne gebraucht worden. Im vorliegenden Aufsatz will ich aber die Tetradenteilung als eine gleich auf die Reduktionsteilung folgende Zellteilung definieren.

Hinsichtlich der Tetradenteilung der Pollen- bzw. Sporenmutterzelle kann man im gesamten Pflanzenreich überhaupt verschiedene Typen unterscheiden. Bei dem einen, der bei Dicotyledonen ganz verbreitet vorzukommen pflegt und am besten als der Dicotyledonen-Typus zu bezeichnen ist, wird die Zellwandbildung der Tetradenteilung ausschliesslich mittelst der unter den durch die Reduktionsteilung herbeigeführten vier freien Kernen eingelegten Zellplatten ausgeführt. Nicht nur bei Dicotyledonen, sondern auch bei Gymnospermen und Pteridophyten kommt fast ausschliesslich dieser Typus der Tetradenteilung vor.

Bei der Tetradenteilung der Pollenmutterzellen von den meisten Monocotyledonen wird die erste Scheidewand schon gleich nach der heterotypischen Kernteilung ausgebildet. Also gehen die homöotypischen Kernteilungen in den getrennten Zellen vor sich. Die zweite Scheidewandbildung kommt nach dieser Teilung vor. Diese zweimaligen Scheidewandbildungen lassen sich, wie bei dem ersten Typus, auch mittelst der Ausbildung der Zellplatten ausführen. Dieser Typus der Tetradenteilung wird im folgenden als der Monocotyledonen-Typus bezeichnet. Die Tetradenteilung bei den meisten Moosen wird auch nach diesem Typus vollzogen.

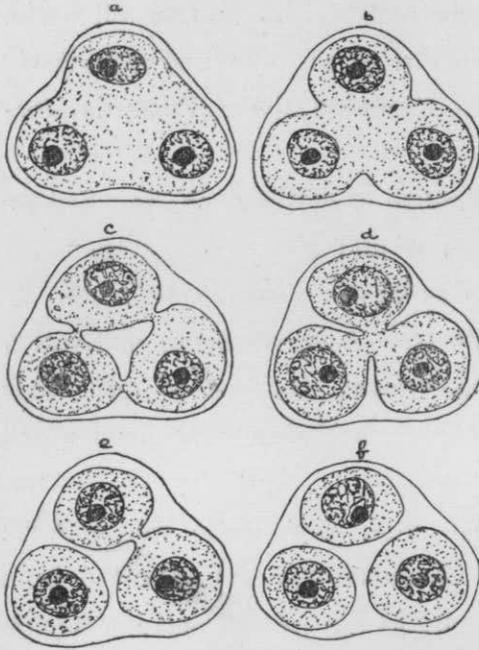
Bei dem dritten Typus, welcher bei der Tetrasporenbildung der Rhodophyceen vorhanden ist und infolgedessen Rhodophyceen-Typus genannt werden kann, wird die Scheidewand der Sporenmutterzellen, im Gegensatz zu den vorigen zwei Typen, nicht

mittelst der Zellplattenbildung eingeschaltet. Am Anfang der Tetradenteilung dieser Zellen sieht man an vier untereinander tetraedrisch angeordneten Stellen kleine Wucherung der Zellwand. Diese Gebilde wachsen mehr und mehr nach dem Centrum der Zelle zu, um dort mit einander zu verschmelzen und die Zelle in vier getrennten Zellen d. i. Tetrasporen zu klüften.

Eigentümlicherweise findet man diesähnlichen Typus der Tetradenteilung bei einigen Dicotyledonen, Z. B. *Magnolia* (Guignard, 1808; Andrew, 1902) und *Anona* (Samuelson, 1914). Die Zellwandbildung bei der Tetradenteilung der Pollenmutterzellen von diesen Pflanzen wird auch ohne Begleitung von der Zellplattenbildung ausgeführt. Aber wie bei den Monocotyledonen kommt die erste Scheidewand schon gleich nach dem Ende der heterotypischen Kernteilung zu Tage. Diesen Typus der Tetradenteilung vermochte ich auch bei *Magnolia conspicua* zu bestätigen.

Bekanntlich ähnelt auch die Tetradenteilung der Jungermaniales der der Rhodophyceen. Nämlich unterscheiden sich die Sporenmutterzellen von Jungermaniales von den der anderen Bryophyten dadurch, dass die Zerklüftung des Zelleibes schon lange vor dem Eintreten in die Reduktionsteilung ausgeführt wird. Die Zellwandbildung bei diesem Vorgang wird natürlich nach dem Rhodophyceen-Typus stattfinden. Die Zerklüftung aber unterbleibt in einer bestimmten Zeit der Entwicklung, um in Centralstelle der Sporenmutterzelle einen kleinen Raum zurückzubehalten, wo in den späteren Zeit die Reduktionsteilung vor sich geht. Die nach dem Ende der Reduktionsteilung vor sich gehende Zellwandbildung geschieht aber ganz nach dem Monocotyledonen-Typus.

Im Laufe meiner Untersuchung über die Pollenmutterzellen von verschiedenen Chrysanthenen fiel es mir auf, dass diese Zellen ganz rein nach dem Rhodophyceen-Typus ihre Tetradenteilung aus-



Textfig. 6. Tetradenteilung der Pollenmutterzellen von *Chrysanthemum*.

zuführen pflegen. Dies ist in den nebenstehenden Figuren halb schematisch vergegenwärtigt worden. Die zur Untersuchung gezogenen allerlei Arten der Chrysanthemen führen ihre Tetradenteilung der Pollenmutterzellen sämtlich nach diesem Typus aus.

Es gelang mir merkwürdigerweise denselben Typus der Tetradenteilung auch bei einigen anderen Gattungen von Kompositen und einigen sonstigen Familien zu bestätigen. Diesem Zustande nach zu

urteilen, scheint mir dieser Typus der Tetradenteilung unter den Dicotyledonen etwas weit verbreitet zu existieren. Die ausführliche Behandlung von diesem Problem wird dem anderem Orte vorbehalten.

#### 6. SHASTA DAISY.

„Shasta Daisy“ ist eine Bastardpflanze, welche Luther Burbank vor Zeiten durch die Kreuzungen von verschiedenen *Chrysanthemum*-Arten erzielt hat. Infolge der Schönheit der Blüte sowie auch der Leichtigkeit der Kultur ist diese Pflanze jetzt fast auf der ganzen Welt verbreitet.

Wie bei dem Falle von anderen Bastarden giebt es auch viele Varietäten von dieser Pflanze, wovon einige seit etlichen Jahren auch in unsrem Lande auch eingeführt wurden. Ehe ich zur Be-

schreibung meiner Untersuchung betreffs der Reduktionsteilung in einer von diesen Varietäten komme, wird es nicht unzüweckmässig sein, einige Bemerkungen über die Herkunft dieser Bastards voranzuschicken.

In dieser Hinsicht bringt das neulich erschienene Werk „Luther Burbank; His Method and Discoveries and their Application“ uns eine dankenswerte Nachricht. Es sagt:—

„The first few seasons of its (*Ch. Leucanthemum*) cultivation made no notable change of its appearance, nor indeed until after I had given it a new impetus by hybridizing it with an allied species.

„The plant with which the cross was made was a much larger and more robust species of daisy which I imported from Europe, which it is known colloquially as the ox-eye daisy, although the botanist gives it a distinct name, in recognition of its dissimilar appearance, calling it *Ch. maximum*. There is another continental daisy, by some botanists considered as a distinct species and named *Ch. lacustre* which is closely similar to the British species (*Ch. maximum*) and of this seeds were secured from a German firm.

„The cross was made first with the English daisy (*Ch. maximum*) by taking pollen from this flower to fertilize the best specimens of the American daisy (*Ch. Leucanthemum*)

„When the seeds thus produced were sown next season and the plants came to blooming time, it was at once evident that there was marked improvement.

„Further improvement was attempted by crossing the hybrid plant with the German daisy just referred to. A slight improvement was noticed but the changes were not very marked.

„In a meantime, I learned of an Asiatic daisy known to

botanist as *Ch. nipponicum* and I obtained the seeds of this plant from Japan. This Japanese daisy was in most respect inferior to the original American ox-eye with which these experiments had started. It is a rather coarse plant, with objectionable leafy stalk, and a flower, so small and inconspicuous that it would attract little attention and would scarcely be regarded by any one as a desirable acquisition for the garden.

„I crossed the best of my hybrid daisies with the pollen from the flowers of their Japanese cousin.

„After the five or six years' selection, at last the really wonderful flower that was since become known to all the world as the Shasta Daisy was produced.“

Diëser Beschreibung nach wurden vier Arten von *Chrysanthemum* zu diesem Experiment angewandt, d. i. *Ch. Leucanthemum*, *Ch. maximum*, *Ch. lacustre*, *Ch. nipponicum*. Was die letzt genannte Pflanze betrifft, kann aber darüber ein gewisser Zweifel herrschen. Die oben zitierten Beschreibungen über diese Pflanze scheinen in der Tat nicht mit der wahren Beschaffenheit dieser Pflanze übereinzustimmen. Zum Beispiele über die Blüten schreibt es: „Flowers so small and inconspicuous that it would attract little attention.“ Doch hat das Köpfchen von *Ch. nipponicum* die grösste Dimension unter den japanischen *Chrysanthemum*-Arten. Also bin ich fest überzeugt, dass die Pflanze aus Japan, welche Luther Burbank bei der Herstellung von Shasta Daisy seiner Zeit angewandt hat, nicht *Ch. nipponicum* sein wird. Dann ist es ein dringendes Problem nach einer anderen Pflanze umzusehen, welche allem Anschein nach dem zur Burbanks Verfügung gestellten Gewächse entsprechen könnte. In dieser Hinsicht ist *Ch. arcticum* eine Aufmerksamkeit erregende Pflanze. Das ganze Aussehen von dieser Pflanze ähnelt dem von *Ch. Leucanthemum*, sowie auch dem von *Ch. maximum*

in einem solchen Grade, dass man mit Burlank sie richtig als ‚Japanese Daisy‘ nennen dürfte. Die oben hervorgehobene Beschreibung über Burkanks ‚Japanese Daisy‘ stimmt mit den Eigenschaften von diesem Pflänzchen genau überein. Mit voller Wahrscheinlichkeit kann man also annehmen, dass die Pflanze aus Japan, welche an der Ausbildung von Shasta Daisy teilgenommen hat, *Ch. arcticum* sei.

Soweit habe ich über die Entstehung von Shasta Daisy gesprochen. Nun gehe ich auf die Beschreibung der Reduktionskernteilung in den Pollenmutterzellen von dieser Pflanze über. Sie hat einen sehr grossen Kern. Das Ruhestadium von diesem Kerne zeigt eine feinkörnige Struktur. Die als Prochromosomen anzusehenden Gebilde lassen sich bei dieser Pflanze auch nicht wahrnehmen. In der Prophase der heterotypischen Kernteilung liegt das gewöhnliche Synapsisstadium vor (Fig. 1. Taf. III.) Die Parallelanordnung der Fäden, welche wir bei *Ch. coronarium* deutlich wahrnehmen können, kann aber hier nicht so deutlich beobachtet werden. Dies rührt wahrscheinlich von der schwächeren Anziehungskraft der Kernfäden von dieser Pflanze her. Die Längsspaltung des Fadens ist schon in der Spätsynapsis sichtbar. Darauf folgt das Knäuelstadium. Der lange kontinuierliche Faden läuft den ganzen Kernraum hin und her durch. Wie die Figuren von Taf. III. zeigen, ist der Faden in der Prophase der heterotypischen Kernteilung von dieser Pflanze ganz gleichdickig ausgebildet. Dies sollte einen grossen Rückhalt an der Annahme geben, dass der Kernfaden der heterotypischen Prophase von dieser Pflanze univalent sei, weil wir wie unten beschreiben, neben den gepaarten Chromosomen noch eine Anzahl ungepaarte Chromosomen vor uns haben. Rosenberg (1909) hat bei seiner Untersuchung an den *Drosera*-Hybriden das Augenmerk auch auf diesen Punkt gerichtet.

Doch gelang es ihm nicht, zu einem bestimmten Resultate zu kommen. Bei der Spät-Diakinese konnte man die Spaltungslinie nicht mehr ersehen. Fig. 5 Taf. III. zeigt eine Seitenansicht der heterotypischen Kernplatte, wo man einen deutlichen Unterschied an Grösse und Forme der Chromosomen wahrnehmen kann. Der Form und Grösse nach dürfte man glauben, dass ein nicht zu kleiner Anteil von diesen Chromosomen univalent sei. Für die Polansicht derselben Kernplatte verweise ich auf Fig. 4, Taf. III. Die Zählung der Chromosomen geschah wie gewöhnlich bei solcher wiederholten Besichtigung der Kernplatte. Die Zählung der Chromosomen ist hier jedoch einer Schwankung zwischen 80–90 unterworfen. Die ähnliche Schwankung der Chromosomenzahl kommt auch bei der homöotypischen Kernteilung vor (Fig. 6, Taf. III.). Die Zahl schwankt hier aber zwischen 60–70. Wenn man die durchschnittlichen Zahlen der Chromosomen in der hetero- und der homöotypischen Kernteilung als 85 und 65 annimmt, lässt sich dann der folgende Schluss daraus ziehen, dass von 85 Chromosomen der heterotypischen Kernplatte 45 bivalent und 40 monovalent seien. Das erinnert uns an dieser Stelle an die Chromosomenzahl von *Ch. arcticum*, einer Pflanze, welche meiner Ansicht nach zur Ausbildung von diesem Bastard benutzt sein dürfte.

Das Verhalten der Chromosomen bei heterotypischen Metaphase von den Bastardwesen ist von verschiedenen Forschern schon wiederholt untersucht worden. Beim Bastarde zwischen *Drosera longifolia* mit 20 kleineren Chromosomen und *Drosera rotundifolia* mit 10 grösseren Chromosomen liegen nach Rosenbergs Untersuchung auch bei der heterotypischen Metaphase in den Pollenmutterzellen bivalente und univalente Chromosomen nebeneinander vor.

Bei den *Oenothera*-Hybriden behauptet Gates (1909, 1915), dass zwischen den 7 Chromosomen von *Oe. lata* und 14 von *Oe.*

*gigas* keine Konjugation stattfindet; diese 21 Chromosomen verteilen sich in der heterotypischen Anaphase so, dass 10 auf den einen 11 auf den anderen Pol kommen. Geerts (1911) dagegen hat gezeigt, dass die heterotypische Kernplatte des genannten Bastards 7 bivalente und 7 univalente Chromosomen aufweise, indem also die 7 *lata*- mit 7 *gigas*-Chromosomen konjugieren.

Anzuführen wäre noch ein Fall von der zoologischen Seite. Das Verhalten der Chromosomen bei der heterotypischen Metaphase des Bastards zwischen *Pygæra*-Arten ist nach Federley (1913) sehr eigentümlich. Er schreibt: „In der Prophase der ersten Reifungsteilung kommt entweder gar keine Konjugation der artfremden Chromosomen vor oder eine solche von einzelnen Chromosomenpaaren. Im ersten Falle gehen alle Chromosomen selbständig in die Kernspindel ein, welche also die diploide Chromosomenzahl aufweist. Die Chromosomen teilen sich alle äquationell. Eine Chromosomenreduktion findet also nicht statt. Werden dagegen diejenigen Fälle, in welchen eine Konjugation zwischen einzelnen Chromosomenpaaren geschieht, mit in Betracht gezogen, so ist die erste Reifungsteilung eine kombinierte Äquations- und Reduktionsteilung.“

Federleys Ergebniss weicht entschieden von dem erst genannten Fall von *Drosera*-Bastard darin ab, dass die ungepaarten Chromosomen bei der heterotypischen Kernplatte nicht als ganzes zu dem einen oder anderen Pole gezogen werden, sondern wie gewöhnliche somatische Kernteilung längsgespaltet und jede Hälfte an jedem Pole verteilt werden. Da wir die Chromosomenzahlen von allen zur Bastardierung von Shasta Daisy benutzten Pflanzen nicht kennen, kann das Nähere über das Chromosomenverhalten bei der Reduktionskernplatte von Shasta Daisy leider nicht diskutiert werden. Doch scheint es mir die Reduktionskernplatte von diesem Bastarde eine grosse Gemeinsamkeit mit der von *Drosera*-Bastard zu zeigen.

Wie bekannt, kommen die Anomalien der Pollenentwicklung häufig bei den Bastardpflanzen vor. Die Unregelmässigkeit der Tetradenteilung tritt aber bei Shasta Daisy nicht so deutlich zu Tage. Fast alle Chromosomen werden zu dem einen oder dem anderen Pole gezogen. Die Pollenmutterzelle wird in der Regel in der vier normal aussehende Pollenkörner zerteilt. Doch kann man bei diesem Falle auch gewisse Verschiedenheit der Grösse von Pollenkörnern bemerken.

Zum Schluss dieses Abschnittes möchte ich in grösster Kürze meine Beobachtungen bezüglich des japanischen Garten-Chrysanthemums und *Ch. frutescens* beschreiben.

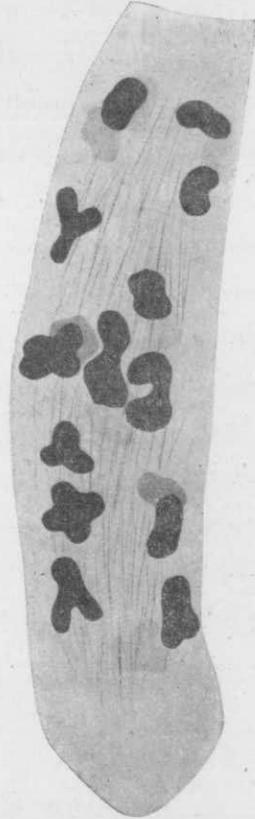
Seit langen Jahren wird es gesagt, dass die jetzigen zahlreichen sogenannten japanischen Garten-Chrysanthemen von einer in Asien wild-wachsenden *Chrysanthemum*-Art, *Ch. morifolium* (*Ch. chinensis*) abstammten seien. Den Beweis hierfür bringt uns in erster Linie das Aussehen vieler japanischen Garten-Chrysanthemen, welche mit dem von *Ch. morifolium* eine ausgeprägte Ähnlichkeit aufzuweisen pflegten. Ferner kann hier der zweite Beweis von der cytologischen Seite geführt werden.

Um die Chromosomenzahl von den japanischen Garten-Chrysanthemen zu untersuchen, fixierte ich die zahlreichen Köpfchen von verschiedenen Gartenvarietäten. Aber die Fixierung fiel meist ganz schlecht aus. Doch kann das folgende hier mit Bestimmtheit angegeben werden, dass die vielen Varietäten von japanischen Garten-Chrysanthemen meiner Forschung nach dieselbe Chromosomenzahl mit *Ch. morifolium* besitzen.<sup>1)</sup>

---

1) Es giebt auch die anderen, welche mehr als 27 Chromosomenzahl besitzen. Zum Beispiele hat die eine Art als die reduzierte Chromosomenzahl 36 aufzuweisen. Diese Tatsache scheint es mir zu verraten, dass eine Anzahl Arten von *Ch. Decaisneanum* abstammten sein und auch die anderen durch die Kreuzungen zwischen den Arten mit 27 und 36 Chromosomen ausgebildet sein sollten.

*Chrysanthemum frutescens* ist auch eine ganz verbreitete Gartenpflanze. Bei dieser Pflanze geht die meiotische Kernteilung so unregelmässig vor sich, dass die hetero- und die homöotypische Kernplatte in Bezug auf die Embryosack- und Pollenmutterzelle in der Tat kaum eine entscheidende Bestimmung der Chromosomenzahl zulassen. Die nebenstehende Textfig. 7 zeigt die Seitenansicht der heterotypischen Kernspindel in einer Embryosackmutterzelle von dieser Pflanze. Dort sieht man eine ausserordentlich lang, ausgedehnte Spindel, in welcher etwa zwanzig Chromosomen ordnungslos zerstreut liegen. Da in der meiotischen Kernplatte der Pollenmutterzellen noch niedrigere Chromosomenzahl stets gefunden wird, müssten einige von diesen zahlreichen Chromosomen in der Spindel der Embryosackmutterzelle als univalent gedacht werden. Ich habe vergebens noch die Chromosomenzahl von dieser Pflanze bei den somatischen Kernplatten zu bestimmen gesucht.



Textfig. 7. Seitenansicht der heterotypischen Kernspindel in der Embryosackmutterzelle von *Chrysanthemum frutescens*.

( $\times 2700$ )

### III. Erigeron.

#### 1. PARTHENOGENESIS bei *Erigeron annuus* Pers.

Die Bezeichnung Parthenogenesis ist heute noch von mehreren Forschern nicht immer in übereinstimmenden Sinne gefasst worden

Im folgenden wollen wir unter dieser Bezeichnung eine ungeschlechtliche Entstehung eines Sporophyten aus dem Ei verstehen, dessen Chromosomenzahl je nach dem Falle diploid oder haploid sein kann.

Diese Erscheinung war schon in ganz früherer Zeit bei Tier- und Pflanzenreich ziemlich wohl bekannt. Aber bei den Blütenpflanzen, wenn auch das Vorkommen hier und da schon lange behauptet worden war, hatten wir keinen unzweifelhaften Fall bis zum Ende des letzten Jahrhunderts. Doch lieferte schliesslich die im Jahre 1900 erschiene bekannte Arbeit von Juel über die Parthenogenesis bei *Antennaria alpina* den Ausgangspunkt für die Untersuchung über dieses interessante Problem. Viele wichtigste Arbeiten folgten ihr auf dem Fusse hinter einander. Indessen ist die Zahl der Pflanzen, bei welchen die Parthenogenesis sicherlich nachgewiesen worden ist, jetzt noch sehr niedrig. Solche Pflanzen sind in den verschiedenen Familien verteilt. Aber bemerkenswerter Weise ist der grosse Teil von ihnen in den Kompositen zu finden, nämlich;—

*Saururaceæ*

*Houttuynia* (Shibata u. Miyake, 1908)

*Urticaceæ*

*Elatostema* (Strasburger, 1910)

*Ranunculaceæ*

*Thalictrum* (Overton, 1904)

*Rosaceæ*

*Alchimilla* (Murbeck, 1901; Strasburger, 1905)

*Thymeläaceæ*

*Wikstroemia* (Winkler, 1906; Strasburger, 1909)

*Kompositæ*

*Antennaria* (Juel, 1900)

*Taraxacum* (Juel, 1905)

*Hieracium* (Rosenberg, 1907)

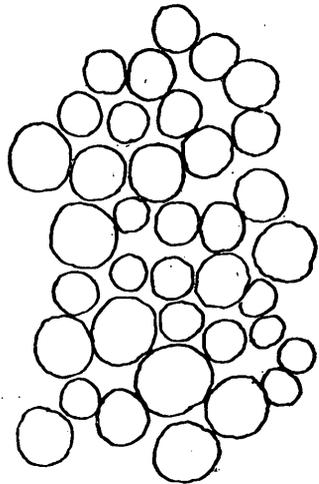
*Chondrilla* (Rosenberg, 1912)

*Eupatorium* (Holmgren, 1916)

*Erigeron annuus* Pers. ist eine Pflanze von erstaunlicher Verbreitung. Es ist um dreissig Jahre her, seit diese Pflanze zuerst in Japan eingeführt worden ist. Gegenwärtig wurde sie aber eins von den gemeinsten Unkräutern mindestens in den Umgebungen von Tokio, wo die ausgedehnten Plätze oft fast nur von dieser Pflanze wuchern. Die Blütezeit von diesem Gewächse ist ziemlich lang, dauert vom Frühsommer bis zum Spätherbst. Das Köpfchen, etwa 1.6 cm im Durchmesser, besteht aus Scheiben- und Randblüten. Die letzteren sind weissfarbig. Ungeachtet des Vorkommnis der Parthenogenesis ist die Samensetz bei dieser Pflanze sehr reichlich.

Die Reduktionskernteilung und Tetradenteilung in den Pollenmutterzellen gehen in etwas abnormaler Weise vor sich, wie bei den Fällen von anderen parthenogenetischen Pflanzen. Diese Zellen teilen sich in zwei, drei oder mehr. In Zusammenhang damit ist die Grösse der Pollenkörner verschiedenartig; die riesigen und winzigen Pollenkörner befinden sich im bunten Gemisch in demselben Pollensacke (Textfig. 8).

Diesähnliche Erscheinung ist wiederholt bei anderen parthenogenetischen Pflanzen beschrieben worden. Die feineren Vorgänge der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen sind in Fig. 1-7 Taf. IV. zur Darstellung gebracht. Fig. 1 zeigt die früeste Prophase der



Textfig. 8. Pollenkörner von *E. annuus*. ( $\times 400$ .)

heterotypischen Kernteilung. Die paarweise Anordnung der feineren Kernfäden ist klar sichtbar. Dieselbe Anordnung ist in Synapsis sowie auch in Spirem deutlich zu ersehen. Und die wirkliche Längsspaltung des Kernfadens ist wie bei *Ch. coronarium* ja auch schon in Synapsis-Stadium bemerkbar (Fig. 2).

Fig. 4 Taf. IV zeigt einen Kern in Diakinesis. Die Zählung der Gemini ist etwas schwierig, nicht nur bei diesem Stadium, sondern auch bei der darauf folgenden Metaphase. Dies rührt von der unregelmässigen Anordnung der Gemini bei dieser Teilung her. Die Pol- und Seitenansicht der Kernplatte sind in Fig. 5 u. 6 Taf. IV vergegenwärtigt worden. Wie diese Figur zeigt, giebt es deutlichen Unterschied unter den Grössen und Gestalten der Gemini. Über die somatische Chromosomenzahl von dieser Pflanze ist aber leicht ein bestimmter Schluss an deren Wurzelspitzen zu ziehen. Fig. 8 Taf. IV veranschaulichen die Polansichten der Kernplatten von dieser Teilung. Dort kann man ohne weiteres 26 Chromosomen abzählen.

Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, dass die Chromosomen bei dieser Platten paarweise sich deutlich anzuordnen pflegen. Diese Erscheinung wurde schon mehrfach an den normal geschlechtlichen Pflanzen beobachtet und neulich auch an einer parthenogenetischen Pflanze, *Elatostema sessile*, von Strasbourger (1910) entdeckt. Hierüber schreibt er folgendermassen:—

„Die Chromosomenpaare der Kerne solcher apogamen Pflanzen, wie *Elatostema sessile*, müssen von den homologen Chromosomen der Ureltern abgeleitet werden, so weit der sexuelle Vorgang, der sie zusammenführt, phylogenetisch auch zurückliegen mag. In den Vegetationspunkten einer 5000 Jahre alten *Sequoia gigantea* würden die homologen Chromosomen in solchen Paaren auch nicht eben jungen Ursprungs sein.“

Bei den parthenogenetischen Pflanzen wird die homöotypische Kernteilung der Pollenmutterzellen öfters vernachlässigt. Aber bei *Erigeron annuus* findet man diesen Vorgang in den meisten Pollenmutterzellen. Jedoch geht diese Teilung auch wie bei der heterotypischen Teilung in etwas unregelmässiger Weise vor sich. Die durch diese Teilung in einer Zelle entstehenden Kerne sind in der Zahl nicht konstant; sie kann drei, vier, fünf oder mehr sein.

Die fertigen Pollenkörner haben nur einen Kern, während die normal-geschlechtlichen *Erigeron*-Arten zwei Kerne enthalten, wie bei den meisten Fällen der Dicotyledonen.

Nun will ich auf Schilderung über die Embryosackentwicklung bei *Erigeron annuus* übergehen. Der jugendliche Nucellarhöcker zeigt in seinem Centrum eine grosskernige Archespore. Die die Archespore umgebende Nucellarschicht ist nur einzellig. Ohne Ablagerung von Schichtzelle wird die Archespore direkt zur Embryosackmutterzelle. Der Kern dieser Zelle geht inzwischen zum Vorbereitungsstadium für die Reduktionsteilung über. Die feineren Kernfäden reihen sich deutlich an einander, wie bei den Pollenmutterzellkernen (Fig. 9, Taf. IV). In Synapsis und Spirem kann man kein die Ausschaltung der Reduktionsteilung andeutendes Anzeichen beobachten. Die homologen Kernfedenschenkel kommen für immer nicht zur engeren Berührung. Indessen kann diese Erscheinung auch bei den geschlechtlichen Pflanzen ersehen werden.

Die Vernachlässigung der Reduktionskernteilung bei den parthenogenetischen Pflanzen kommt in verschiedenem Grade vor. Die neueren Untersuchungen zeigten, dass bei einigen Fällen die Synapsis selbst nicht mehr beobachtet werden. Die meisten parthenogenetischen Pflanzen führen aber wenigstens die Synapsis aus; und an diese Erscheinung ist die grosse Bedeutung von einigen Forschern verknüpft worden. Aber heute noch haben wir

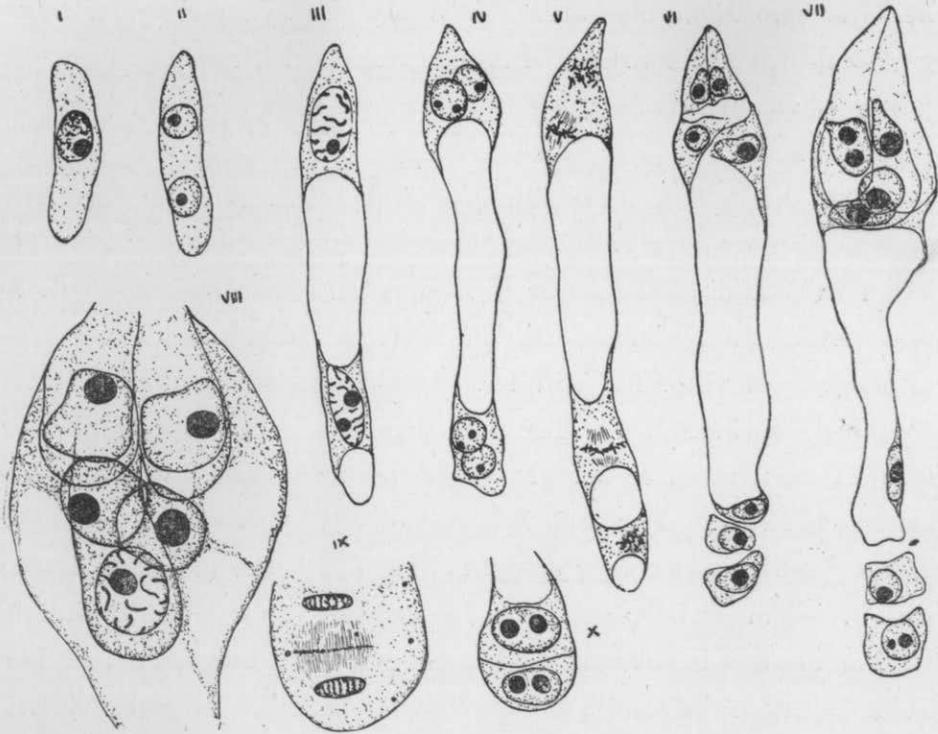
keine sichere Kenntniss über das Wesen der Synapsis von normalgeschlechtlichen Pflanzen. Die eingehende Diskussion über die Synapsis von parthenogenetischen Pflanzen sollte also auch dahin gestellt bleiben.

Erst im späteren Diakinesenstadium tritt ein die Parthenogenesis hindeutendes Anzeichen deutlich zum Vorschein. Die bis dahin zu Gemini gepaarten Chromosomen entfernen sich auseinander und verteilen sich gleichmässig an die Kernwandung. Ich verweise hierfür auf die Fig. 13, Taf. IV. Das Spindelstadium, das darauf nachfolgt, ist in Fig. 14, Taf. IV dargestellt. Die Spindelbildung ist dort noch nicht fertig. Die Chromosomen liegen in Spindel-fasern zerstreut. Für die Zählung der Chromosomen ist aber dieses Stadium besonders geeignet. Etwa 26 Chromosomen lassen sich in jedem Falle abzählen. Die Spindel in solchem Zustande wird mindestens in meinen Präparaten besonders häufig gefunden. Der Teilungsvorgang scheint in diesem Zustande ziemlich lang anzudauern. Die fertige Spindel kann doch nur selten ersehen werden.

In der Telophase der heterotypischen Kernteilung tritt die Zellplatte sehr deutlich hervor. Aber in noch späterem Zustande erlischt sie nach und nach. Die zwei Kerne liegen dann ganz frei in demselben Cytoplasma. Die in dieser Weise entstandenen zwei Kerne beteiligen sich sämtlich an der Ausbildung des Embryosackes. Die einstige Embryosackmutterzelle kann jetzt Embryosackanlage genannt werden.

Unterdessen verlängern sich diese Zellen weiter und weiter. Die zwei Kerne weichen nach jedem Pole zu auseinander, indem ein grosser Saft Raum im Centrum der Zelle entsteht.

Während dieser Entwicklung des Embryosackes löst sich die Nucellarschicht allmählich auf. Die Spitze des nackten Protoplasmas des Embryosackes tritt dann in direkte Berührung mit Integument.



Textfig. 9. Embryosackentwicklung von *Erigeron annuus*. Erklärung im Text. ( $\times 630$ )

Inzwischen findet sich die zweite Kernteilung in Embryosack statt. In Prophase dieser Kernteilung wurden etwa 26 Chromosomen im Kernraum abgezählt. Die Zellplatte tritt wieder deutlich bei Telophase dieser Teilung hervor. Die wirkliche Teilungswand entsteht aber auch nicht.

Nach einem Zeitraum führen die zwei mikropylaren Kerne die dritte Kernteilung aus. Dabei können wir wieder beobachten, dass die Kerne des Embryosackes bestimmt mit den diploiden Chromosomen ausgestattet sind. Ich verweise hierfür auf Fig. 21 Taf. IV, welche die Polansicht der Kernplatte dieser Teilung darstellt. Fast für immer ordnen sich die zwei micropylaren Spindeln in zwei Etagen an. Die obere Spindel schneidet die Längs-

achse des Embryosackes mehr oder weniger rechtwinklig, während die untere in der Richtung dieser Achse sich orientiert (Textfig. 9, V). Die am Ende dieser Teilung sich bildende Zellplatte wird diesmal von der Ausbildung der wirklichen Zellwand begleitet. Dadurch entstehen eine Eizelle und zwei Synergiden (Textfig. 9, VI).

Die Teilungsvorgänge in dem micropylaren Ende gehen in dieser Weise ganz normal vor sich. Doch weisen die in Antipodalende keine Regelmässigkeit auf. Das dominierende Verhalten in meinem Material war aber, dass der obere Antipodalkern—wie die Figur zeigt, reihen sich die zwei Antipodalkerne im unteren Ende des Embryosackes auch in zwei Etagen an—die dritte Kernteilung ausführt, während sich der untere Antipodalkern für immer nicht zur Teilung anschickt. Also in dem Antipodalende entstehen für gewöhnlich drei Kerne, wovon der oberste als der untere Polkern fungiert (Textfig. 9, VI). Es kommt aber auch in vereinzelten Fällen vor, dass der untere Antipodalkern, wie der obere, die dritte Kernteilung in der gewohnten Weise ausführt.

Die parthenogenetische Embryosackentwicklung von *Elatostema acuminatum* zeichnet sich auch durch ihre Regellosigkeit aus. Hinsichtlich dieser Erscheinung schreibt Strasburger (1910) folgendermassen. „Bei den bisher studierten apogamen Angiospermen zeigten sich die Entwicklungsvorgänge im Embryosack durch die Diploidie der Kerne nicht beeinflusst. Bei *Elatostema acuminatum* scheint es hingegen, als wenn sie durch die Diploidie gestört werden.“ Doch ob diese Erscheinung wirklich in einer Beziehung mit Parthenogenesis steht oder nicht, sollte dahingestellt bleiben.

Bei den parthenogenetischen Pflanzen vielfach kommen die zwei Polkerne nicht zur Verschmelzung. So verhalten sich zum Beispiele die Polkerne von *Antennaria alpina* (Juel, 1900). Bei

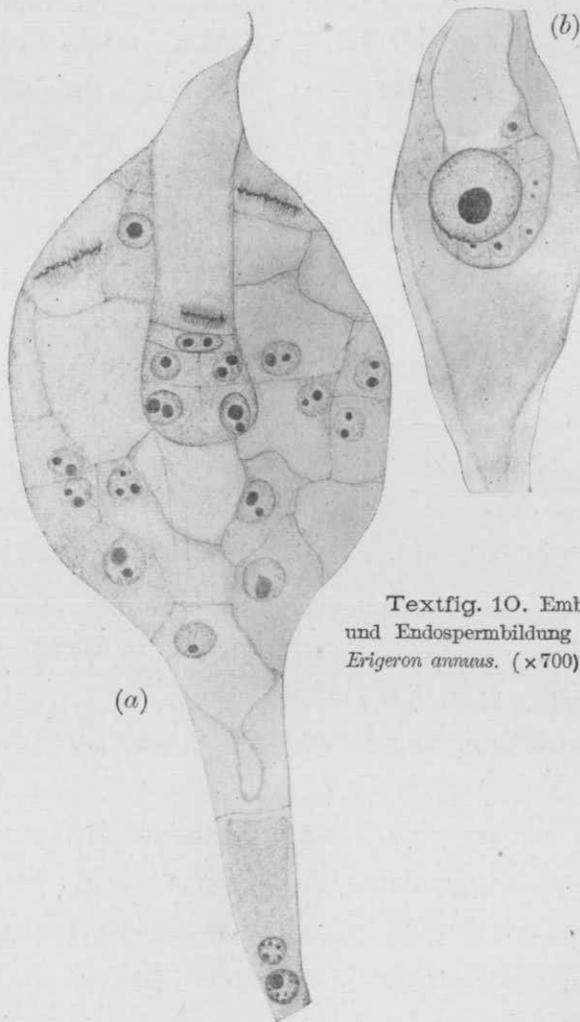
*Erigeron annuus* aber pflegen sich die zwei Polkerne unmittelbar unter der Eizelle zu vereinigen. Die zwei Polkerne schliessen dabei fast immer eine Menge Cytoplasma zwischen ihnen ein. Das geschlossene Cytoplasma lässt sich im späteren Zustande noch wahrnehmen (Textfig. 9, VIII; Taf. IV, Fig. 15–17.). Dieselbe Erscheinung ist auch bei *Peperomia sintesii* von Brown (1910) und bei *Gagea lutea* von Nemeč (1912) beobachtet worden.

Die erste Endosperm-Kernteilung findet für gewöhnlich nach der vollständigen Verschmelzung der Polkerne statt. Aber es kommen auch die Fälle vor, wo die erst in Berührung sich befindenden zwei Polkerne bereits ein Vorstadium der Kernteilung aufweisen (Taf. IV, Fig. 16). Bei der Metaphase von der ersten Endosperm-Kernteilung treten um 52 Chromosomen auf, also die syndiploidische Chromosomenzahl von dieser Pflanze. Fig. 18 u. 19 Taf. IV behandeln die zwei aufeinander folgenden Schnitte derselben Kernplatte von dieser Kernteilung. Es kommt dieselbe Chromosomenzahl auch in den späteren Zuständen der Endosperm-bildung vor. Fig. 20 Taf. IV zeigt eine Polansicht einer Kernteilung in vielzelligem Endosperm.

Die Embryobildung von dieser Pflanze geht nach dem gewöhnlichen Modus der Dicotyledonen vor sich. Textfig. 9, IX stellt eine Telophase der ersten Teilung des Eikerns dar; mehrere extranucleare Nucleolen befinden sich zerstreut in Cytoplasma. Den zweizelligen Zustand des Embryos bildete ich in Textfig. 9, X ab.

Bei den parthenogenetischen Pflanzen vielfach, in Zusammenhang mit dem Fehlen der Doppelbefruchtung, schreiten die Embryobildung und Endosperm-bildung in verschiedenen Anordnungen vor. Bei *E. annuus* auch tritt die Endosperm-bildung bald früh, bald sehr spät ein. Die zwei nebeneinander stehenden Figuren veranschaulichen die Sache in voller Klarheit. In Textfig. (10, a) gehen

die Embryobildung und Endospermbildung Hand in Hand vor sich, während sich in Textfig. (10, b) der Endospermkern, trotz des vielzelligen Zustandes des Embryos, noch in Ruhestadium befindet,



Textfig. 10. Embryo- und Endospermbildung von *Erigeron annuus*. ( $\times 700$ )

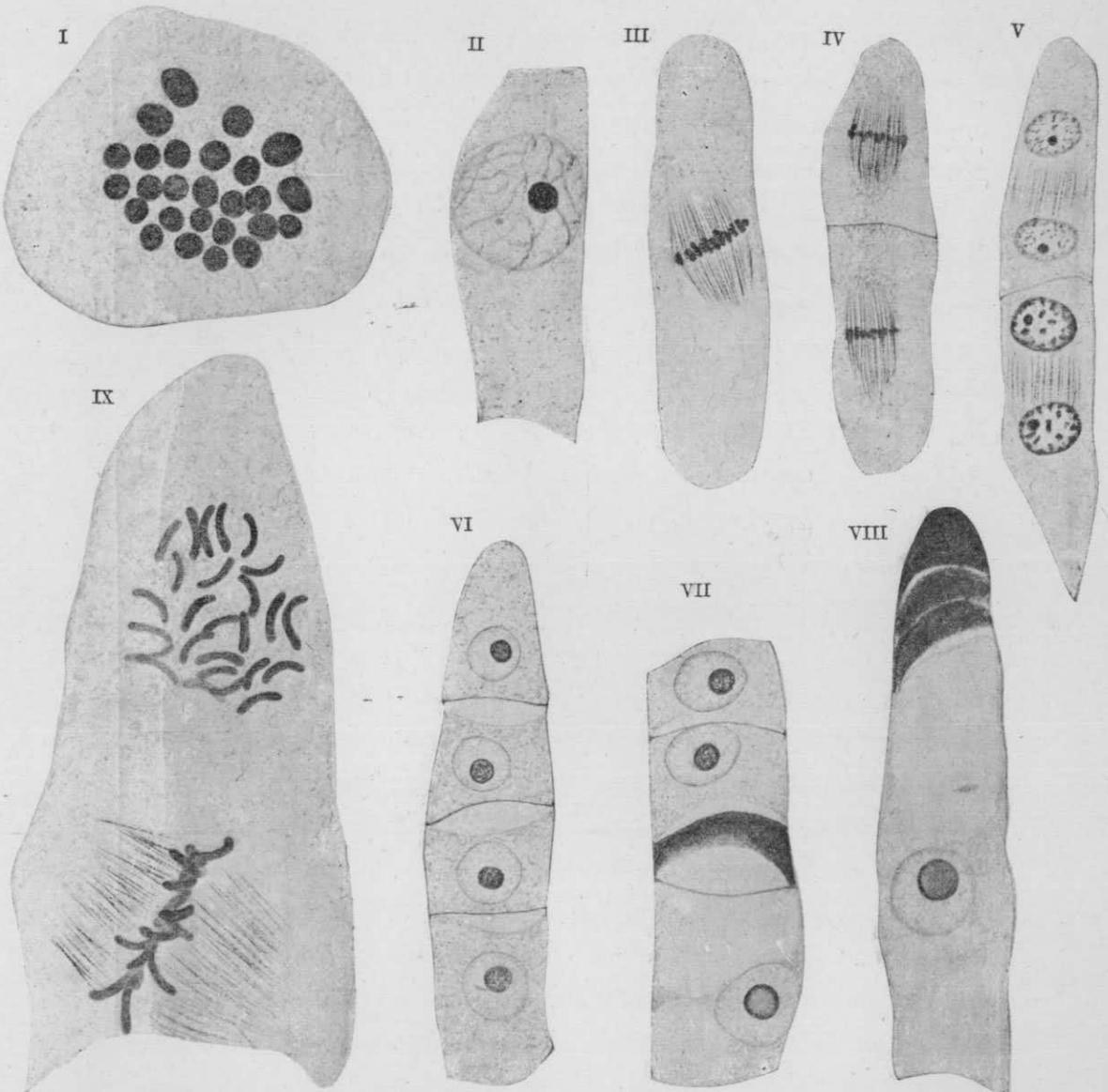
## 2. GESCHLECHTLICHE EMBRYOSACKENTWICKLUNG BEI *Erigeron linifolius* Wild.

Die neueren Studien über die pflanzlichen Parthenogenesis

lehren uns, dass die parthenogenetischen und die geschlechtlichen Fortpflanzungen in ein und derselben Gattung oft vorkommen können. So kann man von Anfang an natürlich vermuten, dass eine Anzahl Species von *Erigeron* geschlechtliche Fortpflanzung ausführen. Schon hat ja im Jahre 1900 Land die Doppelbefruchtung bei *Erigeron philadelphicus* beschrieben. Es gelang mir auch solche Fälle bei *E. linifolius* und *E. dubius* nachzuweisen. Unten werde ich zuerst die geschlechtliche Embryosackentwicklung bei *E. linifolius* beschreiben.

*E. linifolius* Willd ist auch bei uns nicht einheimisch. Aber gegenwärtig weist sie eine grosse Verbreitung in ganz Japan auf. Diese Pflanze unterscheidet sich von *E. annuus* durch ihre Chromosomenzahl. Wie schon oben erwähnt, beträgt die Diploidchromosomenzahl von *E. annuus* 26, während die von *E. linifolius* etwa 52 beträgt. Nämlich ist die Chromosomenzahl von dem letzteren doppelt so viel als die des ersteren. Die Reduktions- und die Tetradenteilung in den Pollenmutterzellen gehen regelmässig vor sich. Die Zahl der Gemini in der heterotypischen Metaphase beträgt 26 (Textfig. 11, I.).

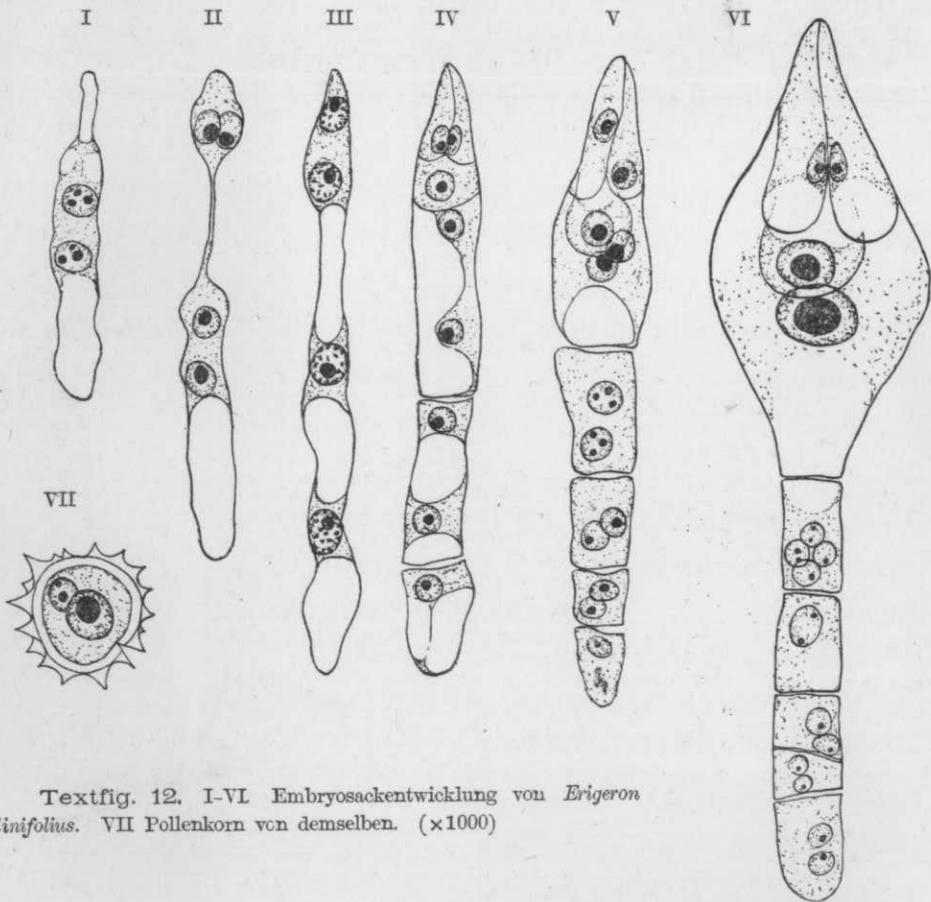
Die Embryosackmutterzelle kommt hier auch als eine subepidermale Zelle des Nucellarhöcker vor. Die meiotische Kernteilung und die darauf folgende Tetradenteilung von dieser Zelle werden nach der gewohnten Weise ausgeführt. Aus dieser Teilung entstehen die in einer Reihe sich anreihenden vier Megasporen. Die unterste davon vergrössert sich weiter und weiter, um einen fertigen Embryosack auszubilden. Die darüber befindlichen drei anderen Megasporen werden dabei absbald verdrängt. Diese Entwicklungsvorgänge deuten schon die geschlechtliche Fortpflanzung von dieser Pflanze deutlich. Sie sind im einzelnen in Textfig. 11 veranschaulicht werden.



Textfig. 11. Pollen- und Embryosackentwicklung von *Erigeron linifolius*. I, Heterotypische Metaphase in der Pollenmutterzelle. ( $\times 4000$ ) II—VIII, Tetradenteilung von Embryosackmutterzelle. ( $\times 1500$ ). IX Dritte Kernteilung im Embryosack. ( $\times 4000$ ).

Dann werden, wie bei den üblichen Fällen, die dreimaligen Kernteilungen im Embryosack ausgeführt (Textfig. 12). Bei diesen

Kernteilungen konnte ich mit Bestimmtheit die Haploidie der Embryosackkerne beobachten. Textfig. 11, IX zeigt den Längsschnitt vom oberen Ende des Embryosackes, wo sich nun beide dritte Kernteilungen in der Metaphase befinden.



Textfig. 12. I-VI Embryosackentwicklung von *Erigeron linifolius*. VII Pollenkorn von demselben. ( $\times 1000$ )

Der fast fertige Embryosack wird in Textfig. 12, IV vergewärtigt. Dort finden wir zwei Synergiden, eine Eizelle, zwei Polkerne und zwei Antipodalzellen; die obere von den letzteren ist fast für immer zweikernig. Die zwei Kerne in dieser Zelle verschmelzen dann jedoch für gewöhnlich zu einem grossen Kerne, welcher in noch späterem Zustande eine abermalige Kernteilung

ausführt. Aber öfters kommt der Fall vor, dass die zwei Kerne der oberen Antipodalzelle ohne Verschmelzung je eine Kernteilung unternehmen. In diesem Falle sehen wir vier Kerne in derselben Zelle. Diese vier Kerne scheinen aber auch im nächsten Stadium zu einem grossen Kerne zu verschmelzen. Auf jeden Fall weist die Kernteilung des verschmolzenen Kerns bedeutend grössere Chromosomenzahl auf. Bei der weiteren Entwicklung werden die ähnlichen Vorgänge vielmals wiederholt, nicht nur in der oberen, sondern auch in der unteren Zelle. Und schliesslich entsteht eine lange Reihe von Antipodalzellen, welche je ein, zwei oder mehr Kerne in sich schliessen (Textfig. 12, VI). Textfig. 13 zeigt eine Seitenansicht von einer Kernplatte in einer Antipodalzelle, wo die Chromosomen von ungeheurer Anzahl gedrängt zum Vorschein kommen. Es kann nicht bezweifelt werden, dass die Funktion der Antipodalzellen eine Ähnlichkeit mit der Tapetenzellen von Antheren hat. Die oben geschilderte Erscheinung bei den Antipodalzellen wurde schon vielfach in den Tapetenzellen von mehreren Pflanzen beobachtet, z. B. bei *Wikstroemia* (Winkler, 1906; *Morus Tahara*, 1910.)

Textfig. 12, VI weist einen ganz fertigen Zustand des Embryosackes auf. Im Vergleich mit dem Falle bei *E. annuus* ist die Grösse des Synergidenkerns bedeutend kleiner. Der angeschwollene Zustand des Synergidenkerns von *E. annuus* dürfte etwaige Beziehung zur parthenogenetischen Fortpflanzung dieser Pflanze haben.

Zu meinem Bedauern war ich nicht



Textfig. 13. Kernteilung in einer Antipodalzelle von *Erigeron linifolius*. ( $\times 2700$ )

imstande, den Befruchtungsvorgang von *E. linifolius* in Wirklichkeit zu beobachten. Aber aus dem oben gesagten zu urteilen, giebt es keinen Zweifel über das wirkliche Vorhandensein der Befruchtung bei dieser Pflanze. Die Endosperm- und Embryobildung gehen nach dem gewohnten Modus vor sich.

Kurz hinzufügen wäre noch an dieser Stelle die Beschreibung über meine Kastrationsexperimente an *E. annuus* und *E. linifolius*. Die Köpfchen dieser beiden letzteren wurden an einem passenden Entwicklungsstadium kastriert, so dass nur die Fruchtknoten zurückgeblieben waren. Trotzdem erzeugten die Köpfchen von *E. annuus* die reifen Samen reichlich, während die von *E. linifolius* nach dieser Behandlung alsbald zu Grunde gingen. Die Samen aus den kastrierten Köpfchen von *E. annuus* gelangten im letzten Herbst zur Aussaat. Sie keimten normal und kamen schliesslich im Sommer dieses Jahres zur Blüte. So haben die Ergebnisse meiner cytologischen Untersuchung hier eine weitere Bestätigung erfahren.

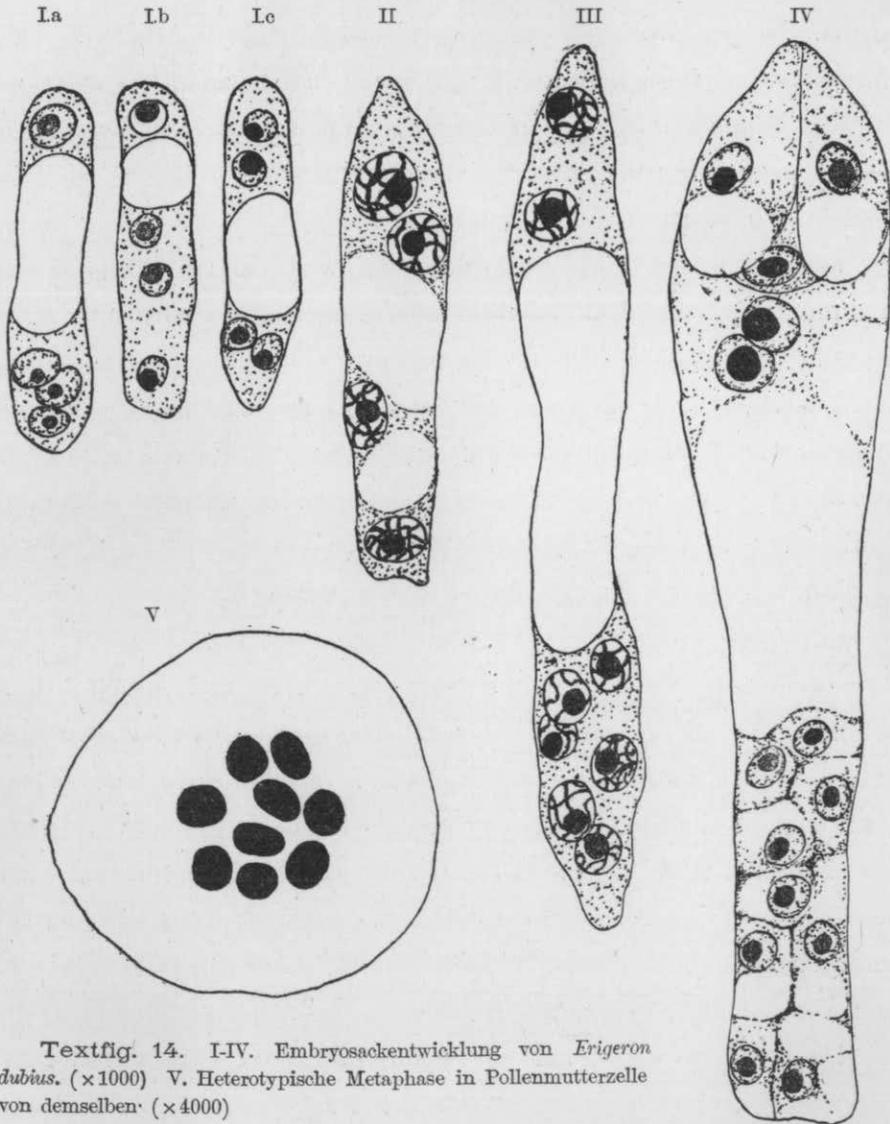
### 3. GESCHLECHTLICHE EMBRYOSACKENTWICKLUNG BEI *Erigeron dubius*, Makino.

Wie schon erwähnt, hat *E. linifolius* doppelt so viele Chromosomenzahl im Vergleich mit der von *E. annuus*. Dies ist eine bemerkenswerte Erscheinung, weil die bisherigen Untersuchungen über die Pflanzenparthenogenesis in auffällender Weise zeigen, dass die parthenogenetischen Species im Gegensatz zu den normal geschlechtlichen Species derselben Gattung oft durch die grössere Chromosomenzahl sich auszeichnen. Also ist mir das Verhältnis bei *Erigeron* zuerst in nicht geringerem Grade aufgefallen. Die weitere Untersuchung zeigte mir aber, dass alle geschlechtliche Arten von *Erigeron* keine grössere Chromosomenzahl aufzuweisen haben.

*E. dubius*, Makino kann ein Beispiel hierfür geben. Diese Pflanze ist im nordlichen und mittleren Japan ziemlich weit verbreitet; Köpfcchen ist viel grösser als die der vorigen zwei Arten. Das Untersuchungsmaterial für diese Pflanze habe ich zuerst selbst in Misaki gesammelt. Im Verlaufe meiner Untersuchung hat es sich aber als ungenügend herausgestellt, um eine endgültige Untersuchung über die Embryosackentwicklung dieser Pflanze auszuführen. So erbat ich Herrn Yamade zu Gotenba schriftlich, einige Exemplare davon mir zu übersenden. Da sandte er mir mit höchster Freundlichkeit sofort eine Anzahl Stöcke von diesem Gewächse zu, wovon ich mir ein ausreichendes Material entnehmen konnte.

Textfig. 14, V. zeigt die heterotypische Kernteilung in den Pollenmutterzellen. Die Zahl der Chromosomen, die bei diesen Teilungen zu Tage treten, beträgt stets nur neun. Also ist sie viel niedriger als die von *E. annuus*. Die meiotischen Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen gehen in ähnlicher Weise vor sich. Aber diese Teilungen werden von der Zellteilung nicht begleitet. Also befinden sich in einem Zellraum vier Megasporenkerne. Und diese vier beteiligen sich sämtlich an der Ausbildung des fertigen Embryosackes. In dieser Hinsicht ähnelt die Embryosackentwicklung von *E. dubius* der des *E. annuus*.

Die vier Megasporenkerne liegen zuerst in dem engen Raum der noch kleinen Embryosackanlage unregelmässig kreuzweise oder kettenartig gelagert (Textfig. 14, I a. b. c.). Und nach einem Weilchen teilen sich die vier Kerne gleichzeitig (Textfig. 14, II.). Ein grosser Saft Raum entsteht im Centrum des Embryosackes und teilt die gesamte Plasmamasse in zwei Portionen. Fast für immer befinden sich die zwei Kerne in der oberen Portion und die anderen sechs in der unteren. Inzwischen kommt die letzte, vierte Kern-

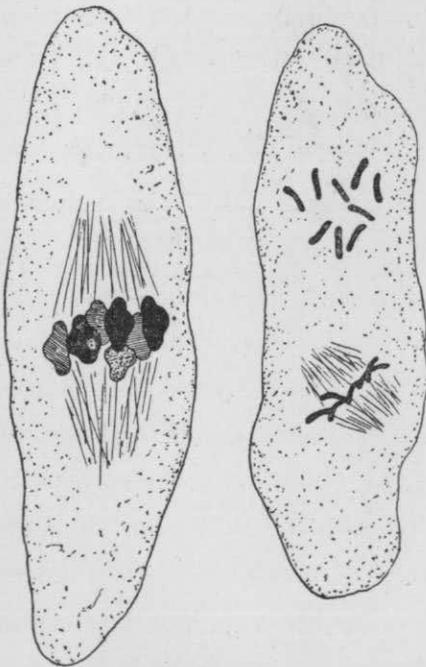


Textfig. 14. I-IV. Embryosackentwicklung von *Erigeron dubius*. ( $\times 1000$ ) V. Heterotypische Metaphase in Pollenmutterzelle von demselben. ( $\times 4000$ )

teilung des Embryosackes vor. Allem Anschein nach scheint diese Teilung bei allen oder bei fast allen Kernen übereinsimmend statt zu finden. Textfig. 14, III zeigt ein Stadium, in welchem sich die acht Kerne sämtlich in Prophase der Teilung befinden. Die Zählung der entstandenen Kerne ist aber sehr schwierig, weil in der Samenanlage von dieser Pflanze oft 2 oder 3 Embryosack-

mutterzellen zu liegen pflegen und ausserdem die Kerne von einer Embryosackmutterzelle bzw. Embryosack von den übrigen Kernen von Nucelluszellen schwer zu unterscheiden sind und dieser Umstand beschwert festzustellen, welche Kerne wirklich zu dem Embryosack gehören.

Jedenfalls entstehen eine grosse Anzahl Kerne im Antipodalende (Textfig. 14, IV). Wie bei den normalen, giebt die obere Kernettrade die Anlage zu dem Eiapparat und dem oberen Polkerne. Der untere Polkern stammt aus der antipodalen Kerngruppe ab. Diese beiden Polkerne verschmelzen sich aneinander direkt unter der Eizelle. Aus der Haploidie des Embryosackkerns, welche in Textfig. 15 vergegenwärtigt worden ist, lässt sich das wirkliche Vorkommnis der Befruchtung gar nicht bezweifeln.



Textfig. 13. Hetero- und homöotypische Kernteilung in Embryosackmutterzelle von *Erigeron dubius*. ( $\times 2700$ )

Die Antipoden von *E. limifolius* ist, wie oben erwähnt, auch mehrzellig, wenn es sich auch dabei um eine nachträgliche Vermehrung der Antipodenzellen handelt, welche anfangs in normaler Weise angelegt worden sind. Gegen diese Mehrzelligkeit der Antipodenzellen bei den beiden geschlechtlichen Arten liefert die schwächere Entwicklung von Antipodalapparat bei *E. annuus* einen scharfen Kontrast. Es wäre anzunehmen, dass irgend eine korrelative Beziehung zwischen der Parthenogenese und der Entwicklung des Antipoden existiere.

Neulich schrieb Palm einen

Fall des sechzehnkernigen Embryosackes bei *Chrysanthemum partheniifolium* var. *aureum*. Die Embryosackentwicklung von dieser Pflanze ist fast identisch mit derjenigen von *E. dubius*.

#### IV. Zusammenfassung.

1. Viele Arten von *Chrysanthemum* weisen 18 bzw. 9 Chromosomen bei den Kernteilungen auf. Diese Zahlen müssten also die primäre Chromosomenzahl von dieser Pflanzengruppe sein.

2. Die haploide Chromosomenzahl bei gewissen *Chrysanthemum* Arten weist aber die Multiplen von 9 auf. Nämlich beträgt sie für *Ch. indicum* und *Ch. Leucanthemum* 18, für *Ch. hakusanense* und *Ch. morifolium* 21, für *Ch. Decaisneanum* 36, und für *Ch. marginatum* und *Ch. arcticum* 45.

3. Einige *Chrysanthemum*-Arten beherbergen viele Embryosackmutterzellen in derselben Samenanlage. In diesen Zellen geht die Reduktionsteilung wie normal vor sich.

4. Die Pollenmutterzellen von *Ch. coronarium* sind für die Untersuchung der Reduktionsteilung geeignet. In der frühesten Prophase bilden sich deutlich parallel laufende zarte Fädchen aus. Dieser Parallelismus wird wohl von der Anziehungskraft der homologen Kernelemente herbeigeführt und dauert bis zum Anfang des Knäuelstadiums deutlich. Die wirkliche Längsspaltung des Fadens kommt schon in Spätsynapsis zum Vorschein, gelangt im Knäuelstadium zu ihrem Höhepunkt, wird dann allmählich undeutlich und wird in Diakinesis schwer bemerkbar. Bis zum Knäuelstadium verkleben sich die Chromosomen endweise, um einen langen kontinuierlichen Faden zu bilden. Beim sekundären Synapsisstadium falten sich die Fadenschenkel an einander, drehen sich spiralförmig und dann segmentieren zu den getrennten Chromosomenpaaren. Es scheint mir, als ob *Ch. coronarium* uns einen

interessanten Typus der Rekuktionsteilung darbiete, welche die Faltungstheorie an die Spaltungstheorie überbrücken sollte.

5. Der Typus der Scheidewandbildung bei der Tetradenteilung der Pollenmutterzellen von *Chrysanthemum* gehört nicht zum gewohnten Typus der Dicotyledonen. Nämlich zuerst an vier untereinander tetraëdrisch angeordneten Stellen sieht man kleine Wucherung der Zellwand: Sie wächst allmählich nach dem Centrum der Zelle zu, um dort mit einander zu verschmelzen und schliesslich die Zelle in vier Tochterzellen abzuschneiden.

6. ‚Shasta Daisy‘ ist eine von Luther Burbank durch Kreuzungen unter den verschiedenen Chrysanthemen erzielte Bastardpflanze. Eine von diesen *Chrysanthemum*-Arten soll aus Japan gestammt sein. Aber meiner Meinung nach sollte *C. arcticum* als solche angesehen werden.

Bei der Prophase der heterotypischen Kernteilung in den Pollenmutterzellen tritt die Parallelanordnung des Kernfadens nicht deutlich auf. Dies rührt wahrscheinlich von der schwächeren Anziehungskraft der in dieser Pflanze zusammengebrachten artfremden Kernlemente her. In den heterotypischen Kernplatte zählt man um 85 Chromosomen, wovon einige wenigstens jedoch, nach ihrer Form zu urteilen, als univalent gedacht werden kann. Die Chromosomenzahl in der darauf folgenden homöotypischen Kernteilung beträgt etwa 65. Dann lässt sich der Schluss folgern, dass von 85 Chromosomen in der Kernplatte der heterotypischen Teilung 40 monovalent und 45 bivalent sein können.

7. Den weiteren Beweis dafür, dass die Mutterart von den jetzigen zahlreichen sogenannten japanischen Garten-Chrysanthemen *Ch. morifolium* sei, bringt die Tatsache, dass die vielen japanischen Garten-Chrysanthemen dieselbe Chromosomenzahl mit *C. morifolium* aufzuweisen haben.

8. *Erigeron annuus* ist eine parthenogenetische Pflanze. Ihre Pollenkörner sind ungleichgross. Sie enthalten nur einen Nukleus. Die somatische Kernteilung in den Wurzelspitzen weist 26 Chromosomen auf. Bei der Prophase der ersten Kernteilung der Embryosackmutterzelle kommt die Synapsis vor. Die in der Metaphase von dieser Teilung zum Vorschein kommenden Chromosomen weisen jedoch keine Paarung auf. Also ist die erste Spindel in Embryosackmutterzelle nicht heterotypisch. Gleich nach dieser Teilung folgt die zweite Kernteilung. Aber die Zellwandbildung wird bei diesen beiden Teilungen nie ausgeführt. Die durch diese Teilungen entstandenen vier Kerne beteiligen sich sämtlich an der Ausbildung des Embryosackes. Also wird die einstige Embryosackmutterzelle direkt zur Embryosackanlage, worin jederkern noch eine Kernteilung ausführt. Dabei treten 26 Chromosomen zu Tage. In dem fertigen Embryosacke finden wir, im micropylaren Ende eine Eizelle und zwei Synergiden, und im antipodalen Ende zwei oder drei Kerne, welche in zwei oder drei Zellen umschlossen sind. Unter der Eizelle liegen zwei Polkerne, welche fast für immer eine Menge Cytoplasma zwischen ihnen einschliessen. Die Kernteilung bei Endospermbildung weist 52 Chromosomen auf.

9. *Erigeron linifolius* ist normal-geschlechtlich. Die haploide Chromosomenzahl beträgt 26, doppelt so viel als die der obigen Art. Die Embryosackentwicklung geht bis zum achtkernigen Zustande ganz normal vor sich. Dann kommt eine Anomalie in Antipodalende vor. Zuerst finden wir dort nur zwei Zellen, jedoch später durch die wiedermalige Kern und Zellteilung entsteht eine lange Reihe von den Antipodalzellen, welche je ein, zwei oder mehr Kerne in sich enthalten.

10. *Erigeron dubius* ist auch normal-geschlechtlich. Die Chromo-

somenzahl von dieser Pflanze ist aber sehr niedrig, d. i. 9 in der haploiden Generation. Embryosackentwicklung weist eine interessante Abweichung auf. Die erste und die zweite Kernteilung in der Embryosackmutterzelle geht normal vor sich. Jedoch wird dabei keine Zellwandbildung beobachtet. Die vier Megasporen beteiligen sich sämtlich an der Ausbildung des Embryosackes. Und schliesslich entstehen 16 oder ungefähr so viel Kerne im Embryosack.

---

NACHSCHRIFT. Dieses Manuskript war eigentlich schon im Jahre 1917 fertig. Doch aus einigen Gründen hat sich seine Publikation bisher verspätet. Deshalb sind viele seitdem erschienene, recht interessante Arbeiten leider gar nicht berücksichtigt.

### Literaturverzeichnis.

- Andrews, F. M. (1912)—Karyokinesis in *Magnolia* and *Liriodendron*. (Beih. Bot. Centr. Bd. XI.)
- Beer, R. (1912)—Studies in Spore Development. II. On the Structure and Division of the Nuclei in the *Compositae*. (Ann. of Bot. vol. XXVI.)
- Brown, W. H. (1908)—The Nature of the Embryosac of *Peperomia*. (Bot. Gaz. vol. XLVI.)
- Brown, W. H. (1910)—The Exchange of Material between Nucleus and Cytoplasm in *Peperomia sintenisii*. (Bot. Gaz. vol. XLIX.)
- Campbell, H. D. (1899)—Die Entwicklung des Embryosacks von *Peperomia pellucida*, Kunth. (Ber. d. deutsch. bot. Gesell. Bd. XVII.)
- Digby, L. (1912)—Cytology of *Primula kewensis* and other related *Primula* Hybrids. (Ann. of Bot. vol. XXVI.)
- Ernst, A. (1908)—Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. (Ber. d. deutsch. bot. Gesell. Bd. XXVI. a.)
- Farmer, J. B. (1895)—On the Sporeformation and nuclear Division in *Hepatica*. (Ann. of Bot. vol. IX.)
- Farmer, J. B. (1912)—Telosynapsis and Parasynapsis. (Ann. of Bot. vol. XXVI.)
- Farmer, J. B. and Digby, L. (1910)—On the cytological Features exhibited by certain varietal and hybrid Ferns. (Ann. of Bot. vol. XXIV.)
- Farmer, J. B. and Moor, J. E. S. (1905)—On the meiotic Phase in Animal and Plants. (Quart. Journ. of microsc. Science. vol. XLVIII.)
- Federley, H. (1913)—Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge. (Zeit. f. Abst. u. Vererb. IX.)
- Fraser, H. C. I. and Snell, J. (1911)—The vegetative Divisions in *Vicia Faba*. (Ann. of Bot. vol. XXV.)
- Gates, R. R. (1909)—The Behaviour of the Chromosomes in *Oenothera lata* × *gigas*. (Bot. Gaz. vol. XLVIII.)
- Gates, R. R. (1915)—Mutation Factor in Evolution with particular Reference to *Oenothera*.

- Geerts, J. B. (1911)—Zytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. (Ber. d. deutsch. bot. Gesell. Bd. XXIX.)
- Gregory, R. P. (1914)—On the Genetics of tetraploid Plants in *Primula sinensis*. (Proc. Roy. Soc. B. vol. LXXXIV.)
- Holmgren, I. (1916)—Apogamie in der Gattung *Eupatorium*. (Svensk Bot. Tids. Bd. X.)
- Ishikawa, M. (1911)—Cytologische Studien von *Dahlien*. (Bot. Mag. Tokyo. vol. XXV.)
- Ishikawa, M. (1916)—A List of the Number of Chromosomes. (Bot. Mag. Tokyo. vol. XXX.)
- Johnson, D. S. (1910)—On the Endosperm and Embryo of *Peperomia pellucida*. (Bot. Gaz. vol. XXX.)
- Johnson, D. S. (1914)—Studies of the Development of the *Piperaceæ* II. The Structure and Seed-Development of *Peperomia hispida*. (Amer. Journ. of Bot. vol. I.)
- Juel, O. (1900)—Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. (Kungl. Svensk Vet. Akad. Handl. Bd. XXXIII.)
- Juel, O. (1905)—Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichoriaceen. (Kongl. Svensk Vet. Akad. Handl. Bd. XXXIX.)
- Land, W. J. G. (1900)—Double Fertilization in *Compositæ*. (Bot. Gaz. vol. XXX.)
- Lundegårdh, H. (1909)—Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dicotylen Pflanzen. (Svensk Bot. Tids. Bd. III.)
- Lutz, A. M. (1912)—Triploid Mutants in *Oenothera*. (Biol. Cent. Bd. XXXII.)
- Miyaji, Y. (1913)—Untersuchungen über die Chromosomenzahlen bei einigen *Viola*-Arten. (Bot. Mag. Tokyo. vol. XXVII. Japanisch.)
- Morgan, T. H., Sturtevant, A. H., Muller, H. J., Bridges, C. B. (1915)—The Mechanism of Mendelian Heredity.
- Modilewski (1910)—Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen. (Ber. d. deutsch. bot. Gesell. Bd. XXVIII.)
- Modilewski, J. (1911)—Ueber die anomale Embryosackentwicklung bei Euphorbiaceen. (Ber. d. deutsch. bot. Gesell. Bd. XXIX.)

- Mürbeck, S. (1901)—Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Achillea*. (Lunds. Univ. Ars. Bd. XXXVI.)
- Němec, B. (1910)—Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologischen Fragen.
- Němec, B. (1912)—Ueber die Befruchtung bei *Gagea*. (Bull. intern. Acad. Scienc. Bohém. Bd. XVII.)
- Overton, J. B. (1904)—Ueber Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. (Ber. d. deutsch. bot. Gesell. Bd. XXII.)
- Palm, B. (1914)—Ueber die Embryosackentwicklung einiger Kompositen. (Vol. Mitteilung.) (Svensk Bot. Tids. Bd. VIII.)
- Rosenberg, O. (1905)—Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. (Bot. Not. Ht. 1.)
- Rosenberg, O. (1907)—Cytological Studies on the Apogamy in *Hieracium*. (Svensk Bot. Tids. Bd. XXVIII.)
- Rosenberg, O. (1909)—Zytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. (Kungl. Svensk. Vet. Akad. Hand. Bd. XLIII.)
- Rosenberg, O. (1909)—Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Kompositen (Svensk Bot. Tids. Bd. III.)
- Rosenberg, O. (1912)—Ueber die Apogamie bei *Chondrilla juncea*. (Svensk Bot. Tids. Bd. VI.)
- Samuels, J. A. (1912)—Études sur le Développement du Sac embryonnaire et sur la Fecundation du *Gunnera macrophylla*. (Arch. f. Zellf. Bd. VIII.)
- Samuelsson, G. (1914)—Ueber die Pollenentwicklung von *Anona* und *Aristolochia* und ihre systematische Bedeutung. (Svensk Bot. Tids. Bd. VIII.)
- Schnegg, H. (1902)—Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gunnera*. (Flora. Bd. XC.)
- Stephens, E. L. (1909)—The Embryosac and Embryo of certain *Penæaceæ*. (Ann. of Bot. vol. XXIII.)
- Strasburger, E., Allen, C. E., Miyake, K. und Overton, J. B. (1905)—Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage. (Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. XLII.)
- Strasburger, E. (1908)—Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. (Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. XLV.)

- Strasburger, E. (1909)—Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. (Hist. Beitr. Ht. VII.)
- Strasburger, E. (1910)—Chromosomenzahl. (Flora. Bd. C.)
- Strasburger, E. (1910)—Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. (Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. XLVII.)
- Tahara, M. (1910)—Ueber die Kernteilung bei *Morus*. (Bot. Mag. Tokyo. vol. XXIV.)
- Takamine, N. (1915)—Ueber die Prophase der Kernteilungen von *Cardiocrinum cordatum*. (Bot. Mag. Tokyo. vol. XXIX.)
- Tischler, G. (1910)—Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen Pollen. (Archiv f. Zellf. Bd. V.)
- Ward, H. M. (1880)—A Contribution to our Knowledge of the Embryosac in Angiosperm. (Journ. Linn. Soc. Bot, XVII.)
- Winkler, H. (1906)—Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg. II. Ueber Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. (Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg. 2 Sér. t. V.)
- Winkler, H. (1908)—Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche.
- Yamanouchi, S. (1900)—The Life History of *Polysiphonia*. (Bot. Gaz. vol. XLII.)
-

### Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates auf den Tisch in gleicher Höhe mit dem Fusse des Mikroskops entworfen.

#### TAFEL I.

Prophasen der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen von *Ch. coronarium*. Vergr. 3600:1. (Zeiss Apochr. 2 mm., Num. Ap. 1.40 und Komp.—Ok. 18)

- Fig. 1. Kern in Ruhestadium.
- Fig. 2. Ausbildung der parallel laufenden Kernfäden.
- Fig. 3-6. Synapsisstadium.
- Fig. 7-8. Spiremstadium.
- Fig. 9-11. „Second Contraction.“
- Fig. 12. Frühdiakinese.

#### TAFEL II.

Somatische Kernteilung in der Wurzelspitzen von *Ch. coronarium*. Vergr. 3600:1. (Zeiss Apochr. 2 mm., Num. Ap. 1.40 und Komp.—Ok. 18)

- Fig. 1. Ruhestadium.
- Fig. 2-6. Prophase.
- Fig. 7-8. Metaphase.
- Fig. 9-10. Anaphase.
- Fig. 11. Telophase.

#### TAFEL III.

Meiotische Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von „Shasta Daisy.“ Vergr. 4000:1. (Zeiss 1/12 u. Komp.—Ok. 18)

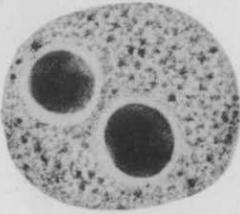
- Fig. 1-2. Synapsis.
- Fig. 3. Spirem.
- Fig. 4-5. Heterotypische Metaphase.
- Fig. 6. Homöotypische Metaphase.

## TAFEL IV.

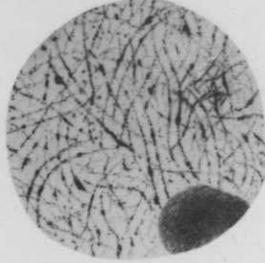
Pollen- und Embryosack-Entwicklung von *Erigeron annuus*. Vergr. 4000 : 1.  
(Zeiss. 1/12 u. Komp.—Ok. 18)

- Fig. 1-7. Meiotische Kernteilungen in den Pollenmutterzellen.  
Fig. 8. Mitosis in einer Zelle von Wurzelspitze.  
Fig. 9-14. Erste Mitosis im Embryosack.  
Fig. 15-17. Endospermnucleus.  
Fig. 18-19. Erste Mitosis des Endospermnucleus.  
Fig. 20. Mitosis in der späteren Entwicklung von Endosperm.  
Fig. 21. 2te. Mitosis im Embryosack.

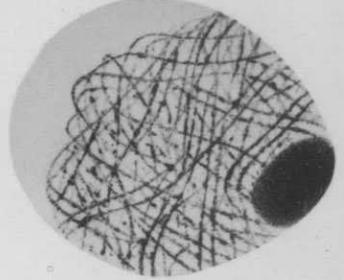
*Fig. 1.*



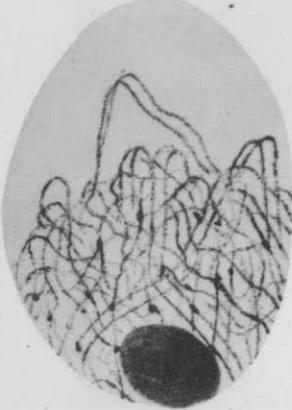
*Fig. 2.*



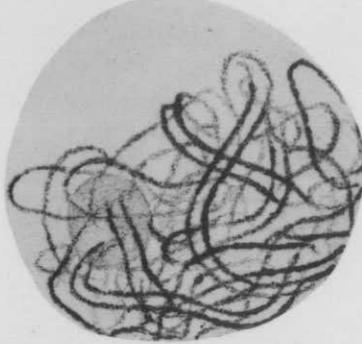
*Fig. 3.*



*Fig. 4.*



*Fig. 5.*



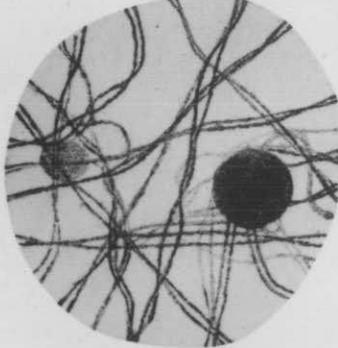
*Fig. 6.*



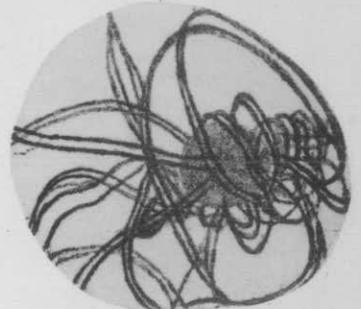
*Fig. 7.*



*Fig. 8.*



*Fig. 9.*



*Fig. 10.*



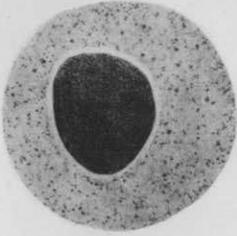
*Fig. 11.*



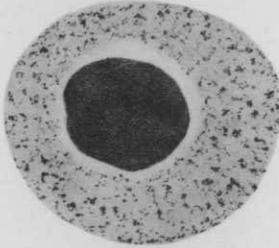
*Fig. 12.*



*Fig. 1.*



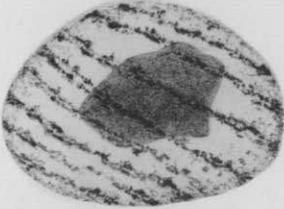
*Fig. 2.*



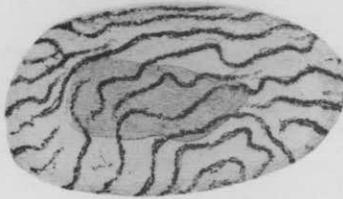
*Fig. 3.*



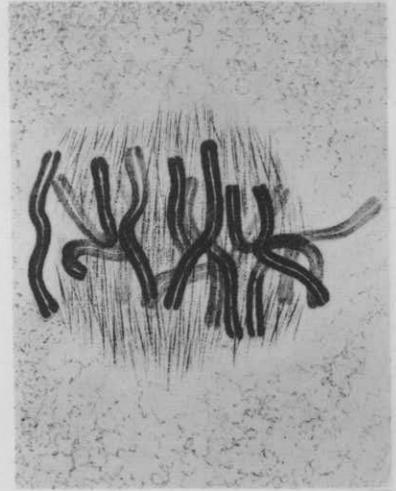
*Fig. 4.*



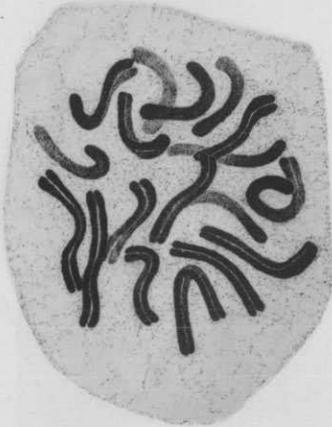
*Fig. 5.*



*Fig. 8.*



*Fig. 7.*



*Fig. 6.*

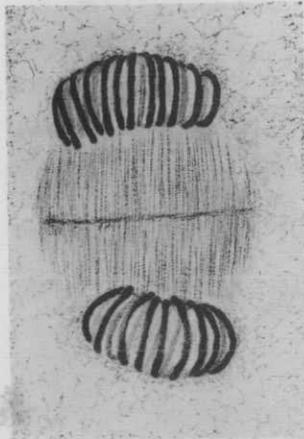


*Fig. 11.*

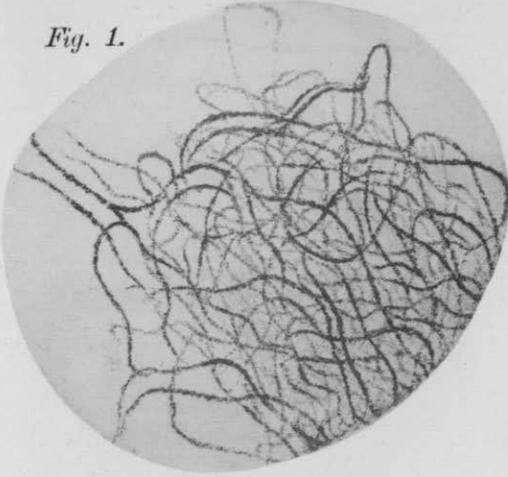
*Fig. 9.*



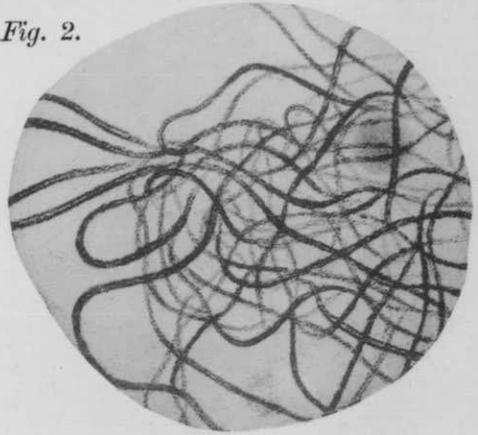
*Fig. 10.*



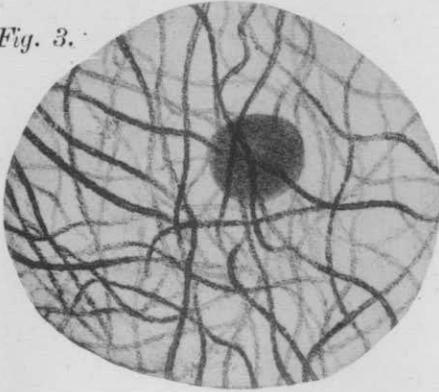
*Fig. 1.*



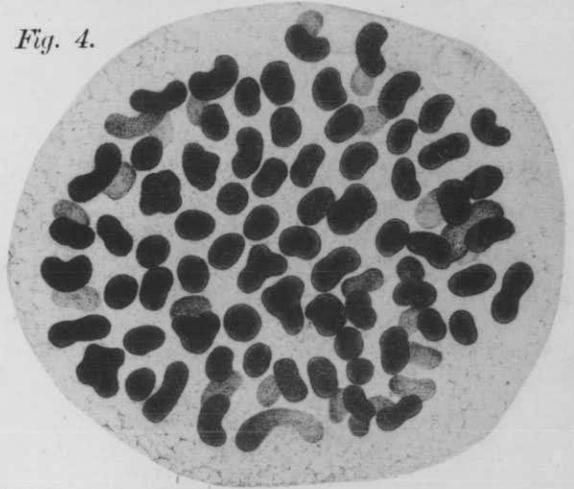
*Fig. 2.*



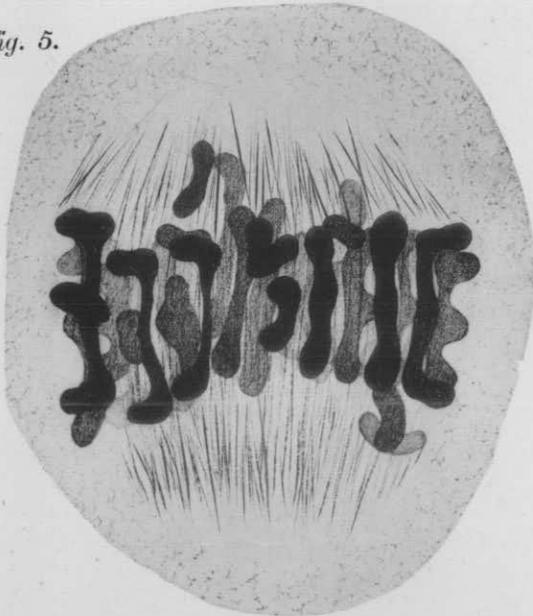
*Fig. 3.*



*Fig. 4.*



*Fig. 5.*



*Fig. 6.*

