

(Aus dem Laboratorium für Vererbungsforschung der Universität Sofia.)

ZYTOLOGISCHE UND EMBRYOLOGISCHE STUDIEN ÜBER EINIGE HIERACIUM-ARTEN.

Von
G. GENTSCHIEFF.

Mit 62 Textabbildungen (66 Einzelbildern) und Tafel I.

(Eingegangen am 3. Mai 1937.)

Einleitung.

Die Untersuchungen über die Embryoentwicklung der apomiktischen *Hieracium*-Arten haben in den letzten Jahren sehr viel zur Deutung der sich hierbei abwickelnden Vorgänge beigetragen. Während man bis vor kurzem glaubte, daß die Kernteilung in der Embryosackmutterzelle vollständig somatisch verlaufe, kommt GUSTAFSSON (1935) auf Grund seiner letzten Untersuchungen zu dem Schluß, daß es sich hier um Vorgänge handle, die nur äußerlich der somatischen Kernteilung ähneln. Seiner Meinung nach kann bei manchen apomiktischen *Hieracium*-Arten die somatische Kernteilung der Embryosackmutterzelle als eine Über-treibung (Exaggeration) der pseudohomöotypischen Kernteilung betrachtet werden. Bezüglich der Vorgänge, durch die man zu der somatischen Chromosomenzahl in der Embryosackmutterzelle dieser Arten gelangt, sind verschiedene Vermutungen ausgesprochen worden. ROSENBERG (1917) war der erste, der die Aufmerksamkeit auf den Umstand lenkte, daß bei einigen Arten der Gattung *Hieracium*, die Reduktions-teilung vollkommen normal verlaufe, während bei anderen verschiedene Übergänge zur Somatisierung der Kernteilung gefunden wurden. In der Verfolgung dieser Übergänge sieht er die Möglichkeit, die Vorgänge, die die Somatisierung der Embryosackmutterzellen bedingen, aufzuklären. In Zusammenhang mit den von ihm gemachten Beobachtungen betreffs der Bildung von Restitutionskernen in den Pollenmutterzellen einiger apomiktischer Arten, hat ROSENBERG (1927a) später die Vermutung geäußert, daß es sich wahrscheinlich bei der Embryosackentwicklung um dieselben Vorgänge handle. Von der Tatsache ausgehend, daß in den Embryosackmutterzellen der apomiktischen *Hieracium*-Arten die Bildung von Restitutionskernen nicht beobachtet wurde, nimmt GUSTAFSSON (1935) eine andere Stellung zu dieser Frage ein. Seiner Meinung nach ist die pseudohomöotypische Teilung der Mechanismus, der zu den somatischen Vorgängen im Embryosacke dieser Arten führt. In Zusammen-hang mit diesen und auch anderen von ihm gemachten Beobachtungen gelangt er zu der Vorstellung, daß bei den apomiktischen Arten von *Archieracium* die Kernteilung in den Pollenmutterzellen wie auch jene

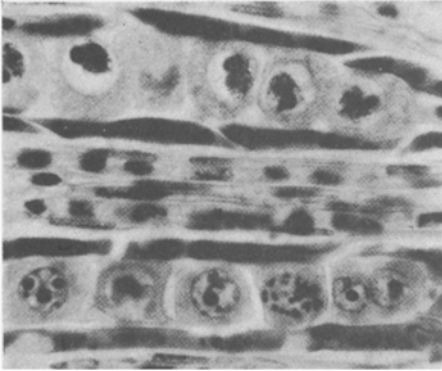


Abb. 1.

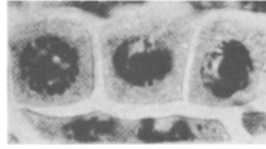


Abb. 2.



Abb. 4.

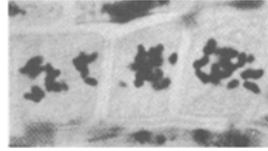


Abb. 3.



Abb. 5.

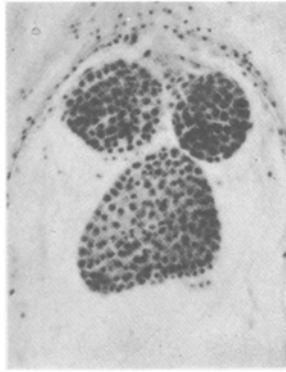


Abb. 6.

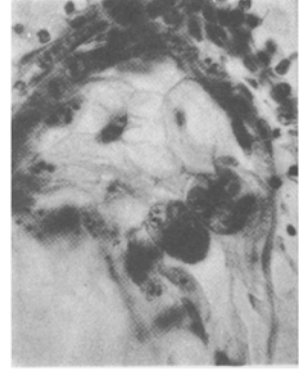


Abb. 7.

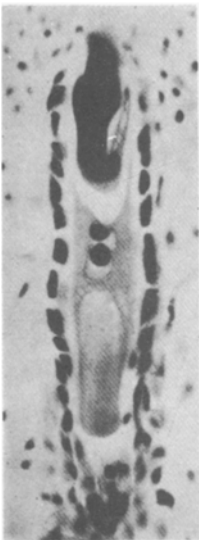


Abb. 8.

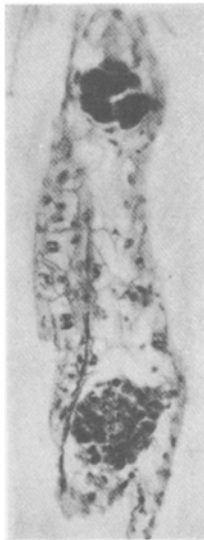


Abb. 9.

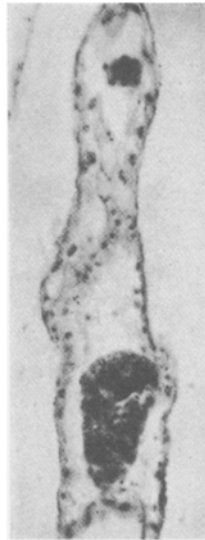


Abb. 10 a.



Abb. 10 b.

in den Embryosackmutterzellen vollkommen unabhängig voneinander verlaufen, und daß keine Parallele unter ihnen bestehe.

Wenn man in Betracht zieht, daß bei den sexuell sich entwickelnden Arten von *Hieracium* die Kernteilung in den Embryosackmutterzellen gerade so vor sich geht wie in den Pollenmutterzellen, so ist es mit Rücksicht auf die oben gemachten Feststellungen von außerordentlich großem Interesse, die Ursachen der verschiedenen Entwicklung der männlichen und weiblichen Gametophyten der apomiktischen Arten zu kennen. In Einklang mit dem dargestellten Problem wurde der Verlauf der Meiosis in den Pollenmutterzellen von einer bedeutenden Anzahl apomiktischer Arten der Gattung *Hieracium* verfolgt. Besonders bei einigen dieser Arten wurden Untersuchungen zu dem Zweck durchgeführt, die gesamte Embryoentwicklung zu verfolgen, um die vermutete Abhängigkeit zwischen der Meiosis in den Pollenmutterzellen und der Embryosackentwicklung festzustellen. Auf Grund der erzielten Ergebnisse wurde der Versuch gemacht, die Ursachen der beobachteten karyologischen Vorgänge zu erklären.

Material und Methode.

Die untersuchten Arten sind ausschließlich im Austauschweg mit ausländischen botanischen Gärten erhalten worden, wobei auch einige Arten aus dem botanischen Garten der Agronomischen Fakultät bezogen wurden. Um die entsprechenden Stadien der Pollenmutterzellen zu finden, wurden einige Blüten von der Mitte und der Peripherie der Blütenköpfchen mit Acetokarmin untersucht. Denjenigen Blütenköpfchen, die zur Untersuchung der Embryoentwicklung bestimmt wurden, ist der ganze obere Teil des Blütenköpfchens bis zum Grund der Kronenröhren, samt einem Teil des Blütenbodens ausgeschnitten worden. Dadurch wurde eine schnellere und gleichmäßigere Durchtränkung der Fixative gesichert, und auf ein Präparat kamen bedeutend zahlreichere Schnitte. Bei der Untersuchung der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen und der Embryosackentwicklung wurden nicht einzelne Blüten, sondern ganze Köpfchen geschnitten. Bei den Hieracien ist der Blütenboden fast vollkommen flach, was eine erfolgreiche Herstellung der Präparate ermöglicht. Bei allen untersuchten Arten wurde die Chromosomenzahl in den Pollenmutterzellen, sowie in den somatischen Zellen festgestellt.

Als Fixierungsmittel wurde die NAWASCHIN-Lösung gebraucht. Zwecks einer besseren Durchtränkung des Fixativs wurden die Blütenköpfchen vorher für kurze Zeit in 70%igen Alkohol getaucht. Die Fixierungszeit dauerte gewöhnlich 24 Stunden. Die Lösungen von CARNOY und BOULIN haben sich in diesem Falle als nicht geeignet erwiesen. Bei der Untersuchung der Kernteilung in den Pollenmutterzellen wurden die Objekte auf 8 und für die Embryoentwicklung auf 8 bis 25 Mikronen geschnitten. Die hergestellten Präparate wurden stets mit Hämatoxylin HEIDENHAIN gefärbt.

I. Verlauf der Meiosis in den Pollenmutterzellen.

Wie JUEL (1905) und später ROSENBERG (1917) bemerken, geht die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen der sich geschlechtlich fort-pflanzenden *Hieracium*-Arten vollkommen normal vor sich. ROSENBERG (1917, 1927a) zufolge kann man bei den apomiktischen Arten dieser Gat-

tung die folgenden drei Meiosistypen in den Pollenmutterzellen beobachten: 1. *Boreale*-Typ, der durch eine wechselnde Zahl von bivalenten Chromosomen gekennzeichnet ist; 2. *Levigatum*-Typ, in dem gar keine bivalenten



Abb. 1.



Abb. 2.

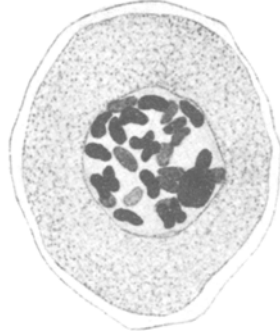


Abb. 3.

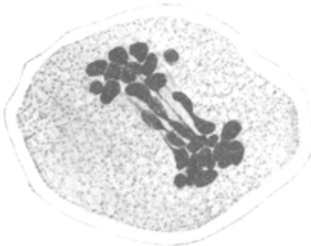


Abb. 4.

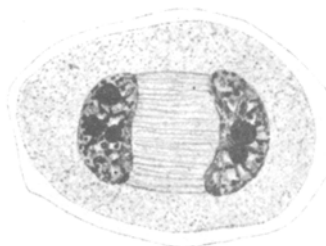


Abb. 5.

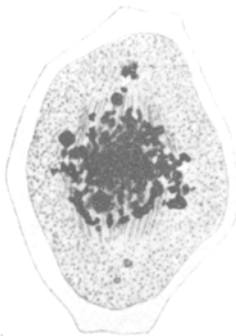


Abb. 6.

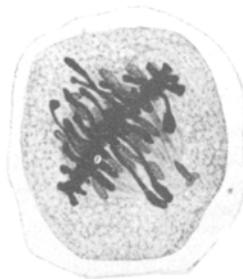


Abb. 7.



Abb. 8.

Abb. 1—8. Verschiedene meiotische Stadien in den Pollenmutterzellen von *H. canadense*, die auf eine *Boreale*-Meiosis hindeuten. Vergr. etwa 1600mal.

Chromosomen vorkommen; 3. *Pseudoillyricum*-Typ, bei welchem die Chromosomen eine vollständig somatische Gestalt aufweisen. Bei den von uns untersuchten Arten wurden alle genannten Typen beobachtet, wobei bei gewissen Arten auch Kombinationen vorkommen.

H. canadense MICH. ($2n = 27$). Charakteristisch für diese Art ist der Umstand, daß in den Pollenmutterzellen zwei vollkommen verschiedene Typen der Reduktionsteilung vor sich gehen. Bei dem ersteren beginnt die Prophase mit einer typischen Syrapsis (Abb. 1, 2). Während der

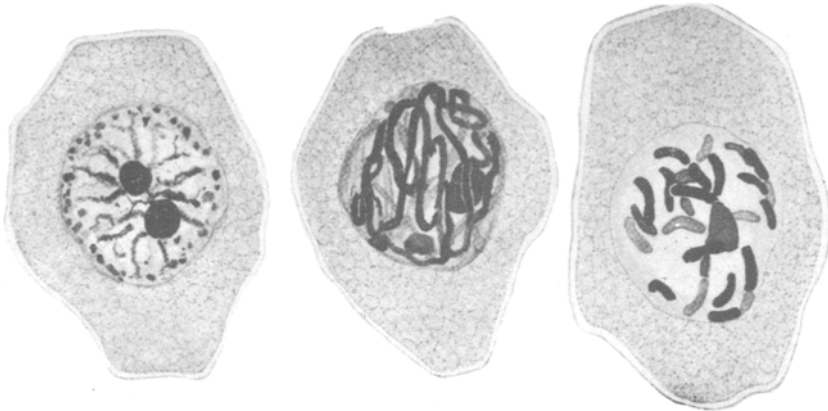


Abb. 9.

Abb. 10.

Abb. 11.

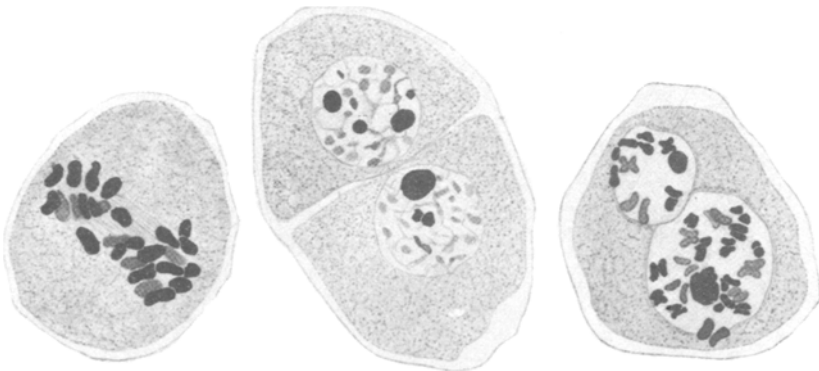


Abb. 12.

Abb. 13.

Abb. 14.

Abb. 9—14. Verschiedene meiotische Stadien in den Pollenmutterzellen von *H. canadense*, die auf eine *Levigatum*-Meiosis hindeuten. Vergr. etwa 1600mal.

Diakinese (Abb. 3) kommen in solchen Pollenmutterzellen univalente und bivalente Chromosomen vor, und zwar schwankt die Zahl der bivalenten zwischen 5—9. Als Folge einer unvollkommenen Paarung werden während der Anaphase verspätete Chromosomen beobachtet (Abb. 4). Viel seltener waren die Fälle, wo sich die univalenten schon während der ersten Teilung der Länge nach spalteten. Betreffs der Zahl der univalenten Chromosomen hat die heterotypische Anaphase ein verschieden unregelmäßiges Aussehen. In gewissen Pollenmutterzellen wurde während der Anaphase eine Veränderung des Chromatins beobachtet,

die sich durch Zersplitterung einiger Chromosomen äußerte (Abb. 6). Am Ende der ersten Teilung wurden Interkinesen beobachtet, deren Kerne typisch halbkreisförmig sind (Abb. 5). Mit Beginn der homöotypischen Teilung schreitet gewöhnlich die Degeneration fort, und gleichzeitig nehmen einige Chromosomen eine längliche Gestalt an (Abb. 7). Hier in der Abbildung haben sich die zwei homöotypischen Spindeln einander so genähert, daß sie wie eine erscheinen. Die unregelmäßige Verteilung der Chromosomen, während der homöotypischen Anaphase einiger Pollenmutterzellen wird in Abb. 8 vorgeführt. Am Ende der homöotypischen Teilung bilden sich Telophasen, deren Kerne eine verschiedene Chromosomenzahl aufweisen. Bei dieser Art ist die Bildung von normal entwickelten Pollen selten beobachtet worden.

Bei anderen Pollenmutterzellen derselben Art und oft sogar in einem und demselben Köpfchen verläuft die Teilung verschieden. Die beobachteten Unterschiede beginnen unmittelbar nach dem Ruhestadium, und auch in diesem Falle haben die Pollenmutterzellen schon in der Prophase eine vollständig abgerundete Form, jedoch einen bedeutend größeren Kern (Abb. 9—11). Mit Beginn der Prophase dehnt sich das Chromatin fadenförmig aus (Abb. 9) und kontrahiert mit ihrem Ablauf (Abb. 10). Während der Diakinese (Abb. 11) sind 27 einzelne, ziemlich lange Chromosomen ersichtlich, die sich mit Ablauf dieses Stadiums bedeutend verkürzen, um in der Metaphase sich in univalente umzubilden. In den nächsten Stadien, einschließlich der heterotypischen Anaphase, verläuft der Vorgang ähnlich dem von ROSENBERG beschriebenen *Levigatum*-Typus, wobei sich die Chromosomen ungleichmäßig verteilen (Abb. 12). In manchen Fällen spalten sich einige univalente Chromosomen schon während der semi-heterotypischen Teilung. Es ist zu bemerken, daß die Interkinese in diesem Falle (Abb. 14) dem Aussehen nach ganz verschieden von der oben beschriebenen ist (Abb. 5), und zwar sind hier die interkinetischen Kerne rund und bilden sich durch eine Trennungswand in Dyaden um (Abb. 13).

Aus dieser Beschreibung geht hervor, daß es sich hier um die zwei bei *Hieracium* vorkommenden Meiosistypen — *Boreale* und *Levigatum* — handelt, die bei ein und derselben Art gleichzeitig vorkommen. Einen solchen Fall hat auch ROSENBERG (1927a) beschrieben. Er hat bei der 27-, wie bei der 36-chromosomigen Form von *H. boreale* Metaphasen mit 27 bzw. 36 univalenten Chromosomen beobachtet und teilt mit, daß er bei Arten, die durch eine *Levigatum*-Meiosis charakterisiert sind, in den Pollenfächern der Randblüten, Pollenmutterzellen mit *Boreale*-Meiosis beobachtete. Charakteristisch für *H. canadense* ist jedoch der Umstand, daß die beiden Meiosistypen in ein und derselben Blüte vorkommen, manchmal sogar in den Fächern ein und desselben Staubbeutels. Während die von ROSENBERG beschriebenen Abweichungen in der Metaphase bzw. Anaphase vorkommen, sind bei *H. canadense* die Verschiedenheiten zwischen den beiden Vorgängen schon in der Prophase bemerkbar. Und zwar ist

bei dem einen der beiden Vorgänge eine typische Synapsis zu sehen, die bei dem anderen durch ein dem Spirem ähnliches Stadium ersetzt wird. Sehr charakteristisch für *H. canadense* sind die Übergänge zwischen den zwei beschriebenen Meiosistypen.

H. vulgatum FRIES ($2n = 27$). In den Pollenmutterzellen dieser Art verläuft die Meiosis gewöhnlich nach dem *Levigatum*-Typ, und zwar bilden sich am Ende der ersten Teilung viele Restitutionskerne. Auffallend sind

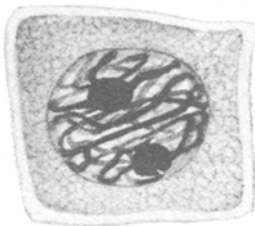


Abb. 15.

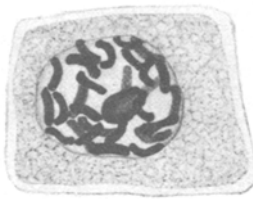


Abb. 16.

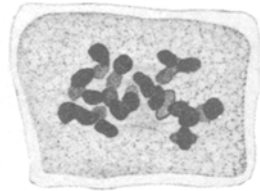


Abb. 17.

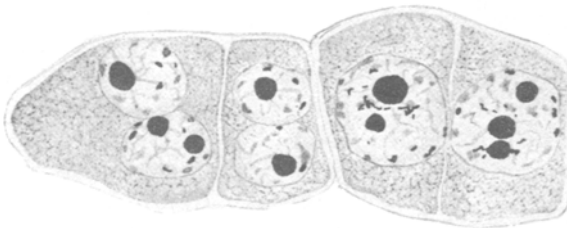


Abb. 18 a.

Abb. 18 b.



Abb. 19.

Abb. 15—19. Verschiedene meiotische Stadien in den Pollenmutterzellen von *H. vulgatum*, die auf eine *Levigatum*-Meiosis hindeuten. Vergr. etwa 1600mal.

dabei die Abweichungen von dem gewöhnlichen Kernteilungsvorgang. Es ist notwendig, zu bemerken, daß die unten angeführten Beobachtungen sich auf Pollenmutterzellen einzelner Blüten ein und derselben Pflanze beziehen.

In den meisten Fällen gehen die Kerne in den Pollenmutterzellen unmittelbar aus dem Ruhestadium ohne Synapsis, jedoch durch ein spiremähnliches Stadium in die Diakinese über (Abb. 15, 16; Tafel I, Abb. 2). Während der Anaphase sind alle Chromosomen univalent, ohne daß irgendwelche Konjugation von Chromosomen zu bemerken wäre (Abb. 17; Tafel I, Abb. 3). Die univalenten Chromosomen verteilen sich unregelmäßig zwischen den beiden Polen, wodurch die interkinetischen Kerne sehr oft eine ungleiche Chromosomenzahl aufweisen. Schon während der Interkinese spalten sich die Chromosomen der Länge nach, wodurch die darauffolgende homöotypische Teilung vollständig normal aussieht. Es ist

bemerkenswert, daß die Pollenmutterzellen von *H. canadense* schon während der Prophase eine runde Form aufweisen, wogegen diejenigen von *H. vulgatum* mehr oder weniger kantig eng aneinander gedrängt sind; sie runden sich erst während der Interkinese bzw. dem Restitutionsstadium ab. Sehr häufig degenerieren die Pollenmutterzellen während der Interkinese. In manchen Fällen kann sogar die zweite Teilung ablaufen, und die dadurch erzielten Telophasen haben das in Abb. 18a



Abb. 20.

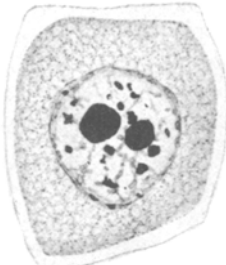


Abb. 21.



Abb. 22.

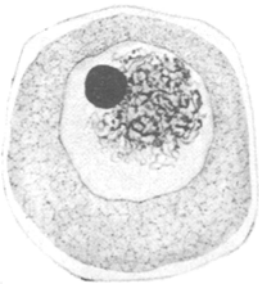


Abb. 23.

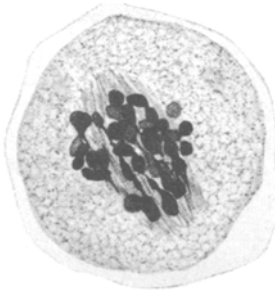


Abb. 24.

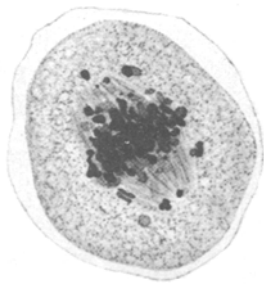


Abb. 25.

Abb. 20—25. Verschiedene meiotische Stadien in den Pollenmutterzellen von *H. vulgatum*, die auf eine *Levigatum*-Meiosis (20—22, 25) wie auch auf eine *Boreale*-Meiosis (23, 24) hindeuten. Vergr. etwa 1600mal.

gezeigte Aussehen. Oft jedoch entstehen am Ende der homöotypischen Teilung Trennungswände, wobei sich Tetraden bilden. In Fällen, wo das Restitutionsstadium alle Chromosomen in einen Kern einschließt, verhalten sich die Chromosomen ebenso wie diejenigen der interkinetischen Kerne. Hier spalten sich die Chromosomen ebenfalls der Länge nach (Abb. 19). Während der darauffolgenden homöotypischen Anaphase ist ihre Verteilung vollkommen gleichmäßig (Abb. 20), wobei sich zwei Dyadenzellen mit gleicher Chromosomenzahl bilden. Die beschriebene homöotypische Teilung erfolgt sehr selten, da die meisten Pollenmutterzellen gleich nach dem Restitutionsstadium degenerieren.

Die erste erwähnenswerte Abweichung von dem angegebenen gewöhnlichen Verlauf dieser Teilung wurde bei *H. vulgatum* in denjenigen Blüten

des Blütenköpfchens beobachtet, bei welchen die meisten Pollenmutterzellen im Restitutionsstadium sich befinden. Sehr oft beginnen die Chromosomen, nachdem sie sich während des Restitutionsstadiums der Länge nach gespalten haben, ihre Umrisse zu verlieren. Gleichzeitig mit dem Verschwinden der Chromosomen erscheinen im Kerne 2 oder 3 gut entwickelte Nukleolen (Abb. 21), die dem Kern das Ruhestadiumaussehen verleihen. Abb. 22 zeigt ein späteres Stadium, ebenfalls nach dem Verschwinden der Chromosomen, wo die Erscheinung eines lichten Hofes rings um die Nukleolen besonders auffallend ist. Manchmal beobachteten wir in der Nähe von solchen Pollenmutterzellen, die sich im Restitutionsstadium befinden, Gruppen von Pollenmutterzellen mit abgerundeter Form, in deren Kernen der Chromatinfaden sich anfänglich unklar abzeichnet, bis er das Aussehen eines typischen Bukettstadiums annimmt (Abb. 23). Wie die Beobachtungen der späteren Stadien zeigen, kontrahiert allmählich der synaptische Faden, um dann alle für eine normale Synapsis typischen Phasen durchzumachen. Es wird sehr häufig ein Strepsinema beobachtet, bei welchem stellenweise eine doppelte Fadenstruktur erscheint. Das folgende Stadium ähnelt dem gesamten Aussehen nach der für diese Art charakteristischen Diakinese, mit dem Unterschiede jedoch, daß hier die Zellen abgerundet sind. Am Anfang sind die Chromosomen länglich, einzelne sind jedoch im Gegensatz zur normalen Diakinese paarweise angeordnet. Mit fortschreitender Meiosis kontrahieren die Chromosomen, und nach Auflösung der Kernwand beginnt ein Vorgang, der dem des *Boreale*-Typs ähnelt (Abb. 24). In den Staubbeuteln, in denen Zellen im Bukettstadium vorkommen, begegnet man auch Pollenmutterzellen mit Restitutionskernen, in welchen die Chromosomen längsgespaltet sind, Zellen in der Interkinese, oder solchen, die schon zur Degenerierung neigen (Tafel I, Abb. 1). In Fällen, wo sich in den äußeren Blüten des Köpfchens die Pollenmutterzellen im Bukettstadium befanden, sind in den mittleren Blüten Pollenmutterzelle in Metaphase, semiheterotypischer Anaphase und sogar in Diakinese vorhanden. Solche Zellen, die sich in synaptischem Stadium befinden, wurden ebenso in mittleren Blüten von älteren Blütenköpfchen beobachtet, in deren Randblüten die Pollenmutterzellen degeneriert oder schon zu reifen Pollen entwickelt waren.

Bei manchen apomiktischen Arten von *Archieracium* hat ROSENBERG (1927 a) Erscheinungen in der Entwicklung der Pollenmutterzellen beobachtet, die in gewisser Beziehung zu von uns gemachten Feststellungen stehen. Obwohl nicht häufig, hat er doch bei den Arten *H. alpinum*, *H. levigatum* und *H. umbellatum* (apomiktische Form) in den Antherenfächern der Randblüten einige plasmareiche abgerundete Pollenmutterzellen beobachtet, deren Kerne die erste Teilung durchgemacht hatten. In solchen Pollenmutterzellen fand er im Gegensatz zu der bei diesen Arten vorkommenden *Levigatum*-Meiosis manche paarweise angeordnete Chromo-

somen. Interessant ist, wie auch ROSENBERG bemerkt, daß solche in der Entwicklung verspätete Pollenmutterzellen mit paarweise angeordneten Chromosomen sich nur in den Randblüten des Blütenköpfchens befinden.

Gemäß den von ROSENBERG gemachten Mitteilungen liegt die Frage nahe, ob die von uns beobachteten Bukettstadien bei *H. vulgatum* nicht die Folge solch einer verspäteten Entwicklung der Pollenmutterzellen seien. Es ist zu vermuten, daß in solchen Fällen diese Zellen durch die Verspätung in einen Zustand gebracht wurden, der physiologisch ein anderer ist als der, den die normal verlaufende Entwicklung bedingt. Diese Deutung der beschriebenen Abweichungen vom normalen Vorgang steht in Übereinstimmung mit dem von uns in Abschnitt II ausgeführten Darlegungen über die Beziehungen, in welchen diese Erscheinungen zu den Tapetumentartungen stehen.

Während der homöotypischen Teilung ist ebenfalls ein sehr interessantes Verhalten der Chromosomen beobachtet worden. Wie schon bemerkt wurde, spalten sich die Chromosomen während der Interkinese bzw. dem Restitutionsstadium der Länge nach, und die darauffolgende homöotypische Metaphase hat ein vollkommen normales Aussehen. Außer den normal aussehenden Metaphasen, die nach dem Restitutionsstadium eintreten, wurden, obwohl selten, Pollenmutterzellen beobachtet, in welchen sich während der homöotypischen Teilung ein Teil der Chromosomen der Länge nach spaltet, während sich die anderen ungespalten zwischen den Polen verteilen. Gewöhnlich endet eine solche Teilung mit Bildung von zweikernigen Zellen und, falls die Chromosomenverteilung im Gefolge der Trennwandbildung war, entstanden Dyaden. Gewöhnlich jedoch tritt in diesem Stadium die vollkommene Degeneration der Pollenmutterzellen ein. Verhältnismäßig seltener ist eine sonderbare Zersplitterung des Chromatins während der homöotypischen Teilung beobachtet worden (Abb. 25). Die Gründe für die beobachteten Unregelmäßigkeiten bei homöotypischer Teilung sind schwer aufzuklären. Unseren späteren Darlegungen zufolge ist es die Wirkung von gewissen äußeren Einflüssen, die diesen Zustand der Pollenmutterzellen bedingt.

Einige Unregelmäßigkeiten in dem Verhalten der Chromosomen nach dem Restitutionsstadium hat ROSENBERG (1927 b) bei einigen Arten der Gattung *Hieracium* mit *Levigatum*-Meiosis beschrieben. In den alten Antherenfächern, wo in manchen Pollenmutterzellen die Meiosis nach dem *Boreale*-Typ verläuft, konjugieren einige Chromosomen, um Gemini zu bilden, während sich einige univalente während der Anaphase der Länge nach spalten. Wenn durch eine solche Anaphase ein Restitutionskern gebildet wird, der univalente und bivalente Chromosomen enthält, verteilen sich während der darauffolgenden homöotypischen Anaphase die Chromosomen unregelmäßig zwischen den Polen. Wir sind jedoch nicht sicher, ob die von uns beobachtete unregelmäßige Verteilung der

Chromosomen während der homöotypischen Teilung analog der von ROSENBERG beschriebenen ist.

Vollkommen identische Erscheinungen sind ebenso bei einer normalen Interkinese zu erwarten. Wie schon bemerkt, degenerieren die meisten Pollenmutterzellen um dieses Stadium. In einigen Pollenmutterzellen spalten sich die Chromosomen der Tochterkerne der Länge nach, wobei sich Zellen mit 4 bzw. Dyadenzellen mit 2 Kernen bilden (Abb. 18a). Manchmal werden auch während der homöotypischen Teilung Unregelmäßigkeiten beobachtet (Abb. 28). Bei vielen *Hieracium*-Arten mit *Levigatum*-Meiosis verläuft der Teilungsvorgang in den Tochterkernen zu verschiedenen Zeiten. Ein ähnlicher Fall bei *H. vulgatum* wird in



Abb. 26.

Abb. 27.

Abb. 28.

Abb. 26—28. *H. vulgatum*. Pollenmutterzelle als Dyade entwickelt (26). Homöotypische Anaphase mit 4 Spindeln (27) und mit 2 Spindeln (28). Vergr. etwa 1600mal.

Abb. 26 gezeigt, aus der zu ersehen ist, daß die Chromosomen in dem einen Kern sich in Längsspaltung befinden, während sie in dem anderen verschwunden sind.

Eine andere auffallende Erscheinung, die bei dieser Art beobachtet wurde, ist das Vorkommen von Zellen mit 4 anstatt mit 2 Spindeln, die zur Bildung von achtkernigen Telophasen und dann zu achtkernigen Pollen führt (Abb. 27, 36). In unmittelbarer Nähe solcher Zellen wurden jedoch andere beobachtet, die sich wie gewöhnlich in zweiseindeligen Anaphasenstadien befunden haben (Abb. 28), und welche dem Umfang nach bedeutend kleiner waren als die Zellen mit 4 Spindeln.

Bei *Taraxacum* hat GUSTAFSSON (1935) ebenfalls Pollenmutterzellen mit mehreren Anaphasenbildern beobachtet. Er stellt sich ihre Entstehung auf die Weise vor, daß während der vormeiotischen Entwicklung sich zwischen den Pollenmutterzellen keine Trennungswände gebildet haben. Wir sind nicht sicher, ob die von uns beobachteten Fälle auf die von GUSTAFSSON vermutete Ursache zurückzuführen sind. Obwohl wir die Präparate, in welchen solche Telophasen vorkommen, sehr ausführlich

untersucht haben, waren wir nicht in der Lage, einen einzigen Fall von Pollenmutterzellen-Verschmelzungen zu finden. Zwischen den Prophasen und der semiheterotypischen Metaphase bzw. Anaphase sind keine Größenverschiedenheiten in den Pollenmutterzellen vorhanden, welche jedoch während der homöotypischen Teilung vorkommen. Außerdem konnten wir nicht, wie GUSTAFSSON angibt, Zellen finden, die mehr als 8 Kerne enthalten.

Wir haben bei dieser Art in manchen Pollenmutterzellen *Pseudoillyricum*-Meiosis beobachtet, mit dem Unterschied, daß die Chromosomen,

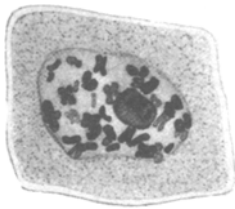


Abb. 29.

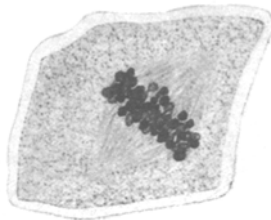


Abb. 30.

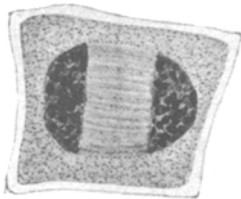


Abb. 31.

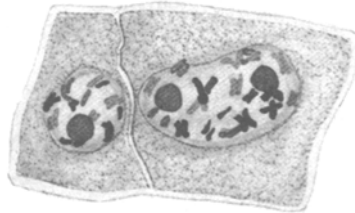


Abb. 32.

Abb. 29—32. Verschiedene meiotische Stadien in den Pollenmutterzellen von *H. vulgatum*, die auf eine *Pseudoillyricum*-Meiosis hindeuten. Vergr. etwa 1600mal.

im Gegensatz zu dem von ROSENBERG beschriebenen Vorgang bedeutend kürzer sind. In denselben Pollenmutterzellen treten während der Diakinese Depressionserscheinungen auf, denen die Längsspaltung der Chromosomen während dieses Stadiums zuzuschreiben ist. In solchen Zellen setzt sich die Äquationsteilung fort (Abb. 29, 30), wodurch Zellen mit halbkugeligen Tochterkernen entstehen (Abb. 31), die morphologisch verschieden von der normal entstandenen Interkinese (Abb. 18 b) der semiheterotypischen Teilung sind. Ob in solchen Kernen auch andere Veränderungen vor sich gehen, ist nicht klar. Es hat jedoch den Anschein, daß nach diesem Stadium die Pollenmutterzellen degenerierten oder zweikernige Pollen bildeten. Obwohl seltener, wurde in Fällen, die während der Diakinese eine Chromosomenspaltung nachweisen, eine Fragmentation der Zelle beobachtet (Abb. 32). Es ist zwar nicht ausgeschlossen, daß die Fragmentation der Pollenmutterzellen ebenso durch die Ursachen der Chromosomenlängsspaltung bedingt wird. Manchmal treten in solchen Zellen

die Depressionserscheinungen etwas später nach der semiheterotypischen Metaphase ein. Es scheint, daß sich in solchen Fällen die Chromosomen schon während der Metaphase der Länge nach spalten, eine Erscheinung, die sehr ähnlich der von GUSTAFSSON (1935) für *Taraxacum* beschriebenen pseudohomöotypischen Teilung ist (Tafel I, Abb. 4). Es ist interessant, daß wir in solchen Fällen imstande waren, alle möglichen Übergänge zwischen der pseudohomöotypischen und der semiheterotypischen Teilung zu beobachten. Diese Übergänge äußerten sich darin, daß sich in manchen Pollenmutterzellen nur einige Chromosomen der Länge nach spalteten, während sich die anderen ungespalten zwischen den Polen verteilten (Tafel I, Abb. 4). Die Extreme bei diesem Vorgang sind dann die pseudohomöotypische Teilung und die für diese Art charakteristische semiheterotypische Teilung.

Aus dem Obengesagten erhellt, daß die Längsspaltung der Chromosomen bei *H. vulgatum* auf verschiedene Weise erfolgt. Bei normalem Verlauf der Meiosis tritt die Längsspaltung nach der Interkinese bzw. nach dem Restitutionsstadium ein. In anderen Fällen jedoch, unter Einflüssen, die außerhalb des Kernes liegen, tritt die Längsspaltung während der ersten Metaphase oder schon während der Diakinese ein.

Die beschriebenen Vorgänge während der Entwicklung der Pollenmutterzellen bei *H. vulgatum* sind auch bei der Pollenbildung von Bedeutung. Bemerkenswert ist, daß sich bei dieser Art nur selten normal entwickelte Pollen bilden. In Abb. 33—38 sind verschieden gestaltete Pollenkörner wiedergegeben. Unter den abgebildeten sind wahrscheinlich keine, die durch eine unregelmäßige Chromosomenverteilung gebildet wurden. Wie aus den Abb. 33—38 hervorgeht, lassen sich die am häufigsten vorkommenden Pollen in vier Größenkategorien einteilen. Die kleinsten, einkernigen (Abb. 33) sind diejenigen, die eine gewöhnliche Meiosis durchgemacht haben. Die in Abb. 34 gezeigten sind doppelt so groß, wahrscheinlich aus Dyaden entstanden. Die größeren Pollen, wie sie Abb. 35, 37 und 38 veranschaulichen, haben entweder einen großen Kern, 2 oder 4 Kerne. Es ist klar, daß es sich hier um Pollenmutterzellen handelt, die sich nach dem Restitutionsstadium unmittelbar in Pollen gestalteten, oder um solche, die eine oder zwei Teilungen durchgemacht hatten. Die größten Pollen, die wir beobachteten, enthielten 8 Kerne (Abb. 36). In bezug auf den Durchmesser dieser vier Pollenkategorien haben wir errechnet, daß die Pollengrößen ungefähr in dem Verhältnis 1:2:4:8 stehen, was eigentlich auch zugunsten der Vermutung spricht, daß manche Pollenmutterzellen verschmelzen und nach ihrer späteren Entwicklung achtkernige Pollen bilden.

Schematisch ist die beschriebene Entwicklung der Pollenmutterzellen von *H. vulgatum* im Schema der Abb. 39 angegeben. Da die bei dieser Art beobachteten Erscheinungen sehr mannigfaltig sind, begnügen wir uns, in diesem Schema nur die auffallendsten und sicher festgestellten

Abweichungen anzuführen. In den Abb. 39, 1—8 ist der normale Verlauf angegeben. Die erste auffallende Abweichung, Bildung von Restitutionskernen und darauffolgende homöotypische Teilung, wird in der Abb. 39, 6a—9a, vorgeführt. Die Fälle, bei denen sich nach dem Restitutionsstadium die Chromosomen auflösen, sind in Abb. 39, 8a'—9a', angegeben. Die zweite auffallende Abweichung, Bildung von synaptischen Kernen nach dem Ruhestadium, zeigen uns die Abb. 39, 2b—8b. Es

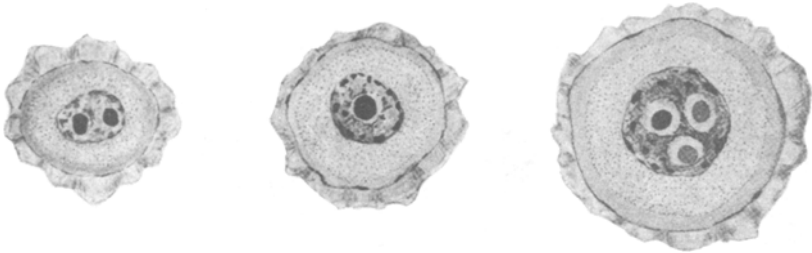


Abb. 33.

Abb. 34.

Abb. 35.

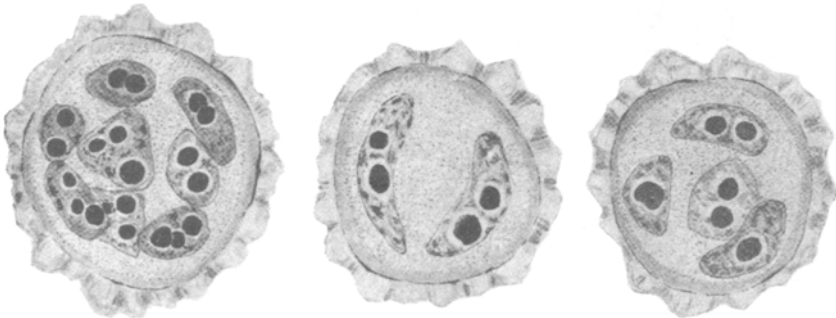


Abb. 36.

Abb. 37.

Abb. 38.

Abb. 33—38. Verschiedene Pollen, die bei *H. vulgatum* vorkommen. Vergr. etwa 1600mal.

ist zweifellos, daß sich in diesem Falle die Chromosomen nach dem *Boreale*-Typ verhalten. In demselben Schema sind Fälle von Chromosomenlängsspaltung während der Diakinese aus den Abb. 39, 4c—6c ersichtlich. Die bei manchen Pollenmutterzellen beobachtete pseudohomöotypische Teilung zeigen Abb. 39, 6d—8d und 6e—8e. In den ersten Reihen zeigen die Abb. 39, 6d—8d die normale pseudohomöotypische Teilung, während in der zweiten Reihe (Abb. 39, 6e—8e) jene Fälle angeführt sind, bei welchen sich unter den längsgespalteten Chromosomen auch ungespaltene finden. In den Abb. 39, 7f—8f sind die Fälle angeführt, in welchen die Chromosomen sich nach der Interkinese auflösen, anstatt die homöotypische Teilung einzugehen. Wie schon erwähnt wurde, ist die Trennwandbildung nach jeder Teilung fakultativ. Dieser Zustand wird im Schema durch Punkte (.) veranschaulicht.

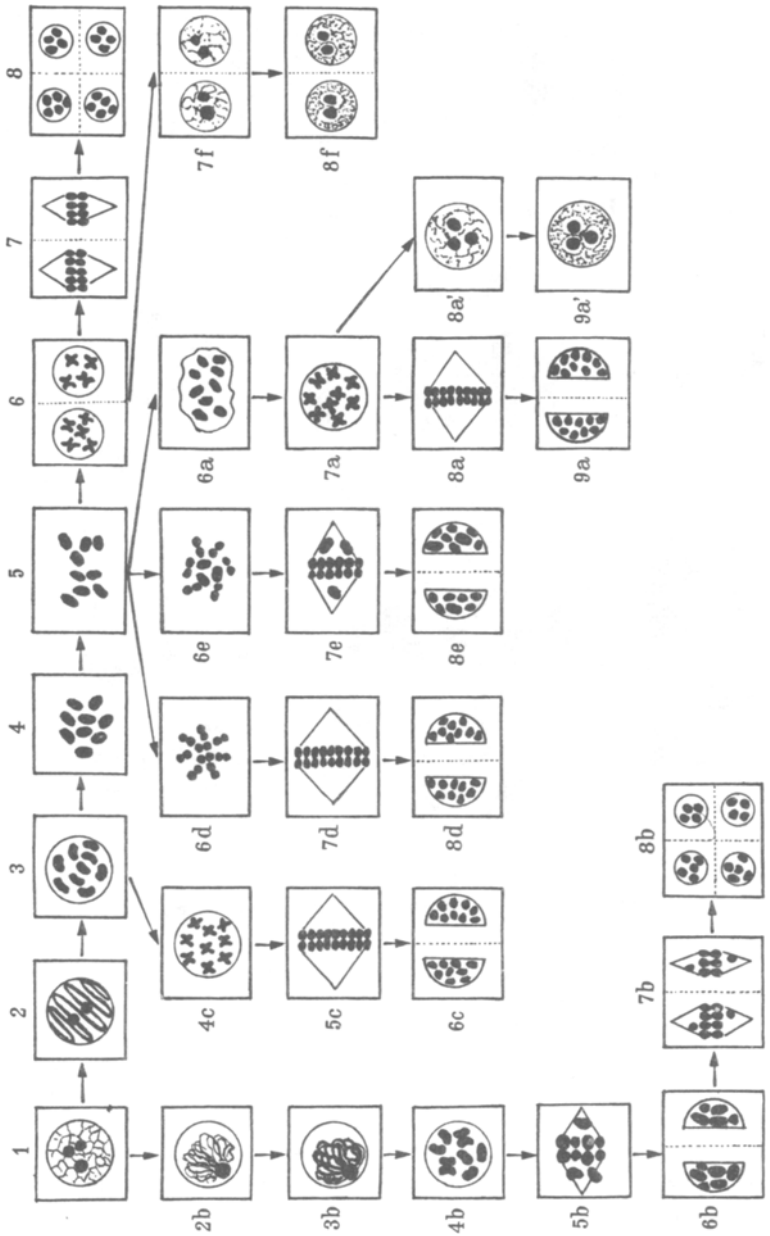


Abb. 39. Schematische Darstellung des Meiosisverlaufs in *H. vulgatum*. Die Zahl der Chromosomen in den schematischen Figuren ist 9, entsprechend der Chromosomenzahl 27.

H. pulmonarioides VILL. ($2n = 36$). Wie auch ROSENBERG (1927a) feststellte, ähnelt die Kernteilung in den Pollenmutterzellen dieser Art dem *Levigatum*-Typ. Die Prophase (Abb. 40, 41) ist hier einem Spirem

ähnlich. Während der Diakinese lassen sich leicht 36 univalente Chromosomen unterscheiden, die während der späten Anaphase oder der frühen Interkinese eine Längsspaltung aufweisen. Gewöhnlich degenerieren in diesem Stadium viele Pollenmutterzellen. In den Fällen, wo sich Restitutionskerne bilden, spalten sich die Chromosomen während der homöotypischen Anaphase der Länge nach, und gleich nachher treten Degenerationserscheinungen auf. Es kommt nicht zur Bildung von normalem Pollen. Charakteristisch für diese Art ist, daß die Chromosomen in ein und demselben Stadium die verschiedensten Gestalten aufweisen. Die Abb. 42 und 43 veranschaulichen die diesbezüglichen Extreme. In Abb. 42 sind die Chromosomen während der Metaphase länglich, den

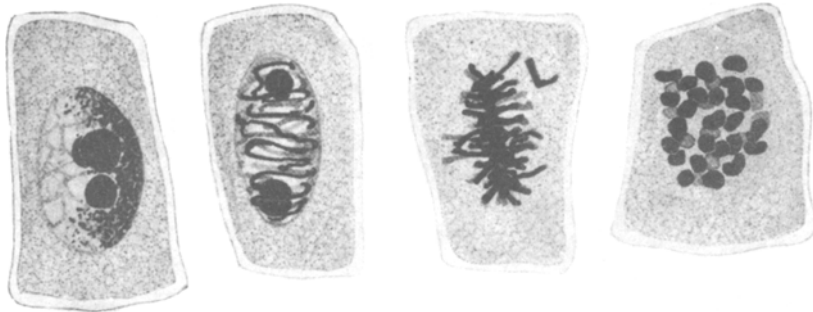


Abb. 40.

Abb. 41.

Abb. 42.

Abb. 43.

Abb. 40—43. Verschiedene meiotische Stadien in den Pollenmutterzellen von *H. pulmonarioides*. Vergr. etwa 1600mal.

somatischen ähnlich, während in Abb. 43 die Chromosomen in demselben Stadium der Metaphase stark verkürzt sind. Es sind zahlreiche diesbezügliche Übergänge in den Antherensäcken ein und derselben Blüte beobachtet worden.

H. echinoides LUMN. ($2n = 36$). Diese Art gehört zu der Untergattung *Pilosella*. Die Samen sind uns vom Botanischen Garten der Belgrader Universität geliefert worden. Die sich daraus entwickelnden Pflanzen waren im Aussehen ziemlich verschieden voneinander. Für unsere Studien wurde in bezug auf den Verlauf der Meiosis nur eine Pflanze untersucht, die mit einem Exemplar unseres Herbariums unter derselben Bezeichnung identisch war. Es stellte sich heraus, daß hier der Meiosisverlauf dem *Pseudoiyllyricum*-Typ ähnelt, was insofern von Interesse ist, als eine derartige Meiosis für die *Pilosella*-Arten bisher unbekannt war. Wir sind jedoch nicht sicher, ob die untersuchte Pflanze richtig typisch für die angegebene Art sei, besonders, wenn wir die beobachteten Abweichungen unter den Abkömmlingen in Betracht ziehen. Die Reduktionsteilung dieser Art zeitigte einige sehr bemerkenswerte Erscheinungen; so konnte z. B. in manchen Pollenmutterzellen eine Reihe von Übergängen zum

Levigatum-Typus beobachtet werden, wobei einige Chromosomen eine Äquationsteilung durchmachten, während sich die anderen zwischen den Polen als univalente verteilten. In gewissen Fällen tritt die Längsspaltung einiger Chromosomen in dem Augenblick ein, wo sich die Chromosomen nach den Polen bewegen. Da solche Chromosomen sich gewöhnlich verspäten, gewinnt man den Eindruck einer unregelmäßigen Teilung (Abb. 46). Es wurden auch einzelne Fälle beobachtet, wo die Kernteilung

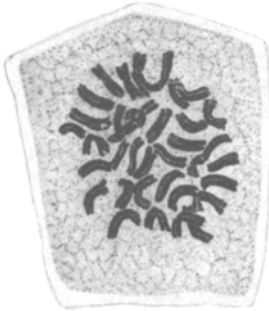


Abb. 44.

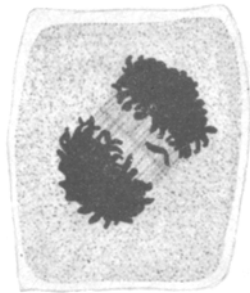


Abb. 45.

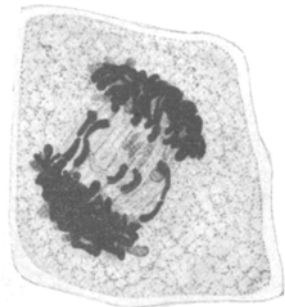


Abb. 46.

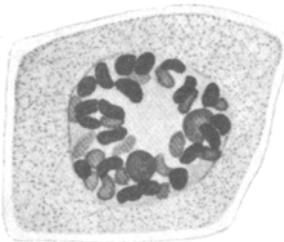


Abb. 47.

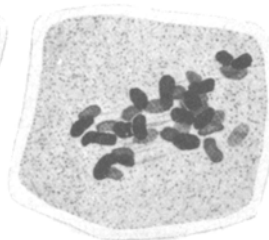


Abb. 48.

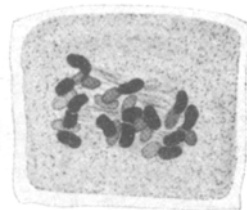


Abb. 49.

Abb. 44—49. Verschiedene meiotische Stadien in den Pollenmutterzellen von *H. echioides*, die auf eine *Pseudoillyricum*-Meiosis (44—46), wie andere auf eine *Levigatum*-Meiosis (47, 48) hindeuten. 49 *H. murorum*. Semiheterotypische Anaphase. Vergr. etwa 1600mal.

dem *Levigatum*-Typ ähnlich ist (Abb. 48). Charakteristisch für diese Art ist die Mannigfaltigkeit der Chromosomengestalt. Die typische Chromosomenform dieser Art ist in Abb. 44 gegeben. Außer derartigen Chromosomen kommen in manchen Pollenmutterzellen, die sich in der Ana- oder Metaphase befinden, verschieden kontrahierte vor. Nach unseren Beobachtungen hängt die Gestalt der Chromosomen von dem Verlauf der Prophase ab. In den meisten Fällen ist eine spiremähnliche Prophase beobachtet worden, bei welcher der Chromatinfaden bei fortschreitender Kernteilung immer deutlicher hervortritt. In den folgenden Stadien tritt die Kernkontraktion ein, bevor sich die Chromosomen abgesondert haben, und der Vorgang geht in das Metaphasenstadium über (Abb. 50a,

b, c, d). Es scheint, daß die Längsspaltung der Chromosomen während des Kontraktionsstadiums stattfindet, da die längsgespalteten Chromosomen während der Metaphase klar zu sehen sind (Abb. 44). Bei einem derartigen Verlauf der Prophase erscheinen die Chromosomen während der Metaphase in typisch länglicher Form. In manchen Pollenmutterzellen jedoch verläuft die Prophase verschieden. In solchen Fällen geschehen die Querteilung des Fadens und die Absonderung der Chromosomen zu Beginn der Diakinese, ohne daß der Kern das Kontraktionsstadium durchmacht. Es scheint, daß in solchen Pollenmutterzellen die Prophase ziemlich langsam verläuft, wodurch die Chromosomen eine Kontraktion durchmachen, um in der späten Diakinese kugelförmig zu erscheinen (Abb. 47). Auffallend ist in diesem Falle, daß in Zellen, wo sich die Chromosomen

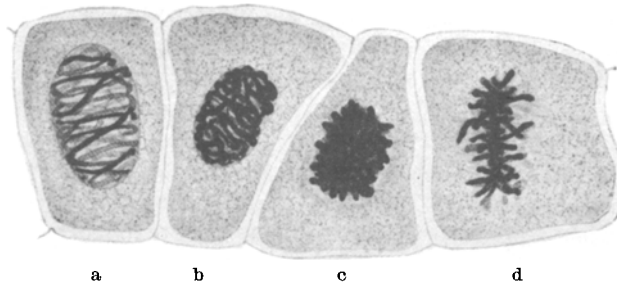


Abb. 50. Verschiedene meiotische Stadien in den Pollenmutterzellen eines Antherenfaches von *H. echinoides*. Vergr. etwa 1600mal.

stark verkürzten, die Meiosis ähnlich dem *Levigatum*-Typ verläuft (Abb. 48). In diesem Falle scheint eine gewisse Beziehung zwischen der Form und dem Verhalten der Chromosomen während der Metaphase zu bestehen. Gewöhnlich verläuft in den Pollenmutterzellen mit länglichen somatischen Chromosomen, die das Kontraktionsstadium mitgemacht haben, der Vorgang ähnlich dem des *Pseudoillyricum*-Typus (Abb. 44, 45, 46). Je mehr sich die Chromosomen verkürzen, desto mehr weicht der Verlauf dieses Typus ab, insofern als sich nur ein Teil der Chromosomen längsspaltet, die anderen sich jedoch ungespalten zwischen den Polen verteilen oder sich auch der Länge nach spalten, bevor sie zu den Polen gelangen. Die äußerste Abweichung ist der vollkommene Übergang zum *Levigatum*-Typus (Abb. 47, 48). Alle die beschriebenen Erscheinungen trifft man manchmal in ein und demselben Blütenköpfchen an.

Sehr eigentümlich ist hier die Spindelstellung in der Zelle. Wie aus Abb. 50 zu ersehen ist, sind die Pollenmutterzellen kantig und dicht aneinander gedrängt. Während der Kern in der Prophase eine normale Stellung einnimmt, entwickelt sich die Teilungsfigur in der Anaphase in diagonaler Richtung, und nach der endgültigen Verteilung der Chromosomen zwischen den Polen erscheint die Trennungswand senkrecht zu der Teilungsfigur (Abb. 45).

Außer bei den bisher beschriebenen Arten wurde die Meiosis auch bei einigen anderen verfolgt. Da sie keine bemerkenswerten Abweichungen in ihrer Meiosis aufweisen, werden wir uns ganz kurz fassen.

H. auricula L. (2 n = 18). Wie auch ROSENBERG (1908) mitteilte, hat diese Art eine vollständig normale Meiosis. Dasselbe gilt auch für *H. stoloniferum* DESF. (2 n = 36). In sehr seltenen Fällen kommen bei letzterem während der heterotypischen Anaphase verstreute Chromosomen vor. Der Pollen jedoch sieht vollständig normal aus.

H. pilosella L. (2 n = 45). Wie CHRISTOFF und POPOFF (1933) mitteilten, verläuft hier die Meiosis vollkommen ähnlich dem *Boreale*-Typus, wobei bis 18 bivalente und 9 univalente Chromosomen beobachtet wurden. Ähnlich verläuft auch die Meiosis bei den Arten *H. praealtum* (WILL.) N. P. (2 n = 45) und *H. pratense* TAUCH. (2 n = 45).

H. saxifragum FR. (2 n = 27). Die Meiosis verläuft hier nach dem *Boreale*-Typ. Während der homöotypischen Anaphase wurden verspätete Chromosomen beobachtet. Es wurden Pentaden, Hexaden u. a. gefunden. Gut entwickelte Pollen sind selten. Auch in *H. Heldreichii* BOISS. (2 n = 27) verläuft die Meiosis auf gleiche Art.

Bei *H. vogesianum* (2 n = 36) kommt der *Levigatum*-Typ vor. In seltenen Fällen bilden sich Pollen, die aber aller Wahrscheinlichkeit nach nicht keimfähig sind. *Levigatum*-Meiosis wurde ebenfalls bei *H. murorum* L. (2 n = 27, Abb. 49) und *H. marmoreum* PANČ. (2 n = 27) beobachtet.

II. Über die Ursachen der Abweichungen in der Meiosis der Hieracien.

Es ist zu bemerken, daß über die Entwicklung der Pollenmutterzellen bei den Hieracien viele Untersuchungen angestellt wurden, die die beobachteten karyologischen Phänomene morphologisch in Zusammenhang mit phylogenetischen Problemen behandeln. Selten sind die Arbeiten, die die Ursachen der Abweichungen in der Meiosis einzelner Arten berühren. Den beobachteten karyologischen Vorgängen bei *Hieracium* stellt ROSENBERG (1927 a) diejenigen gegenüber, die künstlich durch äußere Einflüsse (Kälte, erhöhte Temperatur, anästhesierende Mittel usw.) hervorgerufen werden und glaubt, daß bei den Arten dieser Gattung die Ursache hierfür die Hybridisation bzw. die Unverträglichkeit der Chromosomen sei. Indem GUSTAFSSON (1935) später die Frage über die Degeneration der Pollenmutterzellen bei den *Archieracium*-Arten behandelt, bemerkt er, daß hier die Möglichkeit einer physiologischen Störung in deren Pollenmutterzellen die Ursache sein könne. Es liegt außer Zweifel, daß die Unverträglichkeit der elterlichen Chromosomen die Ursache für die beobachteten Unregelmäßigkeiten der Meiosis bei den Hieracien ist. Dafür sprechen die Untersuchungen einiger Art- und Gattungsbastarde (*N. Tabacum* × *N. glutinosa*, CLAUSEN und GOODSPEED 1925, *Aegilops* × *Triticum*, TSCHRMACK und BLEIER 1926), bei denen ähnlich wie bei den

apomiktischen Arten von *Hieracium* die Reduktionsteilung derart verläuft, daß sich dadurch Zellen mit somatischer Chromosomenzahl bilden. Es ist jedoch kaum anzunehmen, daß dies die Ursache sei, weshalb sich schon vor der Diakinese die Chromosomen bei manchen Pollenmutterzellen von *H. vulgatum* spalten und nicht die für diese Art charakteristische *Levigatum*-Meiosis durchmachen.

Die auffallenden karyologischen Phänomene, die in den Pollenmutterzellen der parthenogenetischen *Hieracium*-Arten vorkommen, müssen in bezug auf die Ursachen, durch welche sie bedingt werden, aufgeklärt werden. Vor allem liegt die Wahrscheinlichkeit nahe, daß diese Erscheinung auf der Verschiedenheit der Chromatinmassen beruht, die durch die Hybridisation in enge Berührung gekommen sind. Da die Faktoren, die diese Erscheinungen verursachen, intern und für alle Pollenmutterzellen der Pflanze identisch sind, folgt, daß auch die Meiosis in allen Pollenmutterzellen gleichartig verlaufen muß. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß Einflüsse, die außerhalb des Kernes stehen, von Bedeutung sind; letzteren sind auch wir geneigt, die zahlreichen Abweichungen in der Meiosis dieser Arten zuzuschreiben. Die Vermutung liegt nahe, daß Einflüsse interner und externer Art die Abweichungen in der Meiosis der apomiktischen Arten der Gattung *Hieracium* verursachen.

Unter den beobachteten Abweichungen in der Meiosis, die in den verschiedenen Pollenmutterzellen ein und derselben Art vorkommen, sind diejenigen am auffallendsten, die während der Meiosis ein verschiedenes Verhalten der Chromosomen aufweisen; so war z. B. die Meiosis in gewissen Pollenmutterzellen von *H. canadense* dem *Boreale*-Typ, in anderem dem *Levigatum*-Typ ähnlich. Es wurden aber Fälle beobachtet, in welchen die beiden Typen schon während der Prophase oder während der folgenden Stadien ineinander übergingen. Die Längsspaltung der Chromosomen geschieht bei *H. vulgatum* während der Interkinese bzw. während des Restitutionsstadiums, kann jedoch, wie gezeigt wurde, schon in der Diakinese oder der ersten Metaphase stattfinden. Charakteristisch sind auch die morphologischen Eigentümlichkeiten der Chromosomen, die bei ein und derselben Pflanze beobachtet wurden. So sind z. B. die für die *H. echinoides* typischen Chromosomen länglich, somatisch. Bei derselben Art sind jedoch Chromosomen in ein und demselben Stadium beobachtet wurden, die in verschiedenen Graden verkürzt sind, so daß die Chromosomen manchmal ein fast rundliches Aussehen haben. Eine Bildung von Trennungswänden nach je einer Kernteilung scheint nicht obligat zu sein. Ein Beweis hierfür ist das Vorkommen bei *H. vulgatum* von Telophasen und Pollen mit 1, 2, 4 und 8 Kernen. Es treten auch sehr verschiedene Formen von Degenerationserscheinungen in den Pollenmutterzellen ein. Bei sehr vielen Pollenmutterzellen schließt der Degenerationsvorgang mit der Interkinese ab. Manche Pollenmutterzellen kommen

zur vollständigen Entwicklung und bilden einen vollkommen normal aussehenden Pollen. Es kommen jedoch auch Fälle vor, wo der Degenerationsbeginn bedeutend vor die Interkinese fällt.

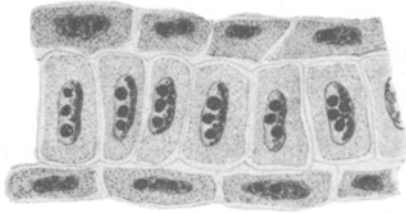


Abb. 51.

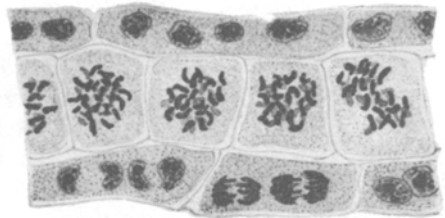


Abb. 52.

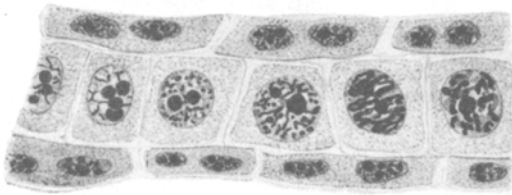


Abb. 53.

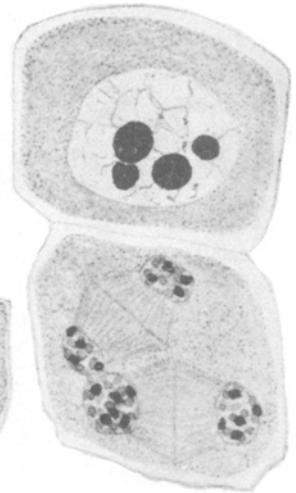


Abb. 55.

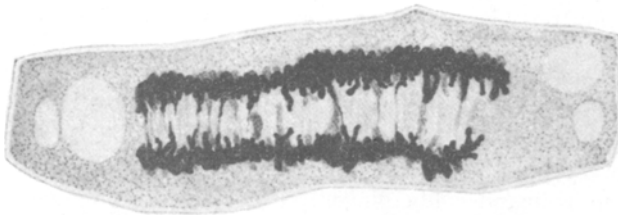


Abb. 54.



Abb. 56.

Abb. 51—56. *H. pulmonarioides*. 51—53. Antherenfächer mit Pollenmutterzellen in früher Prophase (51), in später Prophase (53) und in Metaphase (52), welche von einkernigen (51), zweikernigen (53) und vierkernigen (52) Tapetenzellen umschlossen sind. 54. Tapetenzelle in Anaphase. 55. Zwei Pollenmutterzellen, die eine nach dem Restitutionsstadium und die andere in Telophase. 56. Eine Tapetenzelle von *H. echioides* mit mehreren Anaphasenspindeln. Abb. 51—53 Vergr. etwa 700mal, Abb. 54—56 Vergr. etwa 1600mal.

DARLINGTON (1932) zufolge wird die Eigentümlichkeit der Chromosomen während der Meiosis nicht nur von deren Konstitution, sondern auch von der Gesamtheit der Entwicklungszustände bzw. der Zeit der Kernteilung und der Häufigkeit der Chromosomenüberkreuzung bedingt. Dieser Gedanke ist das wichtigste Postulat in DARLINGTONS „Precocity Theory“ und weist deutlich auf die Ursachen hin, die für das Verhalten der Chromosomen während der Meiosis von Wichtigkeit sind. Daraus folgt, daß bei gleichartigem Chromatin der Pollenmutterzellen einer Pflanze das verschiedene Verhalten der Chromosomen, das in einigen *Hieracium*-Arten beobachtet wurde, auf die von DARLINGTON vermuteten Bedingungen zurückzuführen sei.

Auffallend ist bei der Meiosis dieser *Hieracium*-Arten, daß die Degeneration der Pollenmutterzellen gleichzeitig mit der Degeneration der Tapetenzellen eintritt. Diese Erscheinung ist insofern allgemein, als die Pollenmutterzellen in enger ernährungsphysiologischer Abhängigkeit von den Tapetenzellen stehen. Von Bedeutung ist die Tatsache, daß, während bei den Arten mit normal verlaufender Meiosis das Tapetum nach voller Entwicklung der fertigen Pollen zu degenerieren beginnt, dies bei apomiktischen Arten schon lange vor der Entwicklung der Pollenmutterzellen der Fall ist.

Bei den apomiktischen Arten der Gattung *Hieracium* sind die Tapetenzellen um die sich im Ruhestadium oder zu Beginn der Prophase befindlichen Pollenmutterzellen einkernig. Je mehr die Meiosis fortschreitet, um so zahlreicher sind die Kerne in den Tapetenzellen, und zwar geschieht die Vermehrung in der Progression 1:2:4 usw. Die Abb. 51 stellt den Teil eines Antherenfaches von *H. pulmonarioides* dar, in welchem sich die Pollenmutterzellen in früher Prophase befinden. Die Tapetenzellen haben hier nur einen Kern. In Abb. 53 sind die Pollenmutterzellen schon in der Diakinese, und die Tapetenzellen sind zweikernig. In den Fällen, wo sich die Pollenmutterzellen in Meta- und Anaphasestadium befinden, sind die umgebenden Tapetenzellen vierkernig (Abb. 52). In den peripheren Blüten älterer Blütenköpfchen sind in den Tapetenzellen sogar 8 Kerne beobachtet worden. Die Feststellung der Kernzahl in den Tapetenzellen um die Pollenmutterzellen älteren Stadiums ist wegen Verflechtung der Kerne sehr schwierig. Die gesamte Chromatinmasse weist in solchen Fällen eine Zusammenschmelzung von vielen Kernen auf. Bedenkt man, daß die Pollenmutterzellen während der Meiosis in innigster Beziehung zum Tapetum stehen, so liegt die Vermutung nahe, daß die Anhäufung von Kernen in der Tapetenzelle durch den Wegfall der Trennungswände nach den Kernteilungen zustande komme. Bei den meisten von uns untersuchten apomiktischen Arten von *Hieracium* ist das Tapetum nach drei sukzessiven Teilungen vollkommen degeneriert, wonach sich die achtkernigen Tapetenzellen entwickelten. Manchmal erscheinen in solchen Zellen verschieden große Vakuolen (Abb. 54), die öfters zusammenschmelzen.

Charakteristisch für diesen Zustand ist die Tieferfärbung des Chromatins und des Protoplasmas. Außerdem beobachtet man in vielen Tapetenzellen mehrere Spindeln (Abb. 56), die nicht auf die Verschmelzung aller Kerne deuten.

Für die sexuell sich fortpflanzenden Arten von *Hieracium* ist die Korrelation zwischen der Kernzahl in den Tapetenzellen und dem Verlauf der Meiosis in den Pollenmutterzellen ebenfalls von Bedeutung. Das, was die Tapetumentwicklung bei den sexuellen Arten von der Tapetumentwicklung der apomiktischen Arten unterscheidet, ist die bei den letzteren viel früher als bei den sexuell sich entwickelnden Arten auftauchende Degeneration. Während bei den sexuellen Arten die Tapetumdegeneration nach vollständiger Entwicklung der Pollen eintritt, geschieht dies in den apomiktischen Arten weit vor der vollständigen Entwicklung der Pollenmutterzellen. Wir sind daraus zu schließen geneigt, daß sich physiologisch die Vorgänge in dem Tapetum der sexuellen Arten harmonisch mit den Entwicklungsvorgängen der Pollenmutterzellen abspielen, weshalb auch die Meiosis hier normal verläuft. Unseren Beobachtungen zufolge tritt die Tapetumdegeneration in den apomiktischen Arten ein, wenn die Meiosis in den Pollenmutterzellen noch im Gang ist, was ungünstige physiologische Bedingungen für die späteren Entwicklungsstadien in den Pollenmutterzellen zur Folge hat. Es ist zu vermuten, daß die wachsende Nichtübereinstimmung zwischen der Entwicklung des Tapetums und der Pollenmutterzellen die Ursache für das beobachtete abweichende Chromosomenverhalten bei *Hieracium* ist. Dies wird deutlich durch die Abb. 55 aufgeklärt, wo in zwei nebeneinanderliegenden Pollenmutterzellen von *H. pulmonarioides* die eine die homöotypische Teilung beendet, während der Kern der anderen, nachdem er das Restitutionsstadium durchgemacht hat, zu degenerieren beginnt. Dies zeigt, daß durch das Restitutionsstadium die Teilung verzögert wurde; die weitere Entwicklung der Zelle geht unter physiologisch ungünstigen Bedingungen vor sich deswegen, weil die Tapetenzellen sich physiologisch in einem Zustand befinden, der nicht dem Entwicklungszustand der Pollenmutterzellen entspricht. Hieraus läßt sich der Schluß ziehen, daß das Restitutionsstadium ein bestimmendes Moment in der Entwicklung solch einer Pollenmutterzelle ist. Zugunsten dieser Vermutung spricht auch der Umstand, daß sehr viele Degenerationserscheinungen in der Pollenmutterzellenentwicklung nach dem Restitutionsstadium eintreten. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die disharmonische Tapetum- und Pollenmutterzellenentwicklung auch auf anderen Ursachen beruht. So hat ROSENBERG (1927a) mitgeteilt, daß bei einigen apomiktischen Arten von *Archieracium* die Randblüten des Blütenköpfchens, welche degenerierende Pollenmutterzellen besitzen, auch Pollenmutterzellen enthalten, die reich an Protoplasma sind, und deren Kerne sich in semiheterotypischer Anaphase befinden. Bei solchen

in der Entwicklung verspäteten Pollenmutterzellen hat er Gemini beobachtet, eine seltene Erscheinung bei diesen Arten mit *Levigatum*-Meiosis. Seiner Meinung nach ist es von Bedeutung, daß eine solche Geminibildung nur in den Randblüten des Blütenköpfchens zu beobachten ist. In einem anderen Aufsatz teilt ROSENBERG (1927b) einen solchen Fall bei der apomiktischen Form von *H. umbellatum* mit, wo in ihrer Entwicklung verspätete Pollenmutterzellen ein abweichendes Chromosomenverhalten nach dem Restitutionsstadium gezeigt haben. Es scheint dieses Verhalten identisch mit dem von uns bei *H. canadense* und *H. vulgatum* beobachteten zu sein, in deren Pollenmutterzellen wir manchmal eine typische Synapsis anstatt der spiremähnlichen Prophase fanden. Auf Grund der angeführten Beobachtungen geht klar hervor, daß es sich in diesem Falle um eine Nichtübereinstimmung zwischen dem physiologischen Zustande des Tapetums und jenem der Pollenmutterzellen handelt, wonach die jungen Pollenmutterzellen, die in alten Antherenfächern eingeschlossen sind, ihre Entwicklung unter nicht normalen Bedingungen fortsetzen. Dementsprechend ist zu erwarten, daß diese Nichtübereinstimmung zwischen der Entwicklung der Pollenmutterzellen und der Tapetenzellen eine Folge der Verzögerung der Teilungsvorgänge in den Pollenmutterzellen sein könne.

In den Fällen, wo es sich um die Einwirkung von äußeren Faktoren auf die Pollenmutterzellen handelt, sind die beobachteten Anomalien nicht immer der Tapetumdegeneration bzw. den Ernährungsstörungen des Tapetums zuzuschreiben. Es werden z. B. sehr häufig bedeutende Degenerationserscheinungen in einer Anthere oder einer Blütengruppe beobachtet, wo es sich jedoch um Degenerationserscheinungen handelt, die gleichzeitig in den Pollenmutterzellen, im Tapetum, sowie in den umgebenden Geweben vor sich gehen. Gewöhnlich werden solche Vorgänge auf mechanische Eingriffe, Fäulnisvorgänge, parasitäre Erkrankungen usw. zurückgeführt. Das Bild, das diese Einwirkungen ergeben, ist keineswegs identisch mit dem Degenerationsvorgang, der in dem Tapetum und den Pollenmutterzellen vor sich geht, da der Einfluß des entarteten Tapetums auf die Pollenmutterzellen ein anderer ist. Vor allem tritt in diesem Falle die Entartung nicht plötzlich, sondern erst allmählich, mit dem Altern der Tapetenzellen, ein. Diese Art des Degenerationsvorganges bei dem Tapetum trägt wahrscheinlich dazu bei, eine Stockung der Zufuhr von Nährstoffen zu den Pollenmutterzellen zu verhüten, was die allmähliche, wenn auch unter ungünstigen Verhältnissen, stattfindende Entwicklung der Pollenmutterzellen zur Folge hat. Unserer Meinung nach ist dies die Ursache für das abweichende Verhalten der Chromosomen, welches im ersten Teil dieser Abhandlung beschrieben wurde.

III. Beobachtungen über die Embryosackentwicklung.

Während über die Embryosackentwicklung der Arten der Untergattung *Pilosella* eine Reihe von Arbeiten vorliegt (ROSENBERG 1906, 1908; OSTENFELD 1904, 1910), wurden die Arten der Untergattung *Archieracium* in dieser Hinsicht sehr wenig untersucht. ROSENBERG (1917) zufolge geht die Embryosackentwicklung dieser Arten nach dem *Antennaria*-Schema vor sich, wobei sich die Embryosackmutterzelle unmittelbar zum Embryosack entwickelt. BERGMANN (1935) hat jedoch Dyadenbildung (*Taraxacum*-Schema) beobachtet, und zwar sind BERGMANN wie auch ROSENBERG der Meinung, daß die erste Teilung der Embryosackmutterzellen vollkommen somatisch verlaufe. Später hat GUSTAFSSON (1935) seine Ansichten hierüber geändert. Die in den Pollenmutterzellen häufig vorkommende Bildung von Restitutionskernen ist in den Embryosackmutterzellen unbekannt. Dies gibt GUSTAFSSON Anlaß zu vermuten, daß die pseudohomöotypische Teilung eine Bedingung für die Entwicklung von diploiden Embryosäcken sei.

Unsere Untersuchung bezweckte die Verfolgung der vollständigen Embryosackentwicklung bei den verschiedenen *Hieracium*-Arten. Bei vielen hat sich das Material als nicht hinreichend erwiesen. Darum begnügen wir uns, nur die Ergebnisse der Untersuchung von 5 Arten der Untergattung *Archieracium* und von nur einer der Untergattung *Pilosella* anzuführen. Wir erachten es für nötig, zu bemerken, daß wir uns in dieser Darlegung der von WINKLER (1908, 1920) eingeführten Terminologie bedienen.

Charakteristisch für die Entwicklung der Embryosackmutterzellen der parthenogenetischen Archieracien ist das seltene Vorkommen von Teilungsfiguren. Diese Erscheinung, die von BERGMANN (1935) und GUSTAFSSON (1935) beschrieben wurde, konnten auch wir bei den von uns untersuchten Arten beobachten. Während wir sehr oft Embryosackmutterzellen mit Kern im Ruhestadium, in der Prophase, sowie Embryosäcke in 2- oder 4kernigen Stadien beobachteten, konnten wir von den untersuchten Arten nur zweimal Teilungsfiguren bei *H. murorum* nachweisen. Der eine Fall ist in Abb. 57 wiedergegeben. Vergleicht man diese Abbildung mit Abb. 49, welche letztere eine Anaphase der Pollenmutterzellen derselben Art wiedergibt, so wird ersichtlich, daß die erste Teilung in der Embryosackmutterzelle mit demselben Stadium der Pollenmutterzelle übereinstimmt. Die Chromosomen sind gleichmäßig kontrahiert, und ihr Verhalten ist vollkommen identisch mit demjenigen der in den Pollenmutterzellen während der semiheterotypischen Teilung vorkommenden. Ein etwas späteres Stadium zeigt uns Abb. 58. Obwohl die meisten Chromosomen schon verklumpt sind, treten nahe den Umrissen der beiden Anaphasenkerne einige klar hervor, deren Gestalt und Größe ein Beweis dafür ist, daß sie durch vorangegangene Äquationsteilung zustande gekommen sind. Dies beweist auch, daß die in Abb. 58 gezeigte Anaphase

kein daraus folgender Entwicklungszustand der semiheterotypischen Anaphyse ist. Die Vermutung liegt nahe, daß die Längsspaltung der Chromosomen eine Folge der pseudohomöotypischen Teilung (GUSTAFSSON 1935) oder der Bildung von Restitutionskernen sei. Der Mangel an eingehenden Beobachtungen erlaubt keine weiteren Schlußfolgerungen.

Bei *H. vulgatum* verläuft die Embryosackentwicklung auf die oben geschilderte Art. Mit Ausnahme der Kernteilung in den Embryosackmutterzellen wurden auch hier alle Stadien von den zweikernigen bis zum vollständig entwickelten Embryosack beobachtet. Gewöhnlich entwickelt sich der Embryo aus der diploiden

Eizelle, doch beobachtete man in verhältnismäßig selteneren Fällen Embryobildung nicht nur von der Eizelle ausgehend, sondern auch aus einer der beiden Synergiden. In solchen Fällen fand man, daß sich in dem Embryosack zwei Embryonen entwickelten. Ein seltener Fall wird in Tafel I, Abb. 6 gezeigt, wo sich gleichzeitig aus der Eizelle und den Synergiden gut entwickelte Embryonen bilden. Dies ist ein Beweis hierfür, daß in diesem Fall somatische Parthenogenese sowie somatische Apogamie vorkommen. Bis jetzt wurden Synergidenembryonen nur bei einigen diploid parthenogenetischen Pflanzen, *Alchemilla* (MURBECK 1902), *Burmannia* (ERNST und BERNARD 1912) u. a. beobachtet. Für den von HOLM-

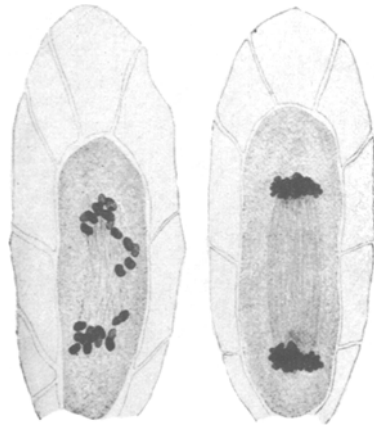


Abb. 57.

Abb. 58.

Abb. 57—58. Embryosackmutterzellen von *H. murorum*, die eine in semiheterotypischer Anaphase (57) und die andere in Anaphase nach der stattgefundenen Equationsteilung (58). Vergr. etwa 800mal.

GREEN (1919) bei *Eupatorium glandulosum* beschriebenen Fall von Polyembryonie bleibt es zweifelhaft (ROSENBERG 1930), ob der beobachtete kleinere Embryo nicht nur eine Sprossung des Suspensors des großen legitimen Embryos sei. In Zusammenhang damit wollen wir hervorheben, daß in dem bei *H. vulgatum* beschriebenen Fall der Suspensor jedes einzelnen Embryos in den serialen Schnitten dieser Samenanlage deutlich hervortritt.

Ein sonderbarer Fall von aposporer Entwicklung wurde an *H. ramosum* ($2n = 27$) beobachtet. Auch hier entwickelt sich der Embryosack gewöhnlich aus der Embryosackmutterzelle. Bei den meisten Samenanlagen degenerieren die Embryosäcke nach vollendeter Entwicklung. Die Degeneration kann jedoch viel früher, d. h. wenn der Embryosack noch im Zweikern-, bzw. Vierkernstadium ist, zutage treten. In solchen Samenanlagen mit degenerierten Embryosäcken treten die Nucellargewebe dicht aneinander, wodurch die Embryosackhöhle eingengt wird.

Solche Embryosäcke bilden keine Samen, und etwa 60% der Samenanlagen sind leer. Mit Abschluß der beschriebenen Degenerationserscheinungen drängt sich in manche Samenanlagen von der Chalaza-Region in die Höhle eine der Embryosackmutterzelle ähnelnde Zelle, die von einer Reihe junger nucellusartig gestalteter Zellen umringt ist (Abb. 59, 60). Solch eine Zelle entwickelt sich allmählich zu einer Embryosackinitiale (Tafel I, Abb. 5). Daraus ist zu ersehen, daß hier eine apospore Embryosackentwicklung zustande kommt. Es ist bemerkens-

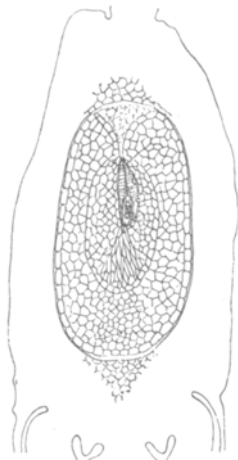


Abb. 59.

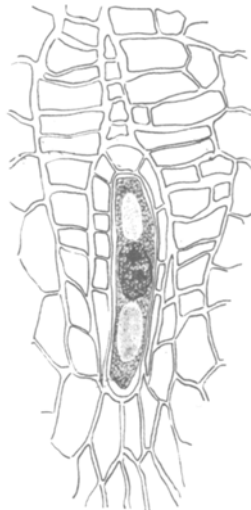


Abb. 60.

Abb. 59—60. Samenanlage von *H. ramosum*, in welcher nach der vollendeten Degeneration des echten Embryosackes sich eine Chalazazelle als Embryosackinitiale entwickelte. In Abb. 59 Vergrößerung 45mal und in Abb. 60 Vergr. 450mal.

wert, daß in allen ähnlichen Fällen von aposporer Entwicklung die Zelle, die den Anstoß dazu gibt, von denjenigen Stellen der Samenanlage herrührt, die sich in der Nähe der Embryosackhöhle befinden. Einige Hinweise für das Wesen dieser Zellen geben die Beobachtungen in den früheren Stadien der Embryosackentwicklung von *H. ramosum*. So wird in Abb. 61 eine junge Samenanlage dieser Art angeführt, in welcher die Embryosackmutterzelle sehr deutlich zutage tritt. Unmittelbar daneben, wie auch in der Nähe

der Chalaza, befinden sich Zellen, die sich merklich von den anderen Zellen der Samenanlage unterscheiden. Gleichzeitig weisen diese Zellen eine bedeutende morphologische Ähnlichkeit mit der Embryosackmutterzelle auf. Ebenso wie die Embryosackmutterzelle sind auch diese Zellen ziemlich groß, haben verhältnismäßig große Kerne und sind plasmareich. Die übermäßige „Hydratation“ des Kernes in der Embryosackmutterzelle, die GUSTAFSSON (1935) zufolge einer für die apomiktischen *Archieracium*-Arten charakteristische Erscheinung ist, kommt auch bei dieser Gruppe von Zellen vor. Wenn man in Betracht zieht, daß sich die Zelle in dem aposporen Embryosack entwickelt und sich in der Samenanlage der Nachbarschaft dieser Zellengruppe befindet, so liegt die Frage nahe, ob diese Zelle nicht zur genannten Zellengruppe gehört. In Zusammenhang damit entsteht die Frage, ob die Nachbarschaft dieser Zellen mit der Embryosackhöhle nicht der Grund für die

apospore Embryosackentwicklung sei, oder ob die Ursache in der inneren Veranlagung dieser Zelle zur aposporen Entwicklung liege.

Bei dieser Art ist ebenfalls eine Embryoentwicklung von der Eizelle wie von einer der Synergiden beobachtet worden (Abb. 62).

Den bei *H. ramosum* beschriebenen Fällen von aposporer Embryosackentwicklung ähnliche wurden auch bei *H. canadense* beobachtet. Es scheint aber, daß bei dieser Art eine andere Embryoentwicklung vor sich geht, woran sich auch die nahe der Mikropyle befindlichen Integumentzellen beteiligen. Es wurde beobachtet, daß eine oder mehrere solcher Zellen stark anwachsen und durch ihre Teilung eine einem Embryo ähnelnde Zellengruppe bilden, welche den degenerierten Embryosack allmählich verdrängt. Es entstehen dadurch wechselnde Bilder,

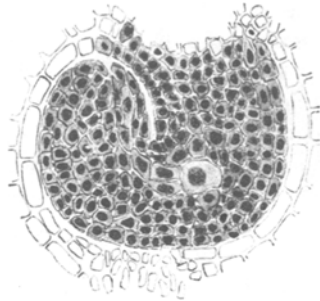


Abb. 61.



Abb. 62.

Abb. 61—62. *H. ramosum*. Junge Samenanlage (61). Vergr. etwa 250mal.
Embryosack mit 2 Embryonen (62). Vergr. etwa 60mal.

und es ist schwer zu entscheiden, ob es sich hier um eine apospore Embryosackentwicklung oder um einen Embryo nucellaren Ursprungs handelt.

Die Embryosackentwicklung bei *H. marmoreum* ähnelt derjenigen, die für *Antennaria* charakteristisch ist. Der Embryo entwickelt sich aus einer Eizelle, die einen diploiden Chromosomensatz enthält. Sehr häufig degenerieren die vorgeschrittenen Embryosäcke, ohne einen Samenansatz zu geben. In gewissen Fällen waren wir imstande, Embryosäcke zu sehen, in denen der Eiapparat samt den Antipoden degenerierte (Tafel I, Abb. 8). Der sekundäre Kern aber teilt sich weiter und bildet das Endosperm. Auf diese Weise läßt sich die Bildung der oft vorkommenden normal aussehenden keimunfähigen Samen erklären.

Außer bei der Untergattung *Archieracium* wurde die Embryoentwicklung auch bei *H. pilosella* untersucht. Es ist uns gelungen, den vollständigen Verlauf dieser Entwicklung festzustellen. Einige sehr interessante Erscheinungen deuten auf die Weise der Embryoentwicklung dieser Art hin. So sind z. B. die Fälle, die auf nucellare Polyembryonie hinweisen, sehr bemerkenswert. Abb. 10a (Tafel I) gibt den Embryosack

mit dem Teil eines Embryos wieder, der unmittelbar unter der Mikropyle liegt, dort, wo die Eizelle ihre Stelle hat. Am unteren Ende aber ist ein zweiter Embryo zu sehen. Wie diese Abbildung zeigt, geht der Suspensor des zweiten Embryos deutlich von dem Nucellus des antipodalen Teiles des Embryosackes aus. In Abb. 10 b (Tafel I) ist ein zweiter Schnitt desselben Embryosackes wiedergegeben, in welchem ein dritter Embryo zu sehen ist, dessen Suspensor von den nucellaren Zellen des mittleren Teiles des Embryosackes ausgeht. Einen anderen Fall von Polyembryonie bei *H. pilosella*, wo zwei Embryonen in dem Embryosack zu sehen sind, zeigt Abb. 9 (Tafel I).

Einen ähnlichen Fall bei *H. excellens* teilt ROSENBERG (1908) mit. Neben dem normal entwickelten Embryo wurde in demselben Embryosack ein zweiter beobachtet, von dem ROSENBERG jedoch vermutet, daß er auf endospermalen Ursprung zurückzuführen sei. Er nimmt an, daß sich die Polkerne nicht verschmolzen haben, und daß sich aus dem einen der überzählige Embryo entwickelt hat. Neuerdings verwarf ROSENBERG (1930) diese Vermutung, indem er annahm, daß die Polyembryonie in diesem Fall durch gleichzeitige Entwicklung von mehreren aposporen Embryosäcken zustande käme, deren Grenzen schwer erkennbar sind, so daß manche Embryonen den Anschein erwecken, als seien sie aus dem Endosperm entstanden.

Wir glauben, daß es sich in den von uns beobachteten Fällen nicht um Verknickung mehrerer Embryosäcke handle. Tatsächlich sind die in ihrer Entwicklung vorgeschrittenen Embryosäcke gefaltet, so daß Teile des Nucellargewebes in die Embryosackhöhle hineinreichen. Dies erweckt den Anschein, als ob die Embryosackhöhle aus mehreren Teilen zusammengesetzt sei. Der Umstand jedoch, daß die den Embryosäcken mit mehreren Embryonen benachbarten Samenanlagen ebenso gefaltet sind, obwohl sie nur einen legitimen Embryo enthalten, veranlassen uns, ROSENBERG's Vermutung nicht beizustimmen.

Bei dieser Art jedoch wurden von uns Bilder beobachtet, die tatsächlich den Eindruck machen, als seien die entsprechenden Embryonen endospermalen Ursprungs. ROSENBERG (1908) weist darauf hin, daß der Embryosack der *Pilosella*-Arten sehr oft degeneriert, woraus gefolgert werden könne, daß die Meiosis in der Embryosackmutterzelle unregelmäßig verlaufe. Es ist nicht ausgeschlossen, daß hier, wie bei *H. marmoreum* (Tafel I, Abb. 8), der sekundäre Kern nicht degeneriert. Es ist von uns beobachtet worden, daß der sekundäre Kern in den Embryosäcken, die keine Embryonen enthalten, sich teilt und die Embryosackhöhle sich mit Endosperm ausfüllt, das später degeneriert. Diese Degeneration geht derart vor sich, daß die Endospermkerne allmählich verschmelzen, wobei oft sehr große Chromatinklumpen entstehen. In seltenen Fällen wurde beobachtet, daß sich parallel mit diesen Degenerationerscheinungen im Endosperm Nester von Embryonalgewebe bilden, die die Gestalt von Embryonen annehmen (Tafel I, Abb. 7).

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen zeigen sehr interessante Erscheinungen bei der Mikrosporogenese der apomiktischen *Hieracium*-Arten. Der vollkommen verschiedene Verlauf der Kernteilung in den Pollenmutterzellen bei ein und derselben Pflanze mancher Arten ist auffallend. Eigenartig sind die bei *H. vulgatum* beobachteten Abweichungen vom normalen Meiosisverlauf dieser Art. So sind außer der für diese Art charakteristischen *Levigatum*-Meiosis Fälle beobachtet worden, die auf den *Boreale*-Typ deuten. Interessant sind auch die Fälle, wo die Chromosomen sich schon während der Diakinese der Länge nach spalten. Bei allen diesen Fällen sind wir geneigt, die Ursachen in der Nichtübereinstimmung zwischen der Tapetum- und Pollenmutterzellenentwicklung zu suchen, die durch die Verzögerung in der Pollenmutterzellenentwicklung oder die Beschleunigung der Tapetumentartung zustande kommt. In Zusammenhang damit ist zu bemerken, daß für *Hieracium* das Vorkommen einer pseudohomöotypischen Teilung nicht beobachtet worden ist. Es scheint jedoch, daß die von CHRISTOFF und POPOFF (1933) beobachteten Erscheinungen in der Meiosis von *H. joliosum* identisch mit der von GUSTAFSSON (1934—1935) beschriebenen pseudohomöotypischen Teilung für *Taraxacum* sind. Auch unsere diesbezüglichen Beobachtungen bei *H. vulgatum* sprechen zugunsten solcher Vorkommnisse. Bei *Hieracium* liegen wenigstens für die von uns gemachten Beobachtungen gewisse Beweise vor, die die pseudohomöotypische Teilung als eine Folge der Tapetumentartung bestätigen.

In bezug auf die Erscheinungen, die in den Embryosackmutterzellen der apomiktischen Archieracien vorkommen, ist man nicht ganz im klaren. Nach GUSTAFSSON (1935) besteht keine Ähnlichkeit zwischen den Vorgängen, die die Mikro- bzw. die Makrosporogenese dieser Arten begleiten. Wir sind jedoch nicht derselben Meinung. Wir haben schon öfters darauf hingewiesen, daß Teilungsfiguren in den Embryosackmutterzellen dieser Arten zu selten beobachtet worden sind, als daß sich ein Schluß daraus ziehen ließe. Trotzdem behauptet BERGMANN (1935) auf Grund seiner Untersuchungen an einer apomiktisch sich entwickelnden Form von *H. umbellatum*, daß die Teilung in der Embryosackmutterzelle vollkommen somatisch sei. Zu diesem Schluß gelangte er auf Grund seiner Beobachtungen der Chromosomengestalt während der Prophase. Es ist aber zu bemerken, daß mitotisch aussehende Prophasen oft auch in den Pollenmutterzellen der apomiktischen Arten von *Hieracium* vorkommen. Außerdem zeigen unsere Untersuchungen von *H. murorum*, daß die Chromosomen in einigen Embryosackmutterzellen in Gestalt und Verhalten während der ersten Teilung große Ähnlichkeit mit denjenigen in den Pollenmutterzellen aufweisen. Bei dieser Art kann die Ähnlichkeit zwischen den Vorgängen in den Pollenmutterzellen und den Embryosackmutterzellen als sicher festgestellt gelten, was andererseits darauf hindeutet, daß die von GUSTAFSSON aufgestellte Behauptung von der Unabhängigkeit dieser Vorgänge jedenfalls nicht allgemein gültig ist.

Zusammenfassung.

1. Es sind 15 Arten der Gattung *Hieracium* zytologisch untersucht und ihre Chromosomenzahl aus der Kernteilung in den Pollenmutterzellen, wie aus den Zellen der Wurzelspitzen ermittelt worden. In manchen Pollenmutterzellen einzelner Pflanzen von *H. canadense* ist die *Boreale*-, in anderen die *Levigatum*-Meiosis beobachtet worden. Dieser Zustand findet sich auch bei *H. vulgatum*. Bei dieser Art kommen außerdem in manchen Pollenmutterzellen eine pseudohomöotypische Kernteilung wie auch eine *pseudoillyricum*mähnliche Meiosis vor. Bei *H. pulmonarioides* wie bei *H. echiioides* wurden Pollenmutterzellen mit Chromosomen beobachtet, die in den verschiedenen Zellen nicht gleiche Gestalt haben. So kommen z. B. Pollenmutterzellen mit länglichen, den somatischen ähnlichen Chromosomen und solche vor, die vollständig rundlich aussehen, oder alle möglichen Übergänge dazwischen aufweisen.

2. Auf Grund vergleichender Untersuchungen in den Pollenmutterzellen und Tapetenzellen von geschlechtlich und apomiktisch sich fortpflanzenden *Hieracium*-Arten gelangte man zu der Annahme, daß zwischen der Tapetumentartung und den auffallenden meiotischen Vorgängen in den Pollenmutterzellen der apomiktischen Hieracien ein Zusammenhang bestehe.

3. Bei 5 Arten der Untergattung *Archieracium* und bei einer Art der Untergattung *Pilosella* ist die Embryosackentwicklung untersucht worden. Es wurde festgestellt, daß manchmal bei *H. murorum* die erste Kernteilung in der Embryosackmutterzelle ähnlich der in den Pollenmutterzellen verlaufe. Bei *H. vulgatum* und *H. ramosum* sind Fälle beobachtet worden, die auf gleichzeitiges Vorkommen von somatischer Parthenogenese und somatischer Apogamie hindeuten. Es sind z. B. in ein und demselben Embryosack Embryonen beobachtet worden, die aus der Eizelle, wie auch solche, die aus einer oder beiden Synergiden entstammten. Es sind Hinweise darauf vorhanden, daß bei *H. ramosum* und vielleicht auch bei *H. canadense* eine apospore Entwicklung stattfindet. Es wurden zytologische Beweise erbracht, die das Vorkommen von nucellarer Polyembryonie wie auch von endospermaler Embryonenentwicklung bei *H. pilosella* bestätigen.

Schriftenverzeichnis.

Bergmann, B.: Zytologische Studien über sexuelles und asexuelles *Hieracium umbellatum*. Hereditas (Lund) **20**, 47—64 (1935). — **Christoff, M. u. A. Popoff:** Cytologische Studien über die Gattung *Hieracium*. Planta (Berl.) **20**, 440—447 (1933). — **Clausen, R. E. and T. H. Goodspeed:** Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid *Glutinosa-Tabacum* hybrid, an experimental verification of Wings hypothesis. Genetics **10**, 278—284 (1925). — **Darlington, C. D.:** Recent Advances in Cytology, p. 559. London 1931. — **Ernst, A. u. Ch. Bernard:** Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryo und des Endosperms von

Burmanna coelestis. Ann. Jard. bot. Buitenzorg, II. s. 11, 234—257 (1912). — **Gustafsson, A.**: Die Formenbildung der Totalapomikten. Hereditas (Lund) 19, 259—283 (1934). — Primary and Secondary Association in *Taraxacum*. Hereditas (Lund) 20, 1—31 (1935). — Studies on the Mechanism of Parthenogenesis. Hereditas (Lund) 21, 1—112 (1935). — **Holmgren, J.**: Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. Sv. Vet. Akad. Hdl. 59, Nr 7 (1919). — **Juel, H. O.**: Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichorieen. Sv. Vet. Akad. Hdl. 39 (1905). — **Murbeck, Sv.**: Über die Anomalien des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Arsskr. 38, H. 2 (1902). — **Ostenfeld, C. E. H.**: Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fruchtentwicklung bei der Gattung *Hieracium*. Ber. dtsh. bot. Ges. 22, 537—541 (1904). — Further Studies on the Apogamy and Hybridization of the Hieracia. Z. Abstammgslehre 3, 241—285 (1910). — **Rosenberg, O.**: Über die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. Ber. dtsh. bot. Ges. 24, 157—161 (1906). — Experimental and cytological studies in the Hieracia. II. Cytological studies on the Apogamy in *Hieracium*. Bot. Tidsskr. 28, 143—170 (1908). — Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Sv. bot. Tidskr. 11, 145—206 (1917). — Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. Hereditas (Lund) 8, 305—338 (1927 a). — Homeotypic division in uninucleate pollen mother cells. Hereditas (Lund) 9, 285—288 (1927 b). — Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen. Handbuch der Vererbungswissenschaften, Bd. 2, Lief. 12, S. 1—66. 1930. — **Tschermack, E. von u. H. Bleier**: Über die fruchtbaren *Aegilops*-Weizenbastarde. Ber. dtsh. bot. Ges. 44, 110—132 (1926). — **Winkler, H.**: Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich, S. 166. Jena 1908. — Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche, S. 231. Jena 1920.

Erklärungen der Abbildungen auf Tafel I.

Die Aufnahmen 1, 2, 3 und 4 wurden mit einem Zeiss Apochr. 2 und Okular 7×, die Aufnahmen 5 und 8 mit Zeiss Apochr. 4 und Okular 10×, die Aufnahme 6 mit Zeiss Apochr. 16 und Okular 15× und die Aufnahmen 7, 9, 10a und 10b mit Zeiss Apochr. 8 und Okular 7×, hergestellt. Dementsprechend haben die Abb. 1, 2, 3 und 4 eine Vergrößerung von 550mal, die Abb. 5 und 8 eine Vergrößerung von 300mal, die Abb. 6 eine Vergrößerung von 110mal und die Abb. 7, 9, 10a und 10b eine Vergrößerung von 140mal.

Abb. 1. *H. vulgatum*. In dem oberen Antherenfach befinden sich die Pollenmutterzellen im Bukettstadium, während in dem unteren sich die Pollenmutterzellen im Restitutionsstadium bzw. in Interkinese befinden.

Abb. 2. *H. vulgatum*. Pollenmutterzellen in spiremähnlicher Prophase.

Abb. 3. *H. vulgatum*. Pollenmutterzellen in semiheterotypischer Anaphase.

Abb. 4. *H. vulgatum*. Pollenmutterzellen in pseudohomöotypischer Metaphase.

Abb. 5. *H. ramosum*. Aposporer Embryosack in Vierkernstadium, wobei nur zwei Kerne im Fokus sind.

Abb. 6. *H. vulgatum*. Embryosack mit drei Embryonen.

Abb. 7. *H. pilosella*. Embryosack mit Embryonen, die einen endospermalen Ursprung haben.

Abb. 8. *H. marmoreum*. Embryosack, in welchem der Eiapparat und die Antipoden in Degeneration begriffen sind.

Abb. 9. *H. pilosella*. Embryosack mit zwei Embryonen.

Abb. 10a und 10b. *H. pilosella*. Zwei Schnitte eines Embryosacks, drei Embryonen enthaltend.