©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

PHYTON
ANNALES REI BOTANICAE

VOL. 10. FASC. 3. — 4. PAG. 161—302 31. XII. 1963

Cytotaxonomie von *Cardamine amara* des Alpen-Ostrandes

Von

Edda Habeler

Aus dem Botanischen Institut der Universität Graz

Mit 22 Abbildungen und 3 Karten

Eingelangt am 27. Februar 1963

Inhalt

1. Einleitung 162
2. Beschreibung der Art 163
2.1. Diagnose 163
2.2. Abänderungsspielraum 164
2.3. Blütendiagramm 168
3. Cytologie 174
3.1. Bisherige Tatsachen 174
3.2. Eigene Untersuchungen 177
3.2.1. Methodik 183
3.2.2. Tetraploide Pflanzen 184
3.2.3. Diploide Pflanzen 185
3.2.4. Vergleich der tetraploiden mit den diploiden Pflanzen 185
3.2.4.1. Epidermiszellen 186
3.2.4.2. Pollen 186
3.2.4.3. Schließzellenchloroplasten 190
4. Verbreitung 190
4.1. Areal 190
4.2. Arealtyp 193
5. Standort und Soziologie 194
6. Diskussion 195
7. Zusammenfassung 199
8. Schriften 199

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

1. Einleitung

Nach SCHULZ 1936: 528 zählt die Gattung *Cardamine* „etwa 130 Arten und ist fast auf der ganzen Erde in gemäßigten und kalten Regionen besonders an feuchten Orten vertreten"; sie wird in 13 Sektionen gegliedert. Die sect. *Eucardamine* GRENIER & GODRON 1848: 106 hätte nach Art. 21 des Code 1961 den richtigen Namen sect. *Cardamine* zu führen. Sie wird schon von PRANTL 1891: 185 als sect. II. *Eucardamine* PRANTL, sodann im System von SCHULZ 1903: 327, 418 als sect. VIII *Eucardamine* O. E. SCHULZ und 1936: 528, 530 als sect. IX. *Eucardamine* GREN. & GODR. in erweitertem Umfange behandelt und enthält zahlreiche Arten, die nach SCHULZ 1936: 530 „... über die gemäßigten Zonen der ganzen Erde verteilt sind." In diese Sektion *Cardamine*, die den nomenklatorischen Typus *C. pratensis* L. enthält, wird in allen Fällen auch *C. amara* L. gestellt, eine gut umgrenzte Art (vgl. Abschnitt 2.1.) mit erheblichem Abänderungsspielraum (vgl. Abschnitt 2.2.), deren Areal im allgemeinen als eurasiatisch gilt (vgl. Abschnitt 4.2.).

Es ist verständlich, daß eine solche Sippe in neuerer Zeit zu einem Angriffspunkt für die moderne cytologische Methode der Pflanzensystematik wurde. Die Ergebnisse lenkten die Aufmerksamkeit auf das Vorhandensein diploider und tetraploider Pflanzen, deren Vorkommen im Gesamtareal bisher noch sehr lückenhaft bekannt ist. Es war meine Aufgabe, in einem engbegrenzten Gebiet am Alpen-Ostrand (vgl. Abschnitt 3.2.), in dem die Art vom Flachland bis ins Gebirge verbreitet ist, die cytologischen Verhältnisse an möglichst zahlreichen Pflanzen festzustellen, um etwaigen Zusammenhängen cytotaxonomischer Natur näherzukommen. Zugleich untersuchte ich auch Herbarbelege von verschiedenen Fundorten, die mir im Botanischen Institut der Universität Graz vorlagen. Es war dies außer dem Institutsherbar (GZU) noch das Herbarium WA (Abkürzungen nach LANJOUW & STAFLEU 1959).

Überdies versuchte ich auch, Pflanzen bestimmter Herkunft im Botanischen Garten der Universität Graz weiterzukultivieren. Der Erfolg entsprach nicht den Erwartungen und führte zu keinem wesentlichen Ergebnis.

Die im Text in Klammer gesetzten Zahlen beziehen sich auf die Sammelnummern der Liste in Abschnitt 3.2.

Meinem hochverehrten Lehrer, dem Vorstand des Botanischen Institutes, Herrn Univ.-Prof. Dr. F. WIDDER, möchte ich herzlich danken, daß er mir diese interessante Arbeit übertrug und sie auch stets förderte und unterstützte. Herrn Univ.-Doz. Dr. W. RÖSSLER bin ich für die vielen guten Ratschläge und Anregungen sehr dankbar.

Frau Dr. L. NIKLAS (Wien) danke ich für die Erlaubnis, von einer unveröffentlichten Mitteilung über einen Fundpunkt tetraploider *C. amara* in den Hohen Tauern Gebrauch machen zu dürfen. Weiters habe ich für

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ihre Hilfe in Fragen des Schrifttums oder der Fundortsangaben Herrn Univ.-Doz. Dr. F. Ehrendorfer (Wien), Herrn Univ.-Prof. Dr. B. Pawłowski (Krakow) und Herrn Curator Dr. A. Skovsted (København) zu danken.

2. Beschreibung der Art

Bei Linnaeus 1753 : 656 lautet die Beschreibung von *C. amara* lediglich: „Cardamine foliis pinnatis, axillis stoloniferis." Mit der zunehmenden Kenntnis weiterer Arten der Gattung wurde es notwendig, auch *C. amara* eingehender zu beschreiben. Ausführliche Diagnosen finden sich vor allem bei Schulz 1903 : 495—496, Hegi & Schmid 1919 : 348—349 (die von Markgraf 1960 : 201 nahezu wörtlich übernommen wurde) und auch bei Nyárády 1955 : 263.

Die im folgenden Abschnitt gegebene, dem gesamten Artumfang entsprechende Diagnose beruht hauptsächlich auf den schon im Schrifttum vorhandenen Angaben, die ich durch eigenes Beobachten zahlreicher Pflanzen der verschiedensten Standorte überprüfte und ergänzte. Dadurch soll die Grundlage für den Abschnitt 2.2. gelegt werden, in dem die Variationsbreite der Art behandelt wird.

2.1. Diagnose

Pflanze ausdauernd. Rhizom waagrecht, mit zahlreichen Sekundärwurzeln, beblätterte oberirdische Ausläufer treibend.

Sproß 10—60 cm hoch, aufrecht oder am Grunde niederliegend und oft wurzelnd, dünn oder bis 8 mm im Durchmesser dick, einfach oder im oberen Teil verzweigt, meist etwas kantig, markerfüllt, im unteren Teil oft röhrig.

Grundständige Blätter zwar meist einander etwas genähert, aber keine ausgesprochene Grundblattrosette bildend; wie die Stengelblätter unpaarig gefiedert und wie diese mit 2 bis 8 Blättchenpaaren. Blättchen rundlich oder elliptisch, ganzrandig oder häufiger 3—5 mal fast lappig gezähnt. Endblättchen meist größer, unterstes Blättchenpaar oft winzig.

Alle Blätter auf den Spreiten in der Regel ganz kahl, am Rande wie am Blattstiel und an der Mittelrippe häufig gewimpert, mit Hydathodenspitzchen. Blättchen der oberen Blätter meist schmäler als die der unteren.

Blüten in kurzen, nach der Anthese gestreckten, 2—30blütigen Trauben, Blütenstiele aufrecht-abstehend, 10—20 mm lang, nach der Fruchtreife kaum verlängert.

Kelchblätter 3—5 mm lang, eilanzettlich, grün, weißhautrandig, die seitlichen am Grunde ausgesackt.

Kronblätter 5—10 mm lang, verkehrt-eiförmig, weiß, selten lila, in einen grünen Nagel allmählich verschmälert.

Äußere Staubblätter 5—7 mm, innere 5,5—8 mm lang; Antheren ± 1 mm lang, purpur-violett, sehr selten gelb.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Fruchtknoten zylindrisch, kaum gestielt, mit 16—32 Samenanlagen. Schoten 18—40 mm lang, 1—2 mm breit, in den dünnen Griffel allmählich zugespitzt, dieser so lang oder länger als die Breite der Frucht. Samen 1—1,5 mm lang, hellbraun.

Von den zunächst verwandten, bei uns vorkommenden Arten der *C. pratensis*-Gruppe (*C. pratensis* L., *C. rivularis* SCHUR) läßt sich *C. amara* sehr leicht schon durch die fast immer violetten Antheren und das Fehlen eine Grundblattrosette unterscheiden. Der außerordentlich seltene Fall der gelben Antheren dürfte wohl als anthocyanfreie Mutante aufzufassen sein oder sich auf Bastardierung zurückführen lassen. An zwei Stellen (28, 139) im Untersuchungsgebiet fand ich selbst solche Pflanzen. In einer Population war der Pollen normal ausgebildet (28), in der anderen jedoch völlig fehlgeschlagen (139).

2.2. Abänderungsspielraum

C. amara wurde vielfach in Subspecies, Varietäten, Formen und Rassen gegliedert. Ausschlaggebend dafür waren vor allem die Behaarung, die Form und Anzahl der Blättchenpaare, sowie die Abweichungen im Bereich des Blütenstandes und der Blüte. SCHULZ 1903: 324, 498—503 ging hier wohl am weitesten, indem er 18 Untersippen anführte, deren Reihenfolge er sehr sonderbar erklärt: „Aus technischen Gründen wurden die sich von der Hauptart am weitesten entfernenden Formen (Subspecies) sofort hinter dieselbe, die geringsten Abweichungen aber zuletzt gestellt. Letztere können sich sowohl bei allen vorhergehenden, als auch nur bei einer oder zwei übergeordneten Gruppen vorfinden. ... Bezieht sich aber eine Abänderung nur auf die vorstehende Einheit, so wurde sie durch „ad hanc" bezeichnet." Die Liste dieser infraspezifischen Sippen lautet, wobei Beschreibungen und Synonymie hier weggelassen sind, wörtlich:

„Ändert ab:
B. subspec. **Opicii** (Presl) Čelakovský ...
Ad hanc pertinent:
II. var. **Bielzii** (Schur) O. E. Schulz ...
Ad hanc pertinet:
b. f. **parvula** Schur ...
II. prol. **aequiloba** C. Hartman ...
III. prol. **lazica** (Boissier et Balansa) O. E. Schulz ...
b. var. **subglabra** Schur ...
c. var. **umbrosa** (Lejeune) O. E. Schulz ...
d. var. **hirsuta** Retzius ...
2. var. **erubescens** Petermann ...
b. var. **petiolulata** O. E. Schulz ...
c. var. **interrupta** O. E. Schulz ...
d. var. **aquatica** Ruprecht ...
e. var. **macrophylla** Wenderoth ...
f. var. **stricta** O. E. Schulz ...

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

g. var. **minor** Lange ...
h. var. **trifolia** (Wahlenberg) O. E. Schulz ...
i. var. **anomala** C. Hartman ...
2. f. **grandiflora** O. E. Schulz ...
3. f. **parviflora** O. E. Schulz ..."

Eine solche Methode des Gruppierens kann wohl kaum vertreten werden, zumal sie einerseits den in der Natur tatsächlich gegebenen Verhältnissen offenbar nicht entspricht und andererseits dazu führt, immer wieder neue Sippen irgendeines Stufenwertes aufzustellen.

Zum Merkmal der Behaarung im allgemeinen ist zu sagen, daß sie bei *C. amara* sehr verschieden ausgebildet sein oder fehlen kann, wie dies in den meisten neueren Diagnosen auch betont wird. In Schweden fand Lövkvist 1957, daß die Behaarung standortsbedingt sei, daß behaarte Pflanzen meist an sonnigen Stellen, extrem kahle im Schatten wachsen. Er bekräftigte diese Freilandbeobachtung durch Kulturversuche, in denen er die Modifikationsfähigkeit des Merkmals der Behaarung überprüfte. Sowohl kahle als auch behaarte Pflanzen wurden jeweils bei günstigen und ungünstigen Lichtverhältnissen kultiviert. Dabei zeigte es sich, daß die beschatteten Pflanzen durchwegs kahl waren, während die den Sonnenstrahlen stärker ausgesetzten dichten Haarwuchs aufwiesen. Alle diese Pflanzen ließen sich also von den Standortsbedingungen beeinflussen. Allerdings erwähnt Lövkvist 1957: 426 auch einen auffallend behaarten Klon, der aus dieser Reihe herausfiel und die Fähigkeit zur Modifikation vielleicht nicht besaß. Daraus wäre zu schließen, daß das Merkmal der Behaarung manchmal auch genetisch fixiert sein kann. Letztere Tatsache finde ich bestätigt, ja sie scheint mir sogar der häufigere Fall zu sein, wenigstens was den Alpen-Ostrand betrifft. Unter den Pflanzen, die ich im Gelände sammelte und dann im Botanischen Garten unter ziemlich starkem Lichteinfluß weiterkultivierte, waren solche aus zwei Populationen von schattigen Standorten (6, 9), die auch nach einem Jahr noch keinerlei Haare trugen. Die meisten der übrigen Kulturpflanzen waren schon von vorneherein behaart oder wurden nicht so lange beobachtet, um bestimmte Schlüsse ziehen zu können. Auch an wildwachsenden Pflanzen konnte ich eine Abhängigkeit von den Lichtverhältnissen nicht feststellen. So weisen ausgesprochene Schattenpflanzen von meist höherem, schlankerem Wuchs mit relativ zarten, dunkelgrünen Blättchen oft keinerlei Haare auf, oft sind sie dagegen mehr oder weniger dicht behaart. Pflanzen, die im hellen Sonnenlicht stehen, wie z. B. in vielen Quellfluren der Alpen, sind häufig gedrungener im Wuchs und besitzen fleischigere Stengel und Blätter, jedoch bei sehr wechselndem Haarkleid. Man könnte annehmen, daß behaarte und unbehaarte Pflanzen auch nebeneinander vorkommen beziehungsweise Mischbestände bilden; dies konnte ich jedoch nur ausnahmsweise beobachten. Auch im Schrifttum wird kaum darauf hingewiesen. Erklären läßt sich die erwähnte Tatsache wohl am leichtesten dadurch, daß

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

die meisten Populationen von *C. amara* Klone darstellen (vgl. Lövkvist 1957: 423, 431), also durch vegetative Vermehrung (Ausläufer) aus einer einzigen Pflanze hervorgegangen sind und daher auch in bestimmten Merkmalen völlig einheitliche Bestände bleiben.

Auf die im Schrifttum immer wieder auftauchende Sippe *Opicii* möchte ich etwas näher eingehen. Schon die Schreibweise des Epithetons ist sehr veränderlich. Die ursprüngliche Fassung „*Opicii*" wurde von Presl & Presl 1819: 136 durchaus mit Absicht gewählt und ist kein Druckfehler oder orthographischer Irrtum, der nach Art. 73 des Code 1961 zu berichtigen wäre, denn Presl & Presl schreiben z. B. auch „*P. opicowá*", „*C. bicolor* Opic." Daher bleibe ich auch dann, wenn spätere Forscher „*Opizii*" oder „*Opitzii*" geschrieben haben, bei „*Opicii*", weil es sich dabei offenbar um eine gewollte Latinisierung im Sinne des Art. 73 Anm. 5 des Code 1961 gehandelt hat. Den Namen Opiz selbst schreibe ich natürlich wie sein Träger stets mit „z" (vgl. Kláštersky 1958: 19, 37, Maiwald 1901 zwischen Seite 4 und 5).

Diese Sippe *Opicii* wurde erstmals von Presl & Presl 1819: 136 beschrieben, und zwar als Art. Die Diagnose ist sehr knapp und lautet: „fol. pinnatis stipulatis, foliol. repando-angulatis sessilibus, inferiorum subrotundis, superiorum lanceolatis, calycinis foliolis lanceolatis. α. Caule petiolisque hirsutis; β iisdem glabriusculis." Čelakovský 1872: 434 bemerkt dazu mit Recht: „Aus der in jeder Hinsicht mangelhaften Beschreibung von *C. Opicii* und *C. amara* .... würde man allerdings die Form, welche *C. Opicii* benannt wurde, nicht begreifen können, doch lassen sowohl die angegebenen Standorte, als auch zahlreiche Originale des böhmischen Museumsherbars keinen Zweifel darüber zu, dass Presl jene Gebirgsraçe darunter verstanden haben wollte, welche sich durch den feisten, kräftigen, dicht beblätterten Stengel, namentlich aber durch 5—8-paarige Stengelblätter auszeichnet, deren Blättchen kleiner sind, als bei *C. amara genuina*, und paarweise gegen die Blattspitze allmählig an Grösse abnehmen: während die gewöhnliche *C. amara* 3—4-paarige Blätter besitzt. Diese Raçe erscheint nun, wie Presl richtig erkannte, in einer var. α. *glabrata*, welche Opiz später überflüssiger Weise *Cardamine crassifolia* (in Naturalientausch 1826, p. 412) nannte und beschrieb, obwohl er ebenso wie Presl das Wesentlichste, nämlich die Vielpaarigkeit der Blätter ganz übersah; und einer var. β. *hirsuta*, welche eben der Koch'schen *C. amara* var. *subalpina* entspricht. Dieser Name ist nunmehr für diese Varietät im Gegensatze zu α) nicht passend und nach meiner Ansicht ganz aufzugeben, während *C. Opicii* Presl in ihrem ganzen Umfange, wenngleich nicht als selbständige Art, sondern nur als Raçe der *C. amara*, wieder restaurirt werden muss." Daraus und aus zahlreichen späteren Beschreibungen, die jedoch auch nur zum Teil Wesentliches aussagen (vgl. Schulz 1903: 498, Szafer, Kulczyński, Paczoski & Pawłowski 1927: 139, Nyárády 1955: 264, Markgraf 1960: 202), ergibt sich, daß im allgemeinen unter der

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Sippe *Opicii* jener Teil der stark veränderlichen Art *C. amara* verstanden wird, der in höheren Gebirgslagen vorkommen soll und sich durch wenige, kaum hoch zu bewertende Merkmale von den übrigen, überall verbreiteten Pflanzen unterscheidet, wie z. B.: Rhizom und Stengel meist etwas dicker Blättchenpaare zahlreicher (5—8), Blüten kleiner (6—7 mm) und weniger zahlreich (oft nur 2—5), Schnabel der Frucht nicht länger als deren Breite.

Beim Studium von Belegen vor allem aus den Alpen und aus Polen (GZU, WA) konnte ich aber feststellen, daß nur eine kleine Zahl der als „*Opicii*" bezeichneten Pflanzen alle genannten Merkmale wirklich aufweist, dagegen besitzen viele Pflanzen vermehrte Blattabschnitte. Daraus geht schon hervor, daß zumindestens zahlreiche, kaum voneinander zu trennende Übergänge vorliegen, was sich immer wieder bestätigte. Sehr beachtenswert ist auch der Umstand, daß nicht selten einander widersprechende Ansichten zu dieser Frage geäußert worden sind. So schreibt z. B. Markgraf 1960: 202 der Sippe *Opicii* 2—5 Blüten zu, obwohl die Fig. 107 (Markgraf 1960: 201) deutlich mehrblütige Infloreszenzen erkennen läßt.

Kerner 1867: 259 hat übrigens angenommen, daß es sich bei dieser Sippe um einen Bewohner bodensaurer Stellen handeln könne, da er schreibt: „Ich vermuthe, dass die an den beiden zuletzt genannten Standorten auf Schiefersubstrat im Rézbányaerzuge wachsende Cardamine zu *C. Opicii* Presl gehört. Was ich später in den Alpen an analogen Standorten auf den Schieferzügen beobachtete, war grösstentheils *C. Opicii* Presl, während die an den Quellen der Kalkalpen vorkommende Pflanze die *C. amara* L. darstellt. Wahrscheinlich wiederholt sich nun dieses Verhältnis auch in dem hier behandelten Gebiete. Da ich aber versäumt habe, von den beiden genannten Standorten Exemplare mitzunehmen, muss ich es auf der Muthmassung beruhen lassen." Ich selbst konnte nicht finden, daß das Vorkommen irgendwelcher *C. amara*-Sippen an bestimmte Bodenverhältnisse gebunden wäre. Auch Banach 1950: 54, Banach-Pogan 1955: 282 nennt Funde von *C. Opicii* auf Kalkgestein wie auf Granit.

Überdies haben die cytologischen Untersuchungen in Polen ergeben, daß bezüglich der Chromosomenzahl zwischen den Sippen *amara* und *Opicii*, denen dort mit Szafer, Kulczyński & Pawłowski 1924: 273, 1953: 205 und Szafer, Kulczyński, Paczoski & Pawłowski 1927: 139 Artrang zugeschrieben wird, kein Unterschied vorhanden ist (vgl. Banach 1950: 53, Banach-Pogan 1955: 281—282), was ich durchaus bestätigen kann.

Ich glaube daher auf Grund dieser Tatsachen annehmen zu können, daß es sich bei *C. amara* um eine Art mit großem Abänderungsspielraum handelt, die aber morphologisch nicht in einwandfrei abgrenzbare infraspezifische Sippen zerlegt werden kann. Wenn auch mit zunehmender Meereshöhe am ehesten noch *Opicii*-ähnliche Pflanzen in größerer Zahl zu beobachten sind, so sind diese, abgesehen von den zahlreichen Übergängen, doch auch in tiefen Lagen zu finden. Solche Belege wurden von mir nicht

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

nur auf der Koralpe (56) bis 1710 m Höhe, sondern auch in den Murauen südlich von Graz (137) bei 320 m Höhe gesammelt. Den Versuch, eine Sippe *Opicii* innerhalb des Bereiches von *C. amara* abzugrenzen, scheint mir auf Grund dieser Tatsachen nicht gerechtfertigt zu sein.

Nur als Beispiel einer neueren Gliederung der Art sei hier die schon mit dem damals geltenden Code 1952 in Widerspruch stehende Ansicht von NYÁRÁDY 1955: 264—267 durch Anführen der Sippennamen wörtlich unter Weglassen der Beschreibungen und Synonyme wiedergegeben:

„ssp. **euamara** Nyár. ssp. nova ...
var. typica Beck ...
f. microphylla (Schur) ...
var. hirta Wimm. et Grab. ...
var. stricta O. E. Schulz ...
var. macrophylla Wender. ...
ssp. **Opizii** (Presl) Čel. ...
var. umbrosa W. et Gr. ...
var. crassifolia (Opiz.) ...
f. nana Zapal. ...
var. sub-Opizii Nyár. ..."

Nach meiner Ansicht verdienen auch diese infraspezifischen Taxa ebenso wie ich dies schon für die Sippe *Opicii* ausgeführt habe, auf keinen Fall besonders hervorgehoben zu werden, weil man auf diesem Wege schließlich bis zum Benennen von Einzelpflanzen gelangen würde.

Auf die Synonymie von *C. amara* näher einzugehen, fällt aus dem Rahmen dieser Arbeit. Es sei diesbezüglich vor allem auf den Monographen SCHULZ 1903 verwiesen.

2.3. Blütendiagramm

Das Diagramm der Cruciferenblüte wurde schon in verschiedenster Weise gedeutet.

Vom vorigen Jahrhundert bis in unsere Zeit standen vor allem zwei Theorien einander gegenüber: die Aborttheorie und die Verdopplungstheorie (Dédoublement). Die Vertreter der Aborttheorie stimmen in dem einen Punkt miteinander überein, daß sie die Mediane im Androzeum und im Gynözeum als Ausfallsebene betrachten. In bezug auf die Gliederzahl der einzelnen Wirtel finden wir verschiedene Ansichten. Einige Autoren, unter ihnen CHATIN 1861, nehmen fünf tetramere Kreise an, von denen der äußere Staubblattkreis und der Fruchtblattkreis unter Ausfall der medianen Glieder auf die lateralen reduziert seien, während andere, darunter WYDLER 1859, zehn dimere Kreise annehmen, von denen der mediane Staubblatt- und Fruchtblattkreis meist nicht voll ausgebildet seien. Zwischen den extremen Standpunkten dieser Verfasser gibt es Übergänge (z. B. bei WRETSCHKO 1868).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Auch die einzelnen Ansichten über das Dédoublement entsprechen einander nicht ganz. Einer der Bahnbrecher war wohl der große Morphologe EICHLER, der sich in drei kleineren Arbeiten 1865, 1869, 1872 dazu äußert und andere Ansichten kritisch behandelt, die er in seinem Hauptwerk 1878: 200—202 klar zusammenstellt. Die Cruciferenblüte wäre nach ihm auf folgenden Bauplan zurückzuführen: Auf zwei mediane Kelchblätter folgen zwei transversale, darauf ein Kreis von vier Kronblättern, die mit den Kelchblättern alternieren, zwei kurze, transversale Staubblätter, vier lange Staubblätter, die durch Verdopplung einer Anlage in der Mediane entstanden zu denken und daher meist dort zu zweit einander genähert sind, schließlich zwei transversale Fruchtblätter, die durch eine Wucherung der Plazenten in Form einer falschen Scheidewand miteinander verbunden sind.

CEJP 1925: 150—151, 157 geht insofern noch weiter als EICHLER 1878, als er mit VELENOVSKÝ 1910: 862—864 auch die Petalen als median verdoppelt betrachtet. Vorher hatten schon STEINHEIL 1839: 337 und MESCHAJEFF 1872 diesen Standpunkt vertreten, der aber von EICHLER 1878: 201 als zu wenig begründet abgelehnt wurde. CEJP glaubt jedoch in zahlreichen eigenen und fremden Beobachtungen genügend Beweise zu sehen, die sich vor allem auf teratologische Fälle gründen. Er ist der Ansicht, „daß Dédoublation in allen Kreisen auftreten kann, sich aber nur in den medianen Kreisen behauptet (abnormal auch in den lateralen), d. h., daß die Dédoublation stets einen Kreis unverändert läßt, sicher deshalb, damit die geteilten Teile genug Raum zu ihrer Entwicklung haben. Ebenso können wir feststellen, daß die Dédoublation in den mittleren Kreisen stärker und häufiger ist." (CEJP 1925: 157).

EGGERS 1935 untersucht den Gefäßbündelverlauf und wird dadurch — wie schon früher u. a. WYDLER 1859, KLEIN 1894 — davon überzeugt, daß die transversalen Kelchblätter die äußeren seien, da für sie die Gefäßbündel zuerst abzweigen; dadurch seien sie auch weiter unten inseriert. Daß in der Knospe trotzdem die medianen Sepalen die transversalen decken, führt er darauf zurück, daß diese durch den Raummangel im jungen Blütenstand gehemmt wären. Diese Tatsache, daß der innere Kelchblattkreis median stehen soll, läßt sich aber schwer damit vereinbaren, daß der Kronblattkreis ebenfalls median angelegt und verdoppelt wurde. EGGERS 1935: 50 nimmt jedoch an, er sei primär vierzählig und diagonal gestellt, und bezeichnet ihn als einen „Schaltkreis ..., dessen Glieder nicht der ursprünglichen Alternanz unterliegen" (EGGERS 1935: 57).

EICHLER 1878 beharrt trotz Kenntnis der Arbeit von WYDLER 1859 darauf, daß die medianen Kelchblätter zuerst inseriert seien, und wahrscheinlich mit Recht; finden sich doch die ersten Blattanlagen an der jungen Blütenachse immer in der Mediane. Vermutlich wurde in diesem Falle der Gefäßbündelverlauf zu hoch bewertet.

Neuerdings hat ALEXANDER 1952 diese Fragen wieder untersucht.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die Anlage der Kelchblätter klärt sie durch die Annahme, die höhere Insertion der medianen Sepalen komme nur durch eine Hebung der Blütenachse in der Mediane zustande. Diese Vertikalverschiebung hatten bereits GÜNTHART 1910: 34 und EGGERS 1935: 23 festgestellt. ALEXANDER 1952: 131 schreibt dazu, daß diese Forscher jedoch „die Hebung nur in ihrem Ergebnis als räumlichen Zustand betrachten, während ich sie als einen zeitlichen Vorgang mit Folgen für die Anordnung der Blütenteile bewerte." Die Kronblätter und die inneren Staubblätter betrachtet ALEXANDER als durch Spaltung aus einer Anlage hervorgegangen.

In den Werken von WETTSTEIN 1935: 722—724 und WIESNER/FRITSCH 1909: 317 wird die wohl klassisch zu nennende Theorie von EICHLER 1878 wiedergegeben. Bei STRASBURGER 1962: 582 wird das Dédoublement auch für den Bereich der Kronblätter vertreten.

Schon frühzeitig wurden die Nektarien der Cruciferenblüte für das Erklären des Bauplanes mitberücksichtigt. HAYEK 1911 wertet sie für die verwandtschaftlichen Zusammenhänge innerhalb der Familie aus, wie dies schon vorher von BAYER 1905 versucht wurde. Er bezeichnet die Saftdrüsen als „Blütenbodeneffigurationen" (BAYER 1905: 128), die „in direkter Abhängigkeit von der allgemeinen Disposition der Blütenteile, besonders des Androceums" stehen (BAYER 1905: 129).

Abb. 1. Blütendiagramm der Cruciferen nach MOTTE 1957. — Abb. 2—16. *C amara*. Die zwischen ( ) gesetzten Zahlen beziehen sich auf die Liste auf S. 179-182, über AE sowie Navashin und Häggqvist vgl. Abschnitt 3.2.1. — Abb. 2. Theoretisches Blütendiagramm nach der Verdopplungstheorie. Die lateralen Nektarien (schraffiert) umfassen die Staubblätter, die medianen Nektarien (Dreiecke) liegen zwischen den Staubblättern. Die Doppelstriche in der Mediane weisen auf die Verdopplung in Kron- und Staubblattkreis hin. — Abb. 3. Querschnitt durch eine Wurzel (127). — Abb. 4. Querschnitt durch den Blattstiel einer diploiden Pflanze (71). — Abb. 5. Querschnitt durch den Blattstiel einer tetraploiden Pflanze (70). — Abb. 6—11. Chromosomen tetraploider Pflanzen. — Abb. 6. Mitose in Blattstiel (22). 2n = 32. Fix. AE, Färb. Häggqvist. — Abb. 7. Erste Metaphase der Meiose in PMZ (39). n = 16. Fix. AE, Färb. Häggqvist. — Abb. 8. Zweite Metaphase der Meiose in PMZ (75). n = 16. Fix. AE, Färb. Häggqvist. — Abb. 9. Mitose in Fruchtknoten (76). 2 n = 32. Fix. Navashin, Färb. Häggqvist. — Abb. 10. Mitose in Kelchblatt (94). 2 n = 32. Fix. Navashin, Färb. Häggqvist. — Abb. 11. Mitose in Wurzel (127). 2 n = 32. Fix. Navashin, Färb. Häggqvist. — Abb. 12, 13. Chromosomen diploider Pflanzen. — Abb. 12. Mitose in Blattstiel (71). 2 n = 16. Fix. Navashin, Färb. Häggqvist. — Abb. 13. Mitose in Blattstiel (142). 2 n = 16. Fix. AE, Färb. Häggqvist. — Abb. 14—16. Häufigkeitsdiagramme der Pollenkörner. Abszisse: Pollengröße in μ, Ordinate: Anzahl der Pollenkörner. Jede Kurve gilt für 100 Pollenkörner. — Abb. 14. Pollen aus den sechs Antheren einer Blüte (100). — Abb. 15. Pollen aus vier Blüten einer Pflanze (71), und zwar aus drei offenen Blüten (——————) und aus einer Knospe (— — — — —). — Abb. 16. Pollen von sechs Pflanzen einer Population (129).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

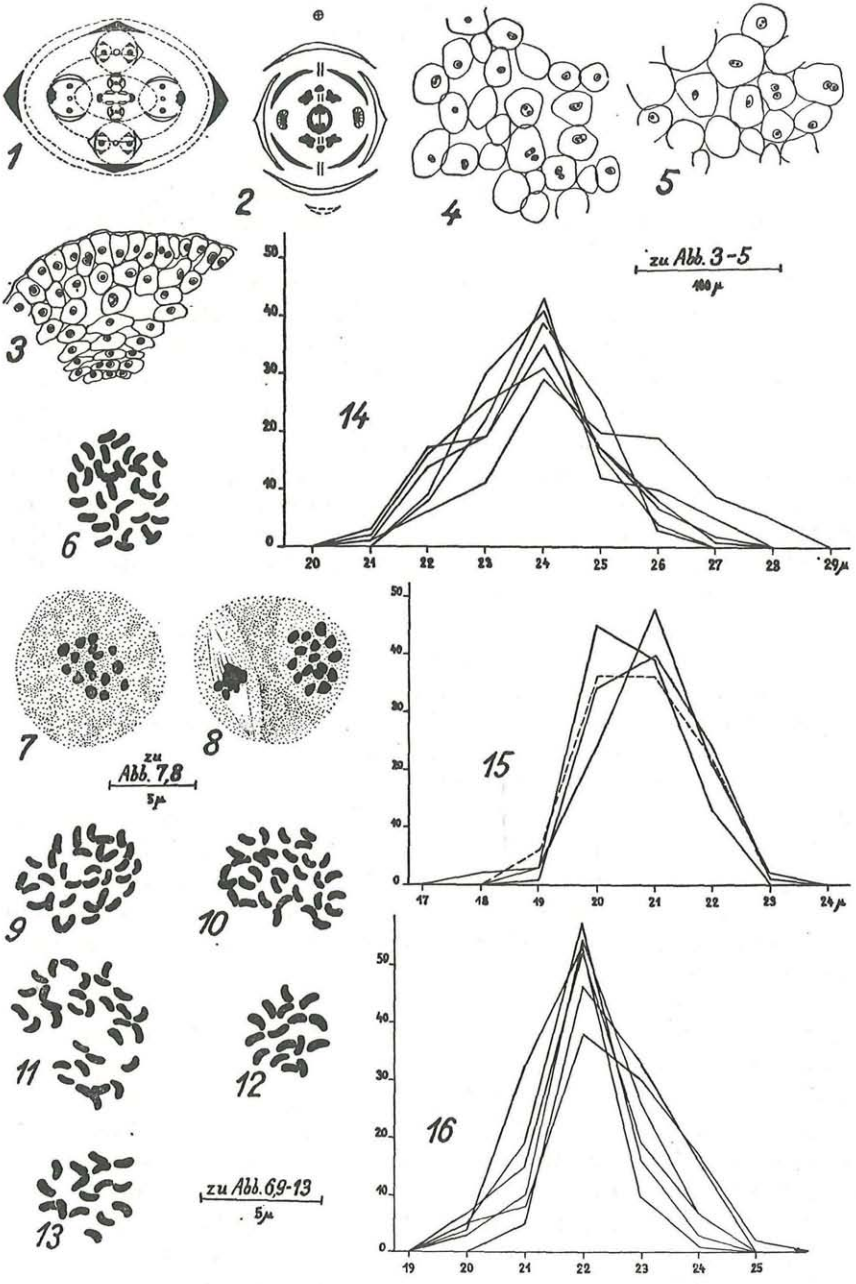


Abb. 1—16 (Erklärung auf der gegenüberliegenden Seite)

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Auch Cejp 1925: 133 sagt, daß „die Drüsen überdies eine bloße Emergenz der Blütenachse (des Blütenbodens) darstellen" und darüber hinaus weist Eggers 1935: 23 darauf hin, daß „die Drüsen bei den Cruciferen so spät angelegt werden, daß sie keinen Einfluß auf die Insertion der Phyllome ausüben können."

Ganz neue Gesichtspunkte wurden in den letzten Jahrzehnten gefunden, als man begann, die sogenannte Blütenstandstheorie zu entwickeln, die bereits in ein Handbuch aufgenommen wurde (Emberger 1960: 1261 bis 1265).

Die Theorie von Motte geht auf Beobachtungen an einer in Afghanistan gesammelten, stark verbildeten und daher nicht näher bestimmbaren Crucifere der Tribus *Hesperideae* zurück. Motte 1944 stellte fest, daß ein Teil der Blüten an Stelle der Nektarien vier beblätterte Knospen trug. Das veranlaßte Motte 1946, das Cruciferendiagramm völlig neu zu deuten. Er nahm an, daß es sich bei den Diskusdrüsen der Cruciferen um verkümmerte Achsenenden handle, die in der Achsel von Tragblättern stehen, die in diesem Falle zu Kelch-, Kron- und Staubblättern umgewandelt seien. Es läge demnach ein Dichasium vor, also ein Blütenstand, aus dem sich durch Stauchen, Reduktion und weitgehendes Umgestalten die heutige Blüte entwickelt hätte.

Nach Chadefaud 1953, 1954, 1956 läßt sich die Cruciferenblüte auf mehrere Wirtel von drei- und sogar siebenteiligen Blattorganen zurückführen, vor deren Blättchen manchmal Knospen zu finden seien. Nozeran 1955: 151 meint dazu, daß Knospen nicht in der Achsel von Blatteilen stehen könnten. Motte 1957 jedoch sucht die Ansicht von Chadefaud mit der seinen in Einklang zu bringen, indem er die Dreiergruppen als Tragblatt mit den dazugehörigen Vorblättern auffaßt, zu denen in den Siebenergruppen weitere Vorblätter kommen sollen. Aus der Abb. 1 kann man deutlich den äußerst verwickelten theoretischen Aufbau einer Cruciferenblüte erkennen, den diese Theorie annehmen muß. Überdies scheint wohl noch nicht die notwendige Klarheit der Begriffe zu herrschen, um Endgültiges aussagen zu können.

Alle diese Theorien wurden auf Grund von teratologischen Befunden aufgestellt, wobei vorausgesetzt wurde, daß diese im Sinne einer rückschrittlichen Entwicklung phylogenetisch früheren Zuständen entsprechen. Daß es immer wieder abweichende Formen gibt, die sich nicht oder nur schwer in ein bestimmtes Schema eingliedern lassen, ist allgemein bekannt. Aber durchaus nicht alle Monstrositäten beruhen auf sogenannter Regression. So können etwa seitlich durchwachsene Blüten wie sie Motte 1944 an einer aberranten Crucifere beschreibt, auch bei anderen Familien auf treten. Penzig 1921 nennt solche Anomalien bei Ranunculaceen, Caryophyllaceen, Malvaceen, Geraniaceen, Papilionaceen, Rosaceen, Penzig 1922 bei Primulaceen, Solanaceen u. a. Nach Napp-Zinn 1959: 67 hat schon Goethe seitlich durchwachsene Nelken beobachtet. Es wäre nun

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

sicherlich verfehlt, deshalb bei allen genannten Familien von zu Blüten gewordenen Infloreszenzen zu sprechen. Man könnte allerdings einwenden, daß die Verhältnisse bei den Cruciferen etwas anders liegen, da man annehmen könne, daß hier die Nektarien reduzierte Achsenenden darstellen; es ist nur fraglich, ob die von MOTTE beobachteten Knospen tatsächlich mit den Diskusdrüsen identisch sind.

Es sind also derzeit noch immer mehrere Ansichten vertretbar, von denen jede einzelne erwiesen zu sein scheint. Wenn man aber die Verhältnisse bei den benachbarten Familien, vor allem den Capparidaceen, ebenfalls zum Vergleich heranzieht, so tritt jene Theorie, die auf dem Dédoublement aufbaut, in den Vordergrund.

Daher möchte ich vorläufig an dem bisher üblichen Ausdruck für Diagramm und Formel festhalten. Für *C. amara* finde ich eine empirische Formel gegeben in:

$$*\,K2{+}2\,C\,4\,A_2{+}4\,G\left(\underline{\dot{2}}\right)$$

Als theoretisches Diagramm würde sodann das in Abb. 2 gezeichnete zu gelten haben, dem die Formel entspricht:

$$*\,K2{+}2\,C2^2A_2{+}2^2\,G\left(\underline{\dot{2}}\right)$$

Die Blüte von *C. amara* wird also in den Grundzügen als dimer aufgefaßt, wobei die Mediane eine Verdopplungsebene für Petalen und inneren Staubblattkreis ist. Unterstrichen wird dies durch die Tatsache, daß die Kronblätter sehr oft paarweise einander genähert erscheinen, was auch für die längeren Staubblätter zutrifft. Den von ALEXANDER 1952: 143 verwendeten Ausdruck „Spaltung" möchte ich vermeiden, weil durch Spaltung eines Organs in der Regel nur dessen Hälften entstehen, während bei Verdopplung das ganze Organ an Stelle der einfachen Anlage wiederholt wird.

Die Kronblattdeckung wurde im Diagramm nicht berücksichtigt, da sie, wie bei Cruciferen üblich, vollkommen unregelmäßig ist. Die Nektarien am Grunde der Staubblätter besitzen das für mehrere Arten sehr charakteristische Aussehen (vgl. BAYER 1905, HAYEK 1911). Die äußeren Stamina sind von einem zweihöckerigen Wall umgeben, der nach innen zu offen steht, zwischen den inneren befindet sich in der Mediane eine kleinere, einhöckerige Drüse.

In der Formel ist überdies noch das Längenverhältnis der beiden Staubblattkreise und gegenüber ALEXANDER 1952: 142 im Gynözeum auch noch die Oberständigkeit und das Vorhandensein der falschen Scheidewand dargestellt. Bezüglich des Fruchtknotens hatte ich keinen Grund, von der noch immer am besten begründet erscheinenden und natürlichen Ansicht abzugehen, die auch ALEXANDER 1952 vertritt, zwei laterale Karpiden mit

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

parietaler Plazentation und einer falschen Scheidewand anzunehmen (vgl. auch HANNIG 1901).

Nach PENZIG 1921: 90 können bei *C. amara* „apetale Blüthen" und „solche mit petaloiden Stamina und Carpellen" auftreten. Dazu kann ich mich nicht äußern, weil ich so oder anders abweichende Blüten niemals beobachten konnte.

In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß in neuerer Zeit Diagramme ganz allgemein zu sehr vereinfacht werden. So kann ich mich z. B. mit den von PORTER 1959 angewendeten Diagrammzeichnungen nicht befreunden, die unter anderem auf das Wiedergeben des Antherenbaues (introrse — extrorse), sehr oft auch auf die Stellungsverhältnisse des Androzeums und die Ästivation verzichten. Auch das Cruciferendiagramm von *Brassica* (PORTER 1959: 261) verzichtet dann leider auf jene Möglichkeiten, die ich in Abb. 2 ausgenützt habe.

3. Cytologie

Auf den männlichen und weiblichen Gametophyten näher einzugehen, lag nicht im Rahmen meiner Arbeit. Nur kurz soll erwähnt werden, daß an Schnitten durch den Nuzellus Zellen auffallen, die nach SCHÜRHOFF 1926: 275 „oft frappante Ähnlichkeit mit solchen aus einem jungen Antherenfach" aufweisen. VANDENDRIES 1912 fand heraus, daß es sich dabei um ein mehrzelliges Archespor handelt, wie es derselbe Autor schon früher unter anderem bei *C. pratensis* entdeckt hatte (vgl. VANDENDRIES 1909), und wie es in ähnlicher Weise bei Compositen und Umbelliferen ausgebildet sein kann (vgl. SCHNARF 1931: 8). Wie auch bei VANDENDRIES 1912 beschrieben, konnte beobachtet werden, daß die Zellen parallel zur Nuzellusachse liegen, und zwar so, daß sie sich nach unten zu verjüngen. Der Kern mit dem großen Nukleolus füllt fast ganz den oberen Teil der Zelle aus. Auch eine allmähliche Resorption der gegen die Epidermis liegenden Zellen wurde festgestellt. Nach SCHNARF 1931 stellt dieses mehrzellige Archespor im Gegensatz zu dem vermutlich ursprünglichen von *Casuarina* eine abgeleitete Form in der Entwicklungsgeschichte dar.

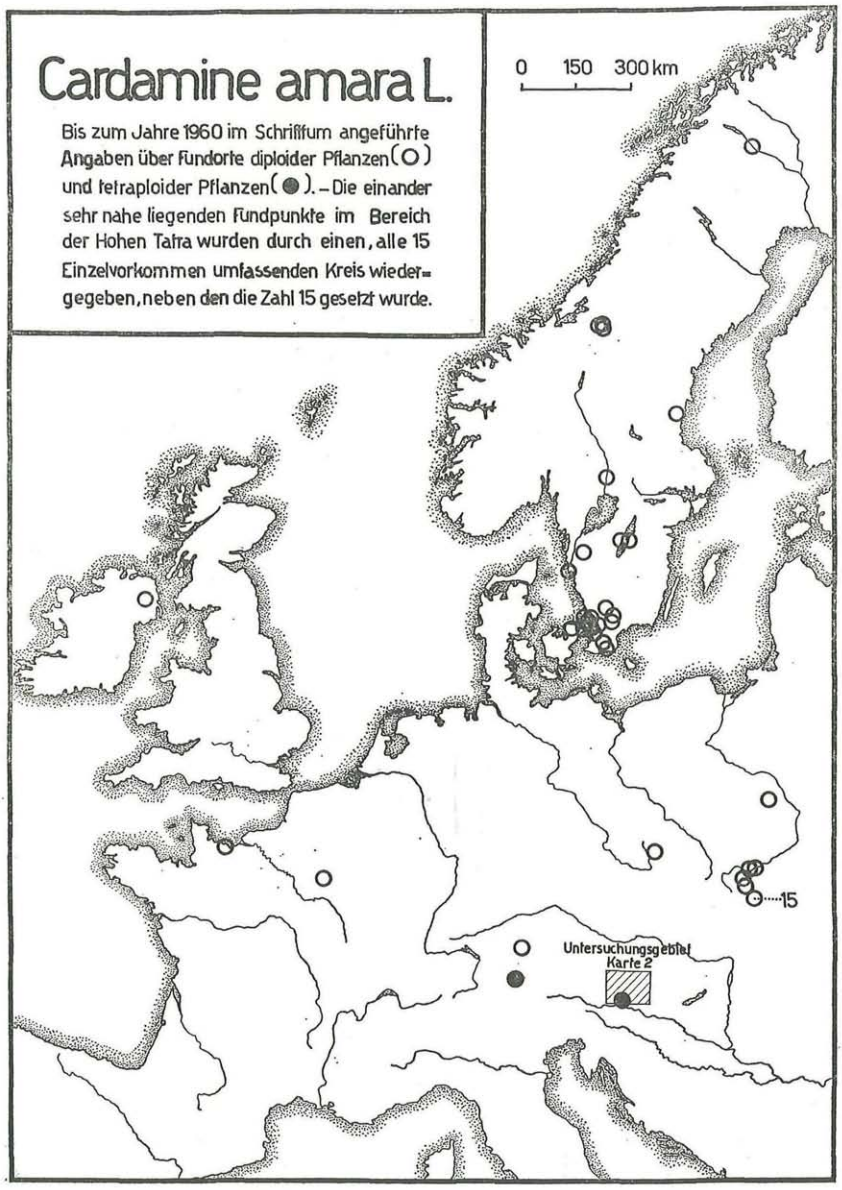
In zahlreichen Präparaten konnten ferner an Querschnitten durch Wurzeln, Stengel und vor allem Blattstiele Zellen beobachtet werden, die mehrere Kerne enthielten, in denen wiederum mehrere Nukleolen eingeschlossen sein konnten. Diese Zellen treten vor allem im Parenchym, seltener in der Epidermis auf, und zwar bei diploiden wie auch bei tetraploiden Pflanzen (Abb. 3—5).

Breiteren Raum nahmen in meiner Arbeit die Chromosomenuntersuchungen ein, über die im folgenden ausführlicher zu berichten sein wird.

3.1. Bisherige Tatsachen

Die häufigste Chromosomengrundzahl in der Gattung *Cardamine* beträgt acht und konnte auch bei *C. amara* schon von mehreren Forschern festgestellt werden. Diese Angaben wurden vor allem in die Sammelwerke von DARLINGTON & JANAKI-AMMAL 1945, TISCHLER 1950, DARLINGTON &

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at



Karte 1 (Näheres im Text)

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Wylie 1956, Index 1958 a, b (in den späteren Heften des Index bis 1961 finden sich keine Angaben) und Löve & Löve 1961 aufgenommen.

Nach einer schriftlichen, unveröffentlichten Mitteilung aus dem Jahr 1930 stellte Manton als erste die somatische Zahl 2n = 16 für *C. amara* fest (Tischler 1931: 138). Sodann fand Lawrence 1931: 195 (von Tischler 1937: 67 und 1950: 64 fälschlich als Lawrence 1932 zitiert) in Metaphasenplatten von Wurzelspitzen ebenfalls die Zahl 2n = 16. Fundortsangaben fehlen, es ist jedoch anzunehmen, daß sie auf England zu beziehen sind. Manton 1932: 542, 552, 553 teilt für Pflanzen aus England, Frankreich und Deutschland das Ergebnis 2n = 16 mit. 1949 fand Mattick (briefliche Mitteilung an Tischler 1950: 64) tetraploide Pflanzen mit der somatischen Zahl 2n = 32. Der genaue Fundort läßt sich leider wieder nicht ermitteln, da Tischler 1950: 9 nur schreibt: „Ihr Material stammte zum allergrößten Teil aus Tirol, meist aus dem Gschnitz-Tal; einige Arten waren auch in Kärnten und Niederösterreich gesammelt." Banach 1950, Banach-Pogan 1955 gibt die somatischen Zahlen von Pflanzen aus Polen als 2n = 16 an, wobei auch Individuen von *C. Opicii* untersucht wurden, einer Sippe, die hier mitberücksichtigt wird, da sie nach meiner Ansicht von *C. amara* nicht zu trennen ist (vgl. Abschnitt 2.2.). Insgesamt wurde in Polen Material von 21 Fundpunkten untersucht. Lövkvist 1953: 334, 1956: 11 und 1957 konnte in Schweden, Dänemark, Nordirland und Frankreich die diploide Zahl 2n = 16 und an Pflanzen aus Österreich, und zwar aus Tirol und von der Koralpe, die tetraploide Zahl 2n = 32 feststellen.

Die folgende Liste enthält die in den oben angeführten Arbeiten genannten Fundpunkte von Pflanzen, deren Chromosomenzahl ermittelt wurde. Auch die Höhenlage der Fundorte ist, soweit sie angegeben wurde, übernommen worden. Diese Punkte wurden auf meiner Karte 1 eingetragen, bis auf „Cambridge", da das dortige Material aus einem Botanischen Garten stammt und unbekannter Herkunft ist, und „Perlsteinbach", dessen Lage nirgends ermittelt werden konnte *).

Diploide Pflanzen

Manton 1932: England: Cambridge, botanical garden. — Frankreich: Caen. — Deutschland: Starnberger See near Munic.

Banach 1950: Polen: Droga z Zakopanego do Jaszczurówki, c. 908 m. — Tatry — Dolina Białego, c. 900 m. — Okolica Pustyni Błędowskiej, bagniste partie lasu. — Maków Podhalański. — Mydlniki k. Krakowa. — Tatry, wejście do Doliny Strążyskiej, c. 890 m. — Tatry — Droga na Nosal, c. 1050 m. — Krakow — Łagiewniki. — Kudowa Zdrój. — Tatry — Morskie Oko, 1395 m. — Tatry —

*) Dazu kommen noch die in jüngster Zeit aus den Niederlanden bekannt gewordenen Fundpunkte diploider Pflanzen aus Limburg, Overijssel und N. Brabant; vgl. Gadella T. W. J. & Kliphuis E. 1963 in Acta bot. neerl. 12 (2): 202—203. Die an dieser Stelle zitierte Angabe „Lawrence (1932) England 2 n = 32" ist in „Lawrence (1931) England 2 n = 16" zu berichtigen.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

zbocza Miedzianego, c. 1500 m. — Tatry — zbocza Miedzianego, c. 1600 m. — Tatry — droga pod Kazalnicą, c. 1550 m. — Babia Góra — Czarna Hala, c. 1100 m. — Tatry — droga z Hali Kondratowej do Kuźnic poniżej Kalatówek, c. 1150 m. — Tatry — Morskie Oko, brzeg jeziora w drodze do Czarnego Stawu. — Tatry — Dolina Kościeliska, Hala Pisana, c. 1015 m. — Tatry — Dolina Kościeliska, koło Ornaku, c. 1125 m. — Tatry — droga na Kościelec od Stawów Gąsienicowych, c. 1750 m. — Tatry — zbocza Miedzianego, c. 1800 m. — Tatry — droga z Kasprowego na Halę Gąsienicową, c. 1600 m.

Lövkist 1957: Schweden: Skåne. Baldringe, Fylan, 26 m. — Benestad, Backarna, 48 m. — Hjärnarp, Hulebäckseröd, 144 m. — Hjärnarp, Skorstensgård, 78 m. — Osby, Kalhult, 70 m. — Röstånga, Nackarp, 58 m. — Svalöv, Källstorp, 77 m. — S. Sandby, Fågelsång, 35 m. — Torrlösa, Trolleholm, 90 m. — Ö. Broby, Krögerslund, 50 m. — Småland. Traryd, Strömnäsbruk, 135 m. — Östergötland. Tollstad, Alvastra, 105 m. — Västergötland. Alingsås, 59 m. — Hjo, Grenabo, 151 m. — Halland. Onsala, Kungsbackaviken, 5 m. — Ö. Karup, Högaskog, 153 m. — Värmland. Munkfors, Gersheden. — Hälsingland. Norrala, Vågbro. — Jämtland. Åre, Brudslöjan, 470 m. — Åre, Storlien, 595 m. — Åre, Vikböle, 378 m. — Lappland. Jukkasjärvi, Tornehamn, 340 m. — —Dänemark: Grib Skov, Steenholt Hegn. — — Nordirland: Shaw's Bridge (Antrim). — —Frankreich: Condé en Brie (Aisne).

Tetraploide Pflanzen

Österreich: Koralpe, Glashütten (Styria), 1400 m. — St. Sigmund (Tirol), 1500 m. — Perlsteinbach (Tirol), 1600 m. — Perlsteinbach (Tirol), 1750 m.

3.2. Eigene Untersuchungen

Lövkvists Fundpunkt „Koralpe" liegt am Alpen-Ostrand. Ich sollte nun zunächst herausfinden, ob hier neben Tetraploiden auch Diploide vorkommen.

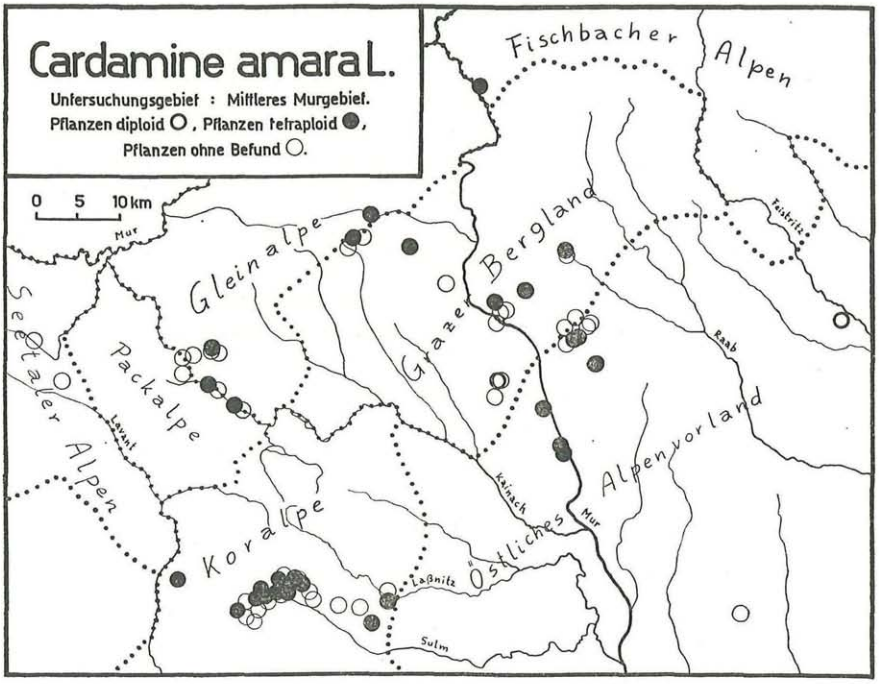
Auf mehreren Exkursionen in das unten beschriebene Gebiet sammelte ich wildwachsende Pflanzen, die, falls sie noch zu jung waren, im Botanischen Garten der Universität Graz weiterkultiviert wurden. Sowohl die von demselben Fundort stammenden Herbarbelege wie auch die teils im Gelände, teils im Botanischen Garten fixierten Teile dieser Pflanzen tragen die gleiche laufende Nummer, die in der unten folgenden Liste zu finden ist.

Das Untersuchungsgebiet am Alpen-Ostrand wurde meiner Aufgabe entsprechend so ausgewählt, daß ich *C. amara* von Fundpunkten des Flachlandes — tiefster Punkt bei 280 m — allmählich durch alle Höhenstufen bis über die Waldgrenze ansteigend — höchster Punkt bei 1930 m — beobachten konnte. Alle Funde stammen aus dem Gebiet zwischen 32° 18′ und 33° 55′ östl. L. v. Ferro und 46° 48′ und 47° 20′ nördl. Br. In meiner Karte 2 sind sämtliche von mir begangenen Fundstellen als Kreise eingetragen, wobei jene durch die Zeichen ○ (für diploid) und ● (für tetraploid) hervorgehoben sind, bei denen es mir gelang, einigermaßen eindeutige Bilder des Chromosomensatzes zu erhalten. Die verwendeten Präparate sowie Belege

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

fast sämtlicher Fundpunkte sind im Herbarium des Botanischen Instituts der Universität Graz hinterlegt (GZU).

Selbstverständlich gibt meine Karte 2 nicht etwa ein Bild der Verbreitung von *C. amara* am Alpen-Ostrand wieder (dafür vgl. Abschnitt 4.1.), weil nur die lebend gesehenen Pflanzen, nicht aber die ebenfalls studierten Belege aus verschiedenen Herbarien berücksichtigt wurden.



Karte 2 (Näheres im Text)

In der Liste meiner Sammelnummern habe ich jene Nummern weggelassen, die sich auf Material beziehen, das in den folgenden Abschnitten nicht verwertet werden konnte. Ebenso fehlen die Nummern jener Pflanzen, die nur zu Vergleichszwecken außerhalb des Untersuchungsgebietes, wie in den Hohen Tauern, den Gurktaler Alpen und Südtiroler Dolomiten, gesammelt worden waren.

Meine Sammelnummern sind folgenden Teilabschnitten des Untersuchungsgebietes zugeordnet, die übersichtlich am besten im Anschluß an Böhm 1887 zu umgrenzen waren, wozu nach Engler 1936: 377 das „Östliche Alpenvorland" hinzugefügt wurde:

Provinz der Alpenländer. Cetische Alpen. Gleinalpenzug (12, 27, 75, 94, 95, 96, 98, 99, 100, 103, 104, 105, 106, 122). — Grazer Bergland (10, 13, 28, 76, 79, 81, 89, 90, 91, 92, 93, 107, 108, 109, 110, 126, 127, 129, 130, 131, 132, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 150). — Fischbacher Alpen (73, 74). — Norische Alpen (und zwar Lavanttaler Alpen). Seetaler Alpen (140, 141). —

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Packalpe (101, 102). — Koralpe (3, 6, 7, 8, 9, 21, 22, 23, 24, 25, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 47, 49, 50, 56, 57, 59, 61, 63, 72, 77, 78, 112, 113, 114, 116, 117, 118, 151, 152). — Östliches Alpenvorland (4, 5, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 70, 71, 80, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 128, 133, 134, 135, 136, 137, 139).

Nummernliste

Alle Funde ohne Sammlerangabe stammen von mir.

3: Koralpen-Westhang gegen Wolfsberg, Wiesenbach in Vordergumitsch, ca. 700 m, 6. 4. 1959, WIDDER (GZU und Schnitte).
4: Graz-Stifting, Straßengraben beim Haus Stiftingtalstraße 270, ca. 410 m, 10. 4. 1959 (Schnitte).
5: Graz-Stifting, Straßengraben beim Haus Stiftingtalstraße 203, ca. 400 m, 10. 4. 1959 (GZU).
6: Koralpen-Osthang, Mainsdorf nördlich von Schwanberg, am Stullneggbach, ca. 440 m, 12. 4. 1959 (GZU und Schnitte).
7: Koralpen-Osthang, am Stullneggbach, ca. 550 m, 12. 4. 1959 (Schnitte).
8: Koralpen-Osthang, am Stullneggbach, ca. 650 m, 12. 4. 1959.
9: Koralpen-Osthang, am Stullneggbach, ca. 1000 m, 12. 4. 1959 (Schnitte).
10: Südwesthang des Pfaffenkogels, bei Hörgas-Pauli, ca. 670 m, 12. 4. 1959, THALER.
12: Packalpe, am Teigitschbach zwischen Hirschegg und Stampf, rechtes Ufer, ca. 850 m, 14. 4. 1959, WOLKINGER (GZU).
13: Graz-Mariatrost, Straßenböschung in Fölling, ca. 450 m, 15. 4. 1959.
14—17: Graz-Stifting, Straßengraben beim Haus Stiftingtalstraße 270, ca. 410 m, 20. 4. 1959 (GZU).
18—20: Graz-Stifting, Wiesenbach bei der Möbes-Schule, ca. 410 m, 20. 4. 1959 (GZU und Schnitte).
21—23: Koralpen-Osthang, Glashütten, am Stullneggbach, ca. 1150 m, 26. 4. 1959 (GZU und Schnitte).
24: Koralpe, Bach am Weg von Glashütten zur Schwarzen Sulm, ca. 1250 m, 26. 4. 1959 (Schnitte).
25: Koralpe, feuchte Stellen am rechten Ufer der Schwarzen Sulm, ca. 1450 m, 26. 4. 1959.
27: Hirschegg, am Teigitschbach, ca. 900 m, 5. 5. 1959, WOLKINGER.
28: Radegund, am Gießbach östlich der Seilbahnstation, ca. 790 m, 10. 5. 1959, ZENKER (GZU).
29—30: Koralpe, Glashütten, am Stullneggbach, ca. 1300 m, 16. 5. 1959 (GZU und Schnitte).
31: Koralpe, Glashütten, am Stullneggbach, ca. 1350 m, 16. 5. 1959.
32: Koralpe, Glashütten, am Stullneggbach, ca. 1410 m, 16. 5. 1959.
33: Koralpe, Glashütten, am Stullneggbach, ca. 1450 m, 16. 5. 1959 (GZU).
34: Koralpe, Glashütten, am Stullneggbach, ca. 1480 m, 16. 5. 1959 (GZU).
35: Koralpe, Glashütten, am Stullneggbach beim Ursprung, ca. 1500 m, 16. 5. 1959 (GZU und Schnitte).
36: Koralpe, Bach am Weg von Glashütten zur Schwarzen Sulm, ca. 1250 m, 16. 5. 1959.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

37: Koralpe, am Höllbach bei der Mündung in die Schwarze Sulm, ca. 1250 m, 17. 5. 1959.
38: Koralpe, an der Schwarzen Sulm bei der Mündung des Höllbaches, ca. 1250 m, 17. 5. 1959 (GZU).
39: Koralpe, Bärental, Quellflur am linken Ufer der Schwarzen Sulm, ca. 1510 m, 17. 5. 1959 (GZU und Schnitte).
41: Koralpe, von Glashütten gegen die Gösleralm, linker Seitenbach des Höllbachs, ca. 1450 m, 18. 5. 1959 (Schnitte).
47: Koralpe, Bach am Weg von Glashütten zur Schwarzen Sulm, ca. 1250 m, 19. 6. 1959 (GZU).
49: Koralpe, Bach am Weg von Glashütten zur Schwarzen Sulm, ca. 1250 m, 19. 6. 1959 (GZU und Schnitte).
50: Koralpe, Bärental, am Ufer der Schwarzen Sulm, ca. 1320 m, 19. 6. 1959 (GZU und Schnitte).
56: Koralpe, Bärentalkar, unter dem Grillitschsattel im steinigen Bachbett, ca. 1710 m, 8. 7. 1959 (GZU und Schnitte).
57: Koralpe, Großes Kar, Quellflur am Fuß des „Gedrehten Steines", ca. 1800 m, 9. 7. 1959 (GZU).
59: Koralpe, Großes Kar, Quellflur unter der Relaisstation, ca. 1800 m, 9. 7. 1959 (GZU und Schnitte).
61: Koralpe, Seekar, Ostabfall des Seekogel und Speik, Quellflur, ca. 1930 m, 9. 7. 1959 (GZU).
63: Koralpe, Weinebene, Quellflur am Osthang der Brandhöhe, ca. 1750 m, 10. 7. 1959 (GZU).
70: Murauen südlich von Graz, Tümpel am rechten Murufer ca. 2 km nördlich von Kalsdorf, ca. 320 m, 27. 3. 1960 (Schnitte).
71: An der Straße zwischen Großsteinbach und Ilz, in der Nähe von Schloß Feistritz, im Straßengraben, ca. 330 m, 6. 4. 1960, KELBITSCH (GZU und Schnitte).
72: Deutschlandsberg, am Ende der Laßnitzklause, ca. 380 m, 10. 4. 1960, MICHEL (GZU und Schnitte).
73—74: Pernegg, am Gabraunbach, ca. 500 m, 13. 4. 1960 (GZU und Schnitte).
75: Gleinalpe, am Übelbach bei Neuhof, ca. 720 m, 13. 4. 1960, WOLKINGER (Schnitte).
76: Kleinalpe nordwestlich von Geisttal, beim Gasthaus „Krautwasch", ca. 1200 m, 13. 4. 1960, WOLKINGER (Schnitte).
77: Deutschlandsberg, sonniges Wiesenufer am Mittereggbach, ca. 410 m, 15. 4. 1960, MICHEL (Schnitte).
78: Deutschlandsberg, schattiges Ufer am Mittereggbach, ca. 420 m, 15. 4. 1960, MICHEL.
79: Osthang des Schöckel, am Gießbach, ca. 900 m, 10. 5. 1960, WOLKINGER (Schnitte).
80: Schaftal nordöstlich von Graz, schattige Bachränder, ca. 450 m, 15. 5. 1960 (GZU).
81: Graz-Gösting, Raach, sumpfige Stelle am Bahndamm, ca. 450 m, 15. 5. 1960 (GZU).
82—83: Schaftal nordöstlich von Graz, schattige Bachränder, ca. 450 m 16. 5. 1960 (GZU).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

84: Graz-Stifting, Sandbank im Stiftingbach, kurz nach der Abzweigung der Schaftalstraße, ca. 430 m, 16. 5. 1960 (GZU).

85: Schaftal nordöstlich von Graz, im Bachsand unter einer Brücke, ca. 450 m, 16. 5. 1960 (GZU).

86: Schaftal nordöstlich von Graz, an einem sonnigen Wiesenbach, ca. 450 m, 16. 5. 1960 (GZU).

87: Graz-Stifting, kurz nach der Abzweigung der Schaftalstraße, schattiges Bachufer, ca. 430 m, 16. 5. 1960 (GZU).

88: St. Peter a. O., im Puchgraben, schattiges Bachufer, ca. 280 m, 16. 5. 1960, WOLKINGER (GZU).

89: Graz-Mariatrost, gegen das untere Ende der Rettenbachklamm, am Bach, ca. 440 m, 18. 5. 1960 (GZU).

90: St. Veit bei Graz, Pailgraben, unter Erlen am Ufer, ca. 380 m, 22. 5. 1960 (GZU).

91—92: St. Veit bei Graz, Pailgraben, sehr schattiges Ufer, ca. 400 m, 22. 5. 1960 (GZU).

93: St. Veit bei Graz, Pailgraben, schattiges Ufer, ca. 420 m, 22. 5. 1960 (GZU).

94: Stubalpe, Brunnentrog beim „Alten Almhaus", ca. 1600 m, 26. 5. 1960 (GZU und Schnitte).

95: Stubalpe, Nordhänge des Wölkerkogels, Wiesenbach, ca. 1600 m, 26. 5. 1960 (GZU).

96: Stubalpe, Nordhänge des Wölkerkogels, Wiesenbach und Quellfluren, ca. 1650 m, 26. 5. 1960 (GZU).

98: Hirschegg, Straßengraben am rechten Ufer des Teigitschbachs, ca. 900 m, 2. 6. 1960 (GZU und Schnitte).

99: Weg von Hirschegg zum Salzstiegelhaus, am Teigitschbach, ca. 1000 m, 2. 6. 1960 (GZU).

100: Weg von Hirschegg zum Salzstiegelhaus, rechter Zufluß des Teigitschbachs, schattiger Graben, ca. 1150 m, 2. 6. 1960 (GZU und Schnitte).

101: Packalpe, südlich des Hirschegger Gatterls, sonnige Quellflur, ca. 1500 m, 2. 6. 1960 (GZU).

102: Packalpe, südlich des Hirschegger Gatterls, schattige Quellflur, ca. 1500 m, 2. 6. 1960 (GZU).

103: Stubalpe, nördlich des Salzstiegelhauses, sonnige Quellflur, ca. 1550 m, 2. 6. 1960 (GZU).

104: Stubalpe, Südhänge des Rappelkogels, sonnige Quellflur, ca. 1600 m, 2. 6. 1960 (GZU).

105: Stubalpe, Südosthänge des Wölkerkogels, sonniger Wiesenbach, ca. 1600 m, 2. 6. 1960 (GZU).

106: Stubalpe, Südosthänge des Wölkerkogels, sonniger Wiesenbach, ca. 1630 m, 2. 6. 1960 (GZU).

107: Kleinalpe nordwestlich von Geisttal, am Södingbach, ca. 800 m, 6. 6. 1960 (GZU).

108—109: Kleinalpe nordwestlich von Geisttal, Quellbach des Södingbachs, schattiger Graben, ca. 900 m, 6. 6. 1960 (GZU).

110: Nordhänge des Kollerkogels am Abstieg vom „Krautwasch" nach Übelbach, versumpfter Waldweg, ca. 1100 m, 6. 6. 1960 (GZU).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

112: Koralpe, Bach am Weg von Glashütten zur Schwarzen Sulm, ca. 1250 m, 30. 6. 1960 (GZU).
113: Koralpe, Nordwesthänge des Treibriegel gegen die Grünangerhütte, Quellfluren in lichtem Wald, ca. 1650 m, 30. 6. 1960 (GZU).
114: Koralpe, Osthänge zwischen Hühnerstützen und Frauenkogel gegen die Hochseealm, Wiesenbach, ca. 1800 m, 1. 7. 1960 (GZU).
116: Koralpe, Seekar, Wiesenbach im südlichen Teil, ca. 1850 m, 1. 7. 1960 (GZU).
117: Koralpe, Großes Kar, Quellflur unter der Relaisstation, ca. 1800 m, 1. 7. 1960 (GZU).
118: Koralpe, Weinebene, Osthänge der Brandhöhe, Quellflur, ca. 1750 m, 1. 7. 1960 (GZU und Schnitte).
122: Stubalpe, Wiesenbach an den Nordhängen des Wölkerkogels, ca. 1600 m, 9. 7. 1960 (GZU).
126: Graz-Andritz, Stattegg, am Ufer des Andritzbachs, ca. 430 m, 12. 3. 1961 (GZU und Schnitte).
127: Dult bei Graz, am Dultbach, ca. 410 m, 12. 3. 1961 (GZU und Schnitte).
128: Hart bei St. Peter östlich von Graz, Quellflur unter dem „Attemshof", ca. 480 m, 18. 3. 1961 (GZU und Schnitte).
129: Großstübing, am Stübingbach, ca. 530 m, 31. 3. 1961, WOLKINGER (GZU und Schnitte).
130—131: Graz-Mariatrost, unteres Ende der Rettenbachklamm, am Bach, ca. 410 m, 13. 4. 1961 (GZU).
132: Mantscha südöstlich von Graz, Bachrand, ca. 420 m, 15. 4. 1961 (GZU und Schnitte).
133: Murauen südlich von Graz, am Mühlgang in Rudersdorf, ca. 340 m, 21. 4. 1961 (GZU und Schnitte).
134—136: Murauen südlich von Graz, Tümpel und feuchte Stellen am rechten Murufer ca. 2 km nördlich von Kalsdorf, ca. 320 m, 21. 4. 1961 (GZU und Schnitte).
137: Murauen südlich von Graz, an einem Wasserarm bei Kalsdorf, ca. 320 m, 21. 4. 1961 (GZU und Schnitte).
139: Murauen südlich von Graz, an einem Wasserarm bei Kalsdorf, ca. 320 m, 21. 4. 1961 (GZU und Schnitte).
140: Seetaler Alpen, Quellflur zwischen Obdach und St. Anna am Zirbitzkogel, ca. 1100 m, 21. 4. 1961, WOLKINGER (GZU).
141: Seetaler Alpen, am Granitzenbach zwischen St. Wolfgang und Granitzen bei Obdach, ca. 1000 m, 21. 4. 1961, WOLKINGER (GZU),.
142—150: Graz-Wetzelsdorf, Gebiet um den Feliferhof, an verschwindenden Wasserläufen, ca. 440 m, 15. 5. 1961 (GZU und Schnitte).
151: Koralpe, Gressenberg, an einem Wasserlauf unter dem Müllerwirt, ca. 1100 m, 21. 5. 1961, WIDDER (GZU).
152: Koralpe, feuchte Waldblöße auf der Reihalm, ca. 1400 m, 21. 5. 1961, WIDDER (GZU).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

3.2.1. Methodik

Folgende Pflanzenteile wurden auf Chromosomen untersucht: Sproßspitzen, junge Blätter, Blütenknospen und seltener die Spitzen von am Sproß oberirdisch auftretenden Adventivwurzeln. Außerdem wurde versucht, Samen keimen zu lassen, was jedoch nicht gelang.

Als Fixiermittel wurden mit nahezu gleichem Erfolg verwendet:

1. Alkohol-Eisessig (AE): 3 Teile absoluter Alkohol und 1 Teil Eisessig wurden unmittelbar vor dem Fixieren gemischt; Fixierdauer: 2—24 Stunden; Auswaschen: 2—3 mal in absolutem Alkohol.

2. Modifikation von Navashins Fixativ nach MÜNTZING 1933: 131:

Lösung I: 1 g CrO_3	Lösung II: 30 ccm Formalin (40%)
10 ccm Eisessig (conc.)	10 ccm Alkohol (95%)
85 ccm H_2O	55 ccm H_2O

Vor dem Fixieren wurden gleiche Teile von I und II gemischt; Fixierdauer: ca. 24 Stunden; Auswaschen: 15—30 Minuten in Fließwasser, dann stufenweises Überführen in absoluten Alkohol.

Beim Fixieren wurde stets darauf geachtet, die Temperatur möglichst niedrig zu halten, wo dies möglich war, durch Eintauchen in Schnee oder kaltes Quellwasser, da dadurch ein Verklumpen der Chromosomen weitgehend verhindert werden kann (vgl. z. B. HOMEYER 1935: 238, MANTON 1935: 136).

Die genaue Tageszeit der jeweiligen Fixierung wurde notiert, um einen eventuellen Rhythmus der Teilungshäufigkeit beobachten zu können. Es wurde aber festgestellt, daß Meiosen und Mitosen unregelmäßig erfolgten. Um die gleiche Tageszeit desselben Tages wie auch verschiedener Tage traten bei manchen Pflanzen Teilungen auf, bei anderen nicht. Es scheinen also bei *C. amara* andere Faktoren eine wichtigere Rolle zu spielen als die Tageszeit und damit der Lichtwechsel.

Die fixierten Objekte wurden in absolutem Alkohol aufbewahrt, zu 5—6 (—8) μ dicken Paraffinschnitten verarbeitet, und mit Kristallviolett oder Hämatoxylin gefärbt.

Kristallviolett wurde nach der Arbeitsvorschrift von LÖVKVIST 1956: 7—8 angewendet, hatte aber nicht den gewünschten Erfolg. Auch kürzestmögliches Entwässern in absolutem Alkohol genügte, um die Schnitte fast vollständig zu entfärben.

Einige Präparate wurden mit Ehrlichs Hämatoxylin gefärbt; auch hier waren die Ergebnisse schlecht.

Die besten Bilder ergab die Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Häggqvist, die folgendermaßen durchgeführt wurde: die Schnitte kamen aus destilliertem Wasser für 2—15 Stunden in eine Beize von Eisen-III-Chlorid (5%) und nach kurzem Auswaschen in destilliertem Wasser für 1—12 Stunden in eine wäßrige Lösung von Hämatoxylin (1%). Es zeigte sich, daß die Färbung besser ausfiel, wenn die Schnitte in der Beize etwas länger als

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

in der Farbstofflösung blieben. Differenziert wurde mit einer schwächeren Eisen-III-Chloridlösung (0,5%). Darauf wurden nach Entwässern die Schnitte aus Xylol direkt in Canadabalsam übergeführt und eingeschlossen.

Die Chromosomen wurden mit Hilfe eines Reichert-Apochromats 100 : 1 gezeichnet.

3.2.2. Tetraploide Pflanzen

In dem nun folgenden und im nächsten Abschnitt sind von jenen Pflanzen, deren Chromosomenzahl festgestellt werden konnte, die Sammelnummern (siehe Fundortsliste in Abschnitt 3.2.) angegeben, weiters die Art der beobachteten Teilungen und die untersuchten Organe.

Die meisten Pflanzen aus dem Untersuchungsgebiet erwiesen sich als tetraploid und sollen daher zuerst besprochen werden.

Die Zahl der Chromosomen in den somatischen Zellen betrug in allen eindeutigen Fällen $2n = 32$, was mit den Ergebnissen von LÖVKVIST 1957 (vgl. Abschnitt 3.1.) übereinstimmt. Im Verlauf der Meiose in Pollenmutterzellen (= PMZ) wurde erstmals empirisch die gametische Zahl $n = 16$ festgestellt (19, 39, 41, 70, 75, 79, 94).

(3) Mitose in Kronblättern und Fruchtknoten
(4) Mitose in Kelchblättern und Fruchtknoten
(6) Mitose in Achsengewebe, Kronblättern und im sporogenen Gewebe
(19) Meiose: 2. Metaphase in PMZ
(22) Mitose in Laubblättern (Abb. 6)
(24) Mitose in Laubblättern, Kelchblättern, Fruchtknoten und im sporogenen Gewebe
(35) Mitose in Kelch- und Kronblättern, Fruchtknoten
(39) Meiose: 1. (Abb. 7) und 2. Metaphase in PMZ
(41) Mitose in Blütenstiel, Kronblättern und Fruchtknoten; Meiose: 2. Metaphase in PMZ
(50) Mitose in Laubblättern
(56) Mitose in Laubblättern und Fruchtknoten
(59) Mitose in Laubblättern
(70) Mitose in Laubblättern und Kronblättern; Meiose: 1. Metaphase in PMZ
(72) Mitose in Kronblättern und im sporogenen Gewebe
(74) Mitose in Kelch- und Kronblättern, Antherenwand, Filament, Fruchtknoten und im sporogenen Gewebe
(75) Mitose in Antherenwand und Fruchtknoten; Meiose: 1. und 2. Metaphase (Abb. 8) in PMZ
(76) Mitose in Kelch- und Kronblättern, Fruchtknoten (Abb. 9)
(79) Mitose in Kronblättern und Fruchtknoten; Meiose: 1. Metaphase in PMZ
(94) Mitose in Kelch- (Abb. 10) und Kronblättern, Achsengewebe; Meiose: 1. Metaphase in PMZ
(98) Mitose in Laubblättern
(100) Mitose in Achsengewebe, Fruchtknoten
(118) Mitose in Kelch- und Kronblättern, Fruchtknoten
(126) Mitose in Wurzelspitzen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

(127) Mitose in Wurzelspitzen (Abb. 11)
(128) Mitose in Laubblättern
(129) Mitose in Blütenstiel
(133) Mitose in Kronblättern
(137) Mitose in Achsengewebe und Kronblättern

Ebenfalls aus den Alpen, aber außerhalb meines Untersuchungsgebietes, liegen noch folgende Ergebnisse vor: Nach einer müdlichen Mitteilung, für die ich auch an dieser Stelle bestens danke, untersuchte NIKLAS im Jahre 1960 Material von *C. amara*, das sie in den Hohen Tauern gesammelt hatte (Schobergruppe, Lesachtal oberhalb Kals, an einer Quelle bei der Lesachhütte, 1828 m). An Mitosen in Kronblättern konnte die tetraploide Zahl 2n = 32 festgestellt werden. Eine weitere Angabe stammt von mir selbst: an Pflanzen aus den Südtiroler Dolomiten (Grödner Joch, Wiesenbach am Fuß der Tschierspitze, ca. 2150 m) konnte ich an Mitosen in Laubblättern ebenfalls die somatische Zahl 2n = 32 nachweisen.

3.2.3. Diploide Pflanzen

Im Untersuchungsgebiet erwiesen sich nur zwei Pflanzen als diploid. Es konnte die somatische Chromosomenzahl 2n = 16 beobachtet werden, die seit MANTON (vgl. TISCHLER 1931) bereits mehrmals gefunden worden ist (vgl. Abschnitt 3.1.).
(71) Mitose in Laubblättern (Abb. 12)
(142) Mitose in Laubblättern (Abb. 13)

3.2.4. Vergleich der tetraploiden mit den diploiden Pflanzen

Nach dem Feststellen der Chromosomenzahl lag der Versuch nahe, tetraploide und diploide *C. amara* in Rangstufen zu erfassen. Nach äußeren Merkmalen, wie Stengelbehaarung, Zahl, Größe, Form und Bewimperung der Blättchen, Größe der Blüten, konnte ich sie jedoch nicht unterscheiden. Auch LÖVKVIST scheint dies nicht gelungen zu sein. Zwar schreibt er: "The plants ... were not determined as to their chromosome numbers, but were without any doubt diploids." (LÖVKVIST 1957: 427); ich vermute aber, daß "without any doubt" lediglich darauf zurückzuführen ist, daß in dem betreffenden Gebiet nur diploide Pflanzen nachgewiesen worden waren.

Ich suchte also andere Methoden, um Unterschiede herauszufinden.

Im allgemeinen nimmt das Volumen von Zelle und Zellkern mit steigender Chromosomenzahl zu. Zahlreiche Arbeiten, die sich damit beschäftigen, sind in TISCHLER 1954 ausführlich behandelt. Vor allem wurden Epidermiszellen, Stomata, Pollenmutterzellen und Pollenkörner für die Untersuchungen herangezogen. Auffallend ist die Volumszunahme besonders bei künstlich polyploidisierten Pflanzen, sie tritt jedoch auch fast stets bei natürlich vorkommenden

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Polyploiden auf und kann daher zur raschen Unterscheidung von Vertretern verschiedener Ploidiestufen verwendet werden. Dies gilt auch für Herbarbelege, wie STEBBINS 1950: 302—303 ausdrücklich bemerkt. Daneben gibt es aber Fälle, in denen man keine Volumszunahme beobachten kann. So gelang es HEDBERG 1961 nicht, an Hand von Schließzellen- und Pollenmessungen Größenunterschiede zwischen diploiden und tetraploiden Pflanzen von *Anthoxanthum odoratum* L. s. l. festzustellen.

Ich untersuchte also zunächst Epidermiszellen und Pollen hinsichtlich ihrer Größe.

Angeregt durch Angaben im Schrifttum versuchte ich weiters, Unterschiede in der Keimporenzahl der Pollenkörner und in der Zahl der Schließzellenchloroplasten zu finden.

3.2.4.1. Epidermiszellen

Von frischen Pflanzen und von Herbarbelegen wurde die untere und obere Epidermis der Laubblätter abgezogen, zum Teil wurden Abzüge mit Kollodium hergestellt. Die Zellen wurden mit Hilfe eines Reichert-Visopan in 330-facher Vergrößerung gezeichnet. Beim Vergleich ergab sich, daß die Größe der Epidermiszellen einschließlich der Stomata sehr stark variiert und daher als Unterschied zwischen Diploiden und Tetraploiden nicht in Betracht kommt. So verhalten sich nicht nur Blätter, sondern auch Teile eines Blattes beziehungsweise Blättchens sehr verschieden. Es wäre aber denkbar, daß unter völlig gleichen Bedingungen kultivierte Pflanzen vielleicht vergleichbare Werte liefern.

3.2.4.2. Pollen

C. amara besitzt den typischen Cruciferenpollen mit netzförmiger Oberflächenstruktur und drei Austrittsstellen für den Pollenschlauch oder, wie FISCHER 1890: 34, 37 schreibt, mit drei parallelen, glatten Falten.

Die trockenen Pollenkörner sind langgestreckt-zugespitzt; in Wasser oder Karmineisessig nehmen sie kugelige bis ellipsoidische Gestalt an. Diese beiden Formen treten in verschiedenen Populationen, manchmal auch gemischt, auf. Bei Einzelpflanzen scheint das Mengenverhältnis überhaupt nicht, innerhalb einer Population kaum zu variieren. Ähnliches konnte LÖVKVIST 1956: 30 an *C. pratensis* beobachten.

Zwischen diploiden und tetraploiden Pflanzen besteht kein Unterschied in bezug auf die Verteilung der beiden Pollenformen.

Sterile Pollenkörner treten besonders bei Tetraploiden kaum auf.

Für die statistischen Pollenmessungen dienten mir ausschließlich Herbarpflanzen. Zum Studium der Tetraploiden verwendete ich Belege von Individuen beziehungsweise Populationen, deren Chromosomenzahl ich selbst überprüfte. Da mir Diploide nur von zwei Fundpunkten im Untersuchungsgebiet zur Verfügung standen, behalf ich mir mit Belegen aus Polen, vor allem aus der Tatra. In diesem Gebiet hatte ja BANACH 1950,

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Banach-Pogan 1955 ausschließlich das Vorkommen diploider Pflanzen festgestellt. Unter den von mir untersuchten Belegen befanden sich auch solche von *C. Opicii*, die ich aber nicht als eigene Sippe anerkennen kann.

Um die Pollengröße zu messen, erhitzte ich ähnlich wie Ehrendorfer 1949: 111 gerade noch nicht oder soeben geöffnete Antheren in Karmineisessig und quetschte sie dann. Als sich herausstellte, daß Erwärmen keine Veränderung hervorrief, verwendete ich nur noch kalten Karmineisessig. Ich maß bei ellipsoidischen Pollenkörnern immer den kleinsten Durchmesser, der gleichzeitig den Kreisdurchmesser des optischen Querschnittes darstellt, wenn man ein auf die Spitze gestelltes Pollenkorn betrachtet. Der Längsdurchmesser wurde nicht berücksichtigt, da er entsprechend der Gestalt sehr große Unterschiede aufwies.

Zum Messen verwendete ich ein Reichert-Visopan mit 500-facher Vergrößerung. Die für je 100 Messungen gewonnenen Werte wurden in Häufigkeitskurven dargestellt (Abb. 14 bis 19).

Um die Verwendbarkeit des Pollendurchmessers als Merkmal diploider und tetraploider Pflanzen zu überprüfen, wurden zunächst einige Voruntersuchungen durchgeführt. Abb. 14 zeigt, daß schon die Pollenkörner aus den sechs Antheren einer Blüte in der Größe einigermaßen voneinander abweichen. In der Folge verwendete ich daher von jeder Blüte mehrere Antheren, von denen ich ungefähr gleich viel Körner ausmaß. Verschiedene Blüten einer Pflanze weisen nur geringe Unterschiede auf, selbst wenn sie nicht gleich alt sind (Abb. 15). Zwischen Alter der Blüte und Größe der Pollenkörner scheint keine Beziehung zu bestehen. Größer ist die Veränderlichkeit bei Pflanzen einer Population. Schwanitz 1952 weist darauf hin, daß bei Pollenmessungen ein weiterer Faktor zu berücksichtigen ist; so konnte bei *Tropaeolum majus* und *Verbascum thapsiforme* beobachtet werden, daß die Pollengröße „im Verlauf der Blühperiode immer mehr abnimmt" (Schwanitz 1952: 273). Die ersten sich öffnenden Blüten besitzen also größere Pollenkörner als die späteren. Dieses Verhalten konnte ich für *C. amara* nicht nachweisen. Für Abb. 16 wurden sechs Pflanzen einer Population ausgewählt, von denen jeweils die erste oder zweite Blüte verwendet wurde. Außerdem maß ich Pollen aus frühen und späten Blüten von verschiedenen Pflanzen einer Population (Abb. 17). Auch hier konnte keine Gesetzmäßigkeit in der Pollengröße gefunden werden. Möglicherweise hängt der Unterschied gegenüber den Ergebnissen von Schwanitz 1952 damit zusammen, daß sich die einzelnen Blüten von *C. amara* in wesentlich rascherer Folge entwickeln als die von *Tropaeolum majus* und *Verbascum thapsiforme*, die von Schwanitz 1952 beobachtet wurden.

Zum Vergleich der Tetraploiden mit den Diploiden glaubte ich wegen der eben beschriebenen nur unwesentlichen Veränderlichkeit in der Pollengröße von Einzelpflanzen und Populationen aus einer Aufsammlung wahllos eine Pflanze herausgreifen und an einer oder zwei Blüten den Pollen messen zu können. Abb. 18 zeigt zehn Kurven von diploiden, Abb. 19 zwanzig von tetraploiden Pflanzen. Daraus ist zu erkennen, daß die Häufigkeits-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

maxima der Pollengröße der Tetraploiden bei höheren Werten liegen als die der Diploiden. Noch deutlicher geht dies aus Abb. 20 und 21 hervor. Den hier dargestellten Blockdiagrammen liegen die aus den Kurven in Abb. 18 und 19 errechneten Mittelwerte zugrunde, die also jeweils die mittlere Pollengröße für eine Pflanze angeben. Die Mittelwerte betragen demnach für Diploide 20,5—22,5 μ, für Tetraploide 21,4—24,3 μ. Abb. 22 stellt die Summen der in Abb. 18 und 19 gezeichneten Kurven dar. Die Werte für die diploiden Pflanzen wurden aus rechnerischen Gründen verdoppelt. Es zeigt sich deutlich, daß bei den Diploiden der Hauptanteil der Kurve unter, bei den Tetraploiden über dem gemeinsamen Höchstwert von 22 μ liegt. Es ist also immerhin ein gewisser Unterschied in der Pollengröße der beiden Sippen vorhanden. Dieser reicht jedoch, außer vielleicht bei sehr niederen oder sehr hohen Mittelwerten nicht aus, eine bestimmte Pflanze mit Sicherheit als diploid oder tetraploid anzusprechen.

Einer weiteren Methode zum raschen Ermitteln des Ploidiegrades liegt eine Tatsache zugrunde, von der TISCHLER 1954: 228 schreibt, daß durch Genomverdopplung die Zahl der Austrittsstellen für den Pollenschlauch vermehrt werde. FUNKE 1956 untersuchte neben colchiciniertem Material auch wild lebende Pflanzen, darunter aus der Familie der Cruciferen mehrere *Brassica*-Arten. Während stets 100% der diploiden Pflanzen drei Keimporen aufwiesen, lag dieser Prozentsatz bei tetraploiden um 80. Der Rest besaß vier Keimporen. Nach der Arbeitsvorschrift von FUNKE 1956 untersuchte ich daraufhin Pollen von *C. amara* in Karmineisessig. Bis auf wenige Pflanzen, bei denen man die Austrittsstellen schlecht sehen konnte, zeigten jedoch alle Diploiden und Tetraploiden ausschließlich Pollen mit drei Keimporen. Diese Tatsache ist aber nicht außergewöhnlich, da schon

---

Abb. 17—22. *C. amara*. Abb. 17—19. Häufigkeitsdiagramme der Pollenkörner. Abszisse: Pollengröße in μ, Ordinate: Anzahl der Pollenkörner. Jede Kurve gilt für 100 Pollenkörner. — Abb. 17. Pollen aus früh bzw. spät sich entwickelnden Blüten von zwei Pflanzen einer Population aus dem Nockgebiet. 1. Pflanze: 1. Blüte (————); 7. Blüte (— — — — —); 8. (letzte) Blüte (.....); 2. Pflanze: 2. Blüte (—·—·—·—·—); 12. Blüte (—··—··—··—); 13. (letzte) Blüte (—···—···—). — Abb. 18. Pollen von zehn diploiden Pflanzen, und zwar von vier Pflanzen aus Populationen (71, 142), deren Chromosomenzahl festgestellt wurde (————), und von sechs Pflanzen aus Gebieten Polens (WA), in denen nur diploide Pflanzen nachgewiesen sind (— — — —). — Abb. 19. Pollen von 20 tetraploiden Pflanzen aus Populationen, deren Chromosomenzahl festgestellt wurde (3, 16, 19, 20, 35, 47, 50, 59, 73, 98, 100, 118, 126, 127, 129, 136 und einer Pflanze aus den Dolomiten). — Abb. 20. Blockdiagramm, gebildet aus den arithmetischen Mittelwerten der Abb. 18. — Abb. 21. Blockdiagramm, gebildet aus den arithmetischen Mittelwerten der Abb. 19. — Abb. 22. Summenkurven der Einzelwerte für die diploiden Pflanzen aus Abb. 18, wobei die Werte aus rechnerischen Gründen verdoppelt wurden (————), und für die tetraploiden Pflanzen aus Abb. 19 (— — — —).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

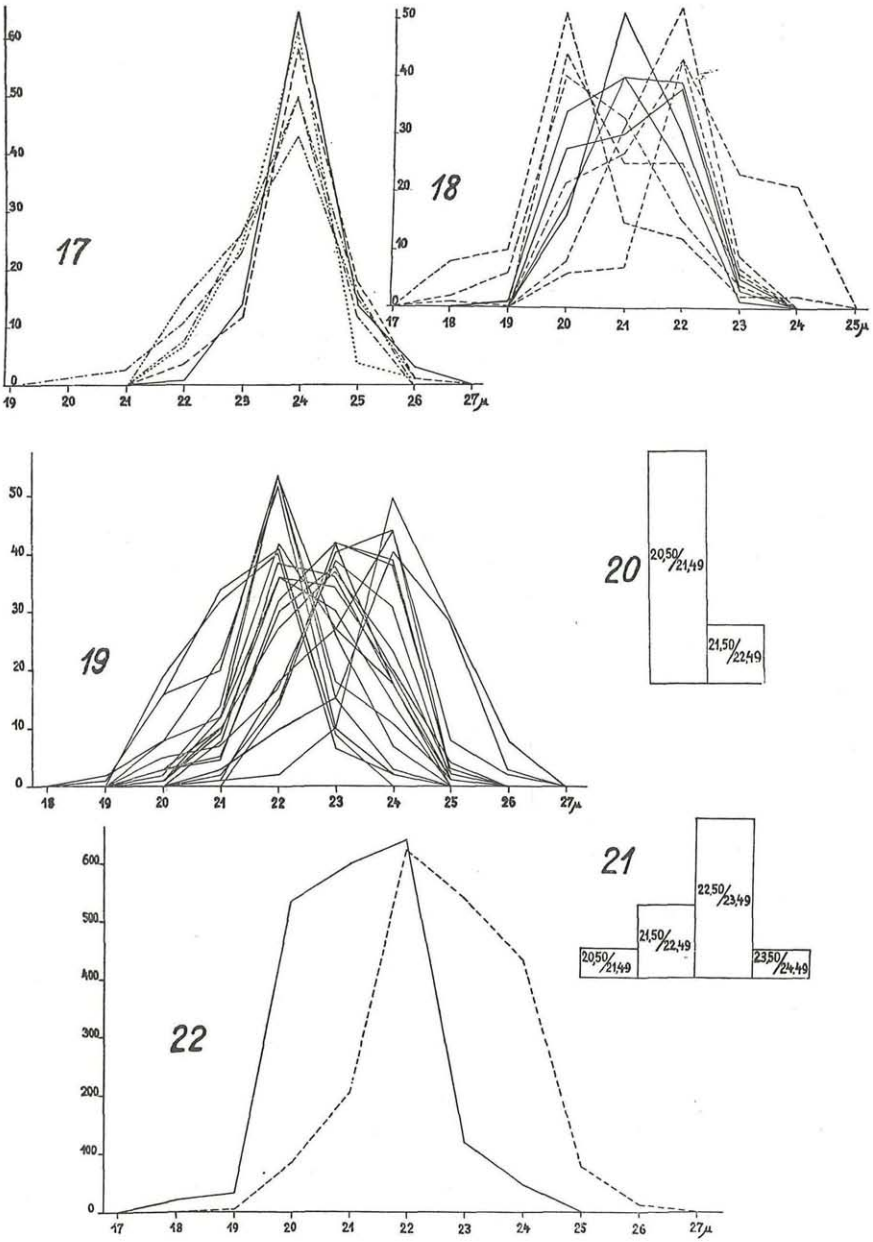


Abb. 17—22 (Erklärung auf der gegenüberliegenden Seite)

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Babcock & Stebbins 1938: 8 an *Crepis* beobachten konnten, daß bei den Polyploiden einiger Arten die Keimporenzahl vermehrt ist, während sie bei anderen gleich bleibt. Bei *C. amara* unterscheiden sich jedenfalls Diploide und Tetraploide auch in dieser Hinsicht nicht.

3.2.4.3. Schließzellenchloroplasten

Mochizuki & Sueoka 1955 berichten, daß die Chloroplastenzahl der Schließzellen mit dem Ploidiegrad ansteigt. Nach der von Butterfass 1958, 1959 beschriebenen und mit Erfolg angewendeten Methode versuchte ich, die Plastiden mit Jodjodkali zu färben. Es war jedoch nicht möglich, die Chloroplasten zu zählen, da sich zwar die zahlreichen, darin enthaltenen Stärkekörner anfärbten, die Umrisse der Plastiden aber nicht sicher erkennbar waren. Die Methode wäre vielleicht noch an einer größeren Zahl geeigneter Pflanzen näher zu prüfen.

4. Verbreitung

Um die näher untersuchten ostalpinen Vorkommen von *C. amara* richtig auf das Gesamtareal der Art beziehen zu können, ist es notwendig, zunächst diejenigen Angaben zusammenzustellen, die ein allgemeines Bild des Areals der Art ergeben. In diesem Abschnitt konnte ich mich begreiflicherweise nur auf die in nicht geringer Zahl vorliegenden Angaben des Schrifttums stützen.

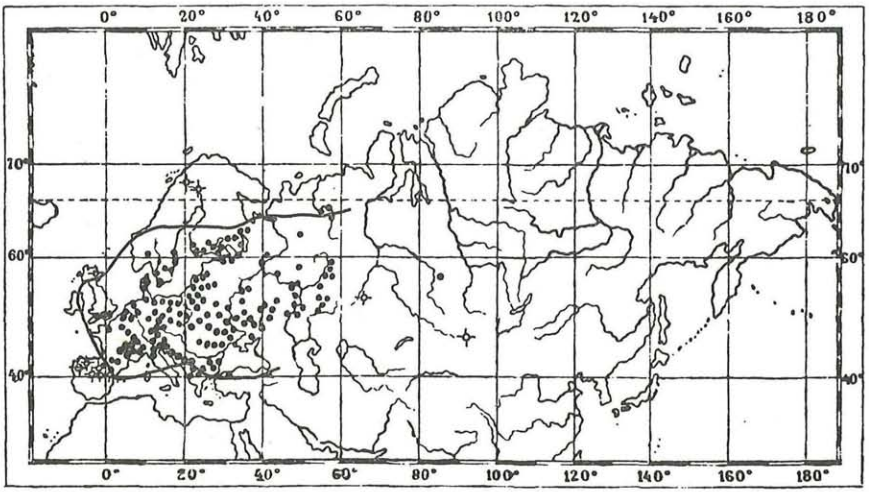
4.1. Areal

Die allgemeine Verbreitung von *C. amara* umschreibt Boissier 1867: 162 mit „Europa sept. et media. Sibiria Altaica", Nyman 1867: 314 mit „Utbr. genom nästan hela Europa (undant. Portugal, Spanien, Corsica, Sardinien, Grekland); i Siberien" und Nyman 1878: 37 mit „Eur. omn. exc. Lusit., Hisp. plur., Turc. plur., Graec."

Willkomm & Lange 1880: 825 geben als Verbreitungsgebiet an: „Europa sept. et media, Ital., Sicil., Turc., Sibir. Altaica" und für Spanien Funde aus mehreren Landschaften: „Hispaniae boreal., central. et oriental. passim: in Gallec. ..., Astur. ..., Cast. utraque ..., Aragon. ..., Catal. ..." Bezüglich der Landschaft Galicien vgl. auch noch Merino 1905: 142. Gerade Angaben aus Spanien sind jedoch bei den meisten späteren Forschern nicht zu finden. Erst Heywood 1961 b: 50 nennt *C. amara* wieder für Spanien, ohne aber die Vorkommen näher zu bezeichnen. Bei Prantl 1891: 185 heißt es „an Ufern in Europa und Sibirien", bei Schulz 1903: 498 (der die Gattung *Cardamine* monographisch bearbeitet) „Fere tota Europa; Asia in Anatolia boreali et in m. Altai", bei Wagner 1905: 293 „... weit verbreitet über Europa und das gemässigte Asien .." und bei Heukels 1909: 263 „*Voorkomen in Europa en in Nederland* ... vooral in Midden- en Noord-Europa." Busch 1915: 253 umschreibt das Areal mit

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

„Europa! fere tota, Asia Minor" und stellt es auf einer Punktkarte dar, die ich als Grundlage meiner Karte 3 benutzt habe. Über diese Punktkarte gehen die meisten späteren Autoren im Großen und Ganzen nicht hinaus, so z. B. Hegi & Schmid 1919: 349: „Europa (im Norden bis Lancaster in England, in Skandinavien bis zum 64° 30′ n. Br.; im Süden bis zu den



Karte 3 (Näheres im Text)

Pyrenäen, bis in den zentralen Apennin und bis in die nördlichen Balkanländer); Kleinasien, Altai." Weniger genau beschreiben das Areal Schulz 1936: 530 „fast ganz Europa, nördliches Anatolien, Altai" und Coste 1937: 104 „Europe, surtout centrale et boréale; Sibérie".

Busch 1939: 163 bezieht sich auf die schon besprochene Karte von Busch 1915 und nennt mehrere Angaben, von denen ich zwei zusätzlich eingetragen habe. Clapham 1952: 205 gibt ein im Vergleich dazu etwas erweitertes Gebiet an „Great Britain from Aberdeen southwards, and in N. E. Ireland ... Throughout Europe from 64° 30′ N. in Sweden to the Pyrenees, C. Appennines and N. Balkans; Asia Minor; Altai." Die hier beschriebene Nordgrenze wird ohne wesentliche Unterschiede gleichzeitig von Lid 1952: 344 „... nord til Grong og Vikna" genannt; auch die älteren Angaben von Hartman/Hartman 1879: 188 „*Sk.-Ångml. och Um. Lpm. Öl. Gottl.* ... *N.* till Trondhj.", Blytt/Dahl 1904: 369 „.. til Overhalden (64° 30′) ..", Hermann 1912: 226 „.. nördlich bis Overhalden [64° 30′], Norrland, in *F* bis etwa 63° 15′", Lindman 1926: 310 „Sk.-s. Lpl. ..." stimmen damit überein. Nur in der Karte von Perring & Walters 1962: 44 sind in Schottland auch nördlich von Aberdeen noch Funde eingetragen, und zwar nordwestlich bis zum Kaledonischen Kanal.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Recht allgemein gehalten sind die Angaben von FENAROLI 1955: 151 „Alpi, Appennini, Corsica [Eurasia]" und NYÁRÁDY 1955: 267 „Europa, Asia Mică, Mții Altai." Genau umgrenzt wurde das Areal jedoch wieder von HERMANN 1956: 473 „W. u. n. bis NO.-Irld., Clydeinseln, Aberdeen, Grong, z. Ång.-Älv, Vasa, Onega K. u. z. unteren Dwina (64° 10'). Sw. bis z. d. Pyr. S. bis Kors. u. n. Ah. Hh. sö. bis Hämus, Witoscha, Rila, Pirin u. Rhod. Kl.-Asien, Altai" und LAWALRÉE 1957: 317 „Europe presque entière; vers le Nord, en Scandinavie jusque vers 64° L. N. avec une localité isolée vers 68° L. N., et en Finlande jusque vers 63° L. N.; vers le Sud jusque dans les Pyrénées, l'Italie centrale et le nord des Balkans. — Anatolie septentrionale, Arménie, Altaï."

Diese beiden letzten Angaben decken einander fast vollständig, nur gibt LAWALRÉE 1957 in Skandinavien außerhalb des zusammenhängenden Areals noch einen Punkt an, der jedoch auch schon in der Punktkarte von HULTÉN 1950: 233 für dieses Gebiet zu finden ist. Weiters führt LÖVKVIST 1957: 425 in Schweden bei ca. 68° n. Br. einen Fundpunkt (Jukkasjärvi, Tornehamn in Lappland) an, der jedoch nicht mit dem oben genannten identisch ist. MARKGRAF 1960: 202 zitiert HERMANN 1956, ergänzt aber durch „toskanischer Apennin (im Casentino am oberen Arno) .." und „... Grong (in Värmland)".

Auf Angaben, die sich auf Funde innerhalb der umschriebenen Grenzen beziehen, möchte ich hier verzichten, obwohl z. B. den sehr eingehenden Fundortslisten von SCHULZ 1903 ein nicht geringes Gewicht zukommt.

Nahezu alle Forscher sind sich also darüber einig, daß sich das Gesamtareal von *C. amara* über Teile von Europa und Asien erstreckt. Einen Sonderfall stellt wohl FIORI 1924: 581 dar, der darüber hinausgeht und zusätzlich ein Areal in Südamerika nennt: „*Eur. As. min. Altai Patag. Magell.*" Dieser Punkt wäre noch zu klären.

Aus den oben genannten Gründen habe ich es für zweckmäßig gehalten, in meiner Karte 3 die als Grundlage gewählte Punktkarte von BUSCH 1915: 253 nur durch die wenigen darüber hinausgehenden, einigermaßen glaubwürdigen Angaben aus dem Gebiet des europäischen Teilareals zu ergänzen. Das von CLAPHAM 1952: 205 bzw. HERMANN 1956: 473 angegebene Gebiet habe ich mit einer Linie umgrenzt; außerhalb dieses Gebietes gelegene Fundstellen in Spanien (WILLKOMM & LANGE 1880: 825), in Skandinavien (HULTÉN 1950: 906 und LÖVKVIST 1957: 425) und in Schottland (PERRING & WALTERS 1962: 44) wurden durch ⊹ bezeichnet. Im asiatischen Teil wurden, wie oben erwähnt, zwei Punkte nach BUSCH 1939: 163 zusätzlich eingetragen.

An dem riesigen Areal der Art hat der Alpen-Ostrand nur einen verschwindend kleinen Anteil. Für den österreichischen Abschnitt wird *C. amara* allgemein als verbreitet angegeben, so von HAYEK 1909: 483 in der Steiermark als „... verbreitet ...", von HEGI & SCHMID 1919: 349 als „In Österreich .. verbreitet", von FRITSCH 1922: 161 als „*Verbr.*",

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

von JANCHEN 1958: 218 als „Verbr." Für den jugoslavischen Anteil des Alpen-Ostrandes bezeichnet MAYER 1952: 84 die Art als zerstreut im ganzen Gebiet („Raztreseno po vsem ozemlju.").

Über die Höhenverbreitung der Art gehen die Meinungen weit auseinander. Aber im allgemeinen ersieht man daraus, daß die Art von der Ebene bis ins Gebirge ansteigt, und zwar nach MARKGRAF 1960: 202 in den Alpen in Höhen von über 2400 m, nach HERMANN 1956: 473 in Südnorwegen bis 1000 m, in den Alpen bis 2470 m, nach OBERDORFER 1962: 425 in den Alpen bis 1860 m. In Österreich ist sie nach JANCHEN 1958: 218 „von der Bergstufe bis in die höhere Voralpenstufe mßg. hfg., in niederen Lagen slt." In den südlichen Teilen ihres Areals hat sie nach WAGNER 1905: 293 als Gebirgspflanze zu gelten.

In den zitierten Florenwerken wurde auf die Unterschiede in der Verbreitung bei diploiden und tetraploiden Pflanzen keine Rücksicht genommen, außer bei MARKGRAF 1960: 202, der wörtlich schreibt: „.. in den Alpen bis über 2400 m ansteigend und dort tetraploid." In meiner Karte 1 wurden alle genauen diesbezüglichen Angaben verwertet (vgl. die Fundortsliste in Abschnitt 3.1.; für den Alpen-Ostrand vgl. Karte 2 und die Fundortsliste in Abschnitt 3.2.). Diploide wurden demnach in Schweden, Dänemark, Nordirland, England, Frankreich, Polen, Deutschland und Österreich gefunden (hier bis jetzt nur im Östlichen Alpenvorland und im Grazer Bergland), Tetraploide in Österreich und Italien, jedenfalls nur im alpinen Bereich (dazu vgl. auch Abschnitt 6.). In der Höhenverbreitung konnte kein Unterschied festgestellt werden.

4.2. Arealtyp

Über die Zugehörigkeit zu einem bestimmten Arealtyp werden verschiedene Ansichten vertreten. VOLLMANN 1914: 309 bezeichnet *C. amara* als eurosibirisch, BUSCH 1939: 163 als paläarktische Art; MEUSEL 1943a, b, der sich mit der Bemerkung „vereinzelt bis Altai" auf die Karte von BUSCH 1915: 253 bezieht (MEUSEL 1943b: (L) 55), betrachtet die Pflanze als süd-mitteleuropäisches Element (se-me) innerhalb der europäisch-boreomeridionalen Arten, die dem boreomeridional-(sub)montan-ozeanischen Arealtypenkreis des boreomeridional-(sub)montanen Arealgürtels angehören (MEUSEL 1943a: 351—355, 1943b: X—XI). Allerdings stellt *C. amara* für MEUSEL 1943a: 355 einen jener Grenzfälle dar, die sich aus der „verschieden starken meridionalen Entfaltung der se-me Arten" ergeben.

HULTÉN 1950: 66*—68* zählt die Art mit dem Zusatz „*Även öster om Ural*" zu „Grupp 26. Västeuropeiska-mellansibirska växter". CHRISTIANSEN 1953: 246 verwendet den Ausdruck „eurasiatisch", der jetzt allgemein gebräuchlich ist, ebenso auch MARKGRAF 1960: 202 in der Bezeichnung „eurasiatisch-nordmediterran"; OBERDORFER 1962: 425 nennt die Art „(no-)eurassubozean(-smed)".

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Die große Spannweite zwischen den Ausdrücken „eurosibirisch" bis „süd-mitteleuropäisch" kam wohl dadurch zustande, daß den betreffenden Autoren verschiedene Verbreitungsangaben vorlagen, die oft nur einen Teil des Gesamtareals umfaßten. Nach meinem Dafürhalten kennzeichnet die von MARKGRAF 1960 gewählte Ausdrucksweise den Arealtyp von *C. amara* am anschaulichsten.

5. Standort und Soziologie

C. amara bevorzugt feuchte, ja geradezu nasse Standorte. Zwar heißt es bei LINNAEUS 1753: 656 nur „*Habitat in ... nemoribus*", doch schon bei LINNAEUS 1755: 230 finden wir „Habitat in ... *rivulis frequens*". KOCH 1843: 47 schreibt „Ad fontes, in fossis aqua pura repletis et in locis udis sylvarum" und gibt damit eine gute Charakteristik des Standortes. SCHULZ 1903: 497 ist etwas ausführlicher: „**Hab.** praesertim ad aquam puram; in humidis umbrosis silvaticis, alnetis, ad fossas, fontes, rivulos, torrentes, interdum in regionem alpinam adscendens" und HAYEK 1909: 483 gibt für die Steiermark an: „An Quellen, Bächen, in Wassergräben, verbreitet bis in die Krummholzregion und besonders in höheren Lagen sehr häufig", was ich für mein Untersuchungsgebiet nur bestätigen kann.

In neuerer Zeit wird vor allem auch auf die Bodenbeschaffenheit des Standortes und die in Betracht kommenden Pflanzengesellschaften geachtet. So bezeichnet BRAUN-BLANQUET 1949: 285 *C. amara* als eine der Assoziations-Charakterarten der Assoziation Cardaminetum amarae (RÜBEL) BR.-BL., die dem Verband Cardamineto-Montion BR.-BL. der Ordnung Montio-Cardaminetalia PAWŁOWSKI innerhalb der Klasse Montio-Cardaminetea BR.-BL. & TX. angehört. OBERDORFER 1962: 425 schreibt über *C. amara*: „zerstr. in Quellfluren od. Erlenbruchwäld., (an ± beschatt.) Bächen u. Gräben, auf sickernass. od. ± rasch durchflut., nährstoff- u. basenreich., mild-mäß. sauer humos., sandig. od. rein. Lehm- u. Tonböden od. torfig. Böden (Gleiböden) ... oft mit *Chrysosplenium oppositif.* od. *Caltha minor* in mont.-subalp. Lagen, Char. d. Cardaminetum amarae (Cardamino-Montion), in Tieflagen mehr an Gräben im Alnion od. Alno-Padion" — hingegen CLAPHAM 1952: 205: „A groundflora dominant in alder woods with moving ground-water, and occurring in other types of damp woodland" und CHRISTIANSEN 1953: 246: „Namentlich in Quellsümpfen, bes. Waldquellen. Tx. 1937: Kennart des Cardaminetum amarae subatlanticum (Br.-Bl.) Tx." Auch HEUKELS & OOSTSTROOM 1956: 275 zählen *C. amara* zum Cardaminetum amarae subatlanticum des Verbandes Cardamineto-Montion. Bei MARKGRAF 1960: 201 schließlich finden wir unter „Vorkommen": „Häufig an Quellen, Gräben und Bächen mit schnell oder mäßig schnell fließendem, sickerndem Wasser auf naßhumosen (zum Teil torfigen) Lehm- und Tonböden, im Gebirge vor allem an Quellen und Quellbächen mit *Chrysosplenium oppositifolium, Stellaria*

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

alsine oder *Caltha minor* als Charakterart des Cardaminetum amarae Br.-Bl. 26 (Cardamino-Montion), in der Ebene seltener und mehr an Gräben in Erlenauen- und Erlenbruchwäldern".

Ich selbst konnte feststellen, daß *C. amara* sehr häufig unmittelbar in fließendem Wasser wächst, meist auf sandigem Grund, und fast immer so, daß schon die untersten Blätter aus dem Wasser ragen. Allerdings bevorzugt die Art Quellen bis kleine Bäche oder Rinnsale. An größeren Bächen oder gar Flüssen traf ich *C. amara* nur selten an, es sei denn am Rande von Tümpeln in deren Nähe. Im Quellflurenbereich der alpinen Stufe fand ich sie manchmal gemeinsam mit *C. rivularis* Schur in feuchten Grasflecken; in den weitaus häufigeren Fällen scheint *C. amara* jedoch im Gegensatz zu *C. rivularis* sandigen Untergrund vorzuziehen.

Schließlich wäre noch zu sagen, daß die Art, wie ich immer wieder beobachten konnte, vor allem in der Ebene schattige Stellen bevorzugt (über Licht- und Schattenpflanzen vgl. Abschnitt 2.2.). An stark beschatteten Standorten besonders der alpinen Stufe scheinen die Pflanzen auch bei relativ geringerem Feuchtigkeitsgehalt des Standortes gut gedeihen zu können.

Infolge der von der Ebene bis in die Bergstufe reichenden Höhenverbreitung besitzt *C. amara* eine große Anzahl verschiedener Begleitpflanzen, von denen ich nur die wichtigsten aufzähle, die ich in meinem Untersuchungsgebiet feststellen konnte. So fand ich im Alpenvorland: *Berula erecta, Cardamine pratensis, C. flexuosa, Carex acutiformis, C. brizoides, Caltha palustris, Orchis latifolia, Valeriana tripteris*, in der alpinen Stufe des Ostalpen-Randgebirges: *Arabis alpina, A. Jacquinii, Allium sibiricum, Cardamine rivularis, Carex frigida, Caltha palustris, Crocus napolitanus, Doronicum cataractarum, Epilobium alsinefolium, E. nutans, Saxifraga aizoides, S. stellaris* subsp. *prolifera, Swertia perennis, Veratrum album, Veronica Beccabunga.*

Hinweise, die auf Unterschiede in der Soziologie von diploider und tetraploider *C. amara* deuten würden, konnten im Schrifttum nicht gefunden werden.

6. Diskussion

Nach Abschluß der praktischen Untersuchungen ergab sich folgendes Bild: *C. amara* weist zwei euploide Chromosomenrassen auf, eine diploide mit $2n = 16$ und eine tetraploide mit $2n = 32$. Diese beiden Sippen sind morphologisch nicht sicher zu trennen (vgl. Abschnitt 3.2.4.). In der Pollengröße treten zwar geringe Unterschiede auf, diese sind auch statistisch noch zu erfassen, besitzen aber zu wenig diagnostischen Wert (vgl. Abschnitt 3.2.4.2.). Nur in der Verbreitung scheinen die beiden Sippen nicht übereinzustimmen. Nach allen bisherigen Untersuchungen kommt den Diploiden das größere Areal zu. Es erstreckt sich, soweit man dies aus den

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

oft spärlichen Fundpunkten schließen kann, fast über das ganze Verbreitungsgebiet (vgl. Karte 1 und 3). Lediglich im Bereich der Alpen, genauer der Ostalpen, von wo allein Angaben vorliegen (westlichster Punkt in den Südtiroler Dolomiten), konnte das Vorkommen von Tetraploiden festgestellt werden (vgl. Karte 1 und 2). Hier siedeln die Polyploiden nun nicht nur in höheren Lagen, sondern auch in den Tälern, so in den Murauen südlich von Graz, die allerdings nicht mehr streng zu den Ostalpen, sondern bereits zum Östlichen Alpenvorland zu rechnen sind. Andererseits fand ich eine diploide Population im Grazer Bergland, innerhalb der Ostgrenze des Areals der Tetraploiden. Das läßt vermuten, daß hier im Bereich des Alpen-Ostrandes die beiden Chromosomenrassen ohne scharfe Grenze aufeinanderstoßen. Ähnliche Verhältnisse, wie sie *C. amara* in ihrer Verbreitung aufweist, sind von *Biscutella laevigata* bekannt. MANTON 1934 konnte für diese Art Diploide und Tetraploide feststellen; auch hier bewohnt die Sippe höheren Ploidiegrades die Alpen einschließlich ihrer Täler. Während nach MANTON 1934 die Diploiden mindestens inter- wenn nicht präglazialen Ursprungs sind, konnten die Tetraploiden erst nach dem Rückzug der Gletscher in die Alpen einwandern. Dies könnte auch bei *C. amara* der Fall gewesen sein.

Im allgemeinen kann man beobachten, daß polyploide Sippen ein von dem ihrer diploiden Verwandten verschiedenes Areal bewohnen. Es wird ihnen eine bessere Kolonisierfähigkeit zugeschrieben. Diese wird, wie man heute annimmt, nicht durch Polyploidie an sich hervorgerufen; vielmehr weisen Polyploide durch vermehrte neue Genkombinationen eine größere Zahl von verschiedenen Biotypen auf, wodurch sie beim Besiedeln von Neuland Diploiden überlegen sind (vgl. EHRENDORFER 1949, STEBBINS 1950, TISCHLER & WULFF 1956, SWANSON 1957, MERXMÜLLER 1958, REESE 1958, 1961 a, b). Dies wird auch als Grund für das Überwiegen der Polyploiden in den pleistozän vereisten Gebieten Nordeuropas angegeben.

Für die Schweizer Alpen stellte FAVARGER 1957 (vgl. auch FAVARGER 1949, 1953, 1959) andere Verhältnisse fest: Polyploide seien hier selten; ja in der höheren alpinen Stufe (étage nival) komme außer *Empetrum nigrum* keine polyploide Sippe vor, die in den Ebenen Mitteleuropas nur diploide Verwandte hätte. Diese merkwürdige Tatsache wird durch die Annahme erklärt, die Diploiden hätten die Eiszeit auf Nunatakkern und in Refugien überdauert und dann nach dem Zurückweichen der Gletscher verhältnismäßig rasch von dem gesamten Gebiet Besitz ergreifen können, da die Entfernungen wesentlich geringer waren als in Nordeuropa (vgl. FAVARGER 1957). Nach REESE 1961b deckt sich vielleicht FAVARGERS „étage nival" sogar mit den Nunatakkern, was den hohen Anteil der Diploiden in dieser Stufe noch leichter verständlich machen würde. Mangels einer eindeutigen Definition dieser Stufe kann ich leider nicht einmal beurteilen, ob *C. amara* dort überhaupt vorkommt. Selbst dann wäre es aber fraglich, ob die von FAVARGER in der Schweiz festgestellten Verhält-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

nisse auch für die Ostalpen gültig sind. Für die Westalpen liegen von *C. amara* leider noch keine Chromosomenzahlen vor.

Aus den Gegebenheiten am Alpen-Ostrand könnte man schließen, daß die diploide Sippe aus irgendeinem Grunde die Eiszeit nicht auf alpinen Nunatakkern überlebte, die tetraploide am Rande der Gletscher entstand und von dort mit dem Zurückweichen des Eises in das Innere der Alpen vordrang; dabei waren die Tetraploiden, wie oben gesagt, durch ihren Biotypenreichtum den Diploiden gegenüber im Vorteil. Es bleibt allerdings fraglich, warum in Nordeuropa und vor allem in der Tatra, wo den Alpen noch ähnlichere Bedingungen herrschten als im Norden, sich nicht ebenfalls Tetraploide behaupten beziehungsweise durchsetzen konnten. Auch hier finden wir wieder eine Parallele zum Verhalten von *Biscutella laevigata*, deren Pflanzen in der Tatra in hohen Lagen und in den Tälern nach Skalińska 1950: 52 ebenso wie *C. amara* nach Banach 1950, Banach-Pogan 1955 ausschließlich diploid sind. Eine Erklärung dafür wurde bis jetzt noch nicht gegeben. Um einer Lösung näher zu kommen, wird es nötig sein, die genaue Verbreitung der Sippen festzustellen. Es müßten vor allem *C. amara* -Pflanzen aus den Westalpen untersucht werden, ferner aus den Alpenrandgebieten, aber auch von anderen Gebirgszügen, wie Apennin und Pyrenäen.

Weiters erhebt sich die Frage, auf welche Weise die tetraploide Sippe von *C. amara* entstanden sein könnte, ob sie auto- oder allopolyploid ist. Dazu ist es zuerst nötig, die Begriffe zu klären.

Unter Autopolyploiden i. e. S. verstehe ich nur jene Polyploiden, die nicht hybridogenen Ursprungs sind, unter Allopolyploiden i. e. S. jene, die nach Kreuzungen zweier Arten oder Gattungen entstanden sind (vgl. Merxmüller 1958, Heywood 1961a, Löve 1961). Dazwischen gibt es jedoch zahlreiche Übergänge, die Löve 1961 als Hemiauto- bzw. Hemiallopolyploide bezeichnet, und zu denen auch die Segment-Allopolyploiden nach Stebbins 1950 zu rechnen sind. Autopolyploidie i. e. S. wird meist als sehr wenig bedeutend aufgefaßt (vgl. Tischler 1942: 716—717, Stebbins 1950: 316, Ehrendorfer 1959: 338), hauptsächlich deshalb, weil das damit verbundene Auftreten von Multivalenten in der Meiose weitgehende Sterilität nach sich zieht. Dies ist bei tetraploider *C. amara* nicht der Fall, der Pollen ist stets voll fertil (vgl. Abschnitt 3.2.4.2.). Andererseits spricht die Tatsache, daß die tetraploide Sippe von der diploiden morphologisch nicht zu trennen ist, gegen eine Entstehung aus zwei verschiedenen Arten, also gegen Allopolyploidie i. e. S., da wohl auch der zweite Elternteil sich irgendwie phänotypisch auswirken würde. Einen Ausweg sehe ich darin, anzunehmen, eine Hybride aus einer infraspezifischen Kreuzung sei polyploid geworden. Ohne ein genaues Studium der Meiose müssen derartige Erörterungen jedoch rein theoretisch bleiben.

Zuletzt soll noch die Frage besprochen werden, ob jeder der beiden Sippen ein selbständiger Name zugebilligt werden kann. Es waren ja keine

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ausreichenden morphologischen Merkmale festzustellen, die ein Abtrennen rechtfertigten. Die Unterschiede sind ausschließlich cytologischer und geographischer Natur. Es handelt sich also um zwei infraspezifische Chromosomenrassen, deren Bestehen jedoch von LÖVE 1951, 1961 ganz allgemein in Frage gestellt wird; für Nordwesteuropa glaubt er dies beweisen zu können. LÖVE meint vielmehr, daß die Unterschiede zwar oft gering, aber doch immer vorhanden seien, so daß es nur darauf ankomme, sie zu entdecken (vgl. auch LÖVE 1953). Dann jedoch seien die Sippen unbedingt als Arten zu behandeln. Das wichtigste Argument dafür sind die Sterilitätsbarrieren, die auch nach LÖVE 1953 stets vorhanden seien (vgl. NANNFELDT 1938). An *C. amara* führte ich selbst keine Kreuzungsversuche zwischen Diploiden und Tetraploiden durch, wohl aber LÖVKVIST 1957. Wenn auch einige Samen ausgebildet wurden, so deutet das Ergebnis doch auf Sterilitätsbarrieren, obwohl die Versuchsbedingungen vielleicht nicht ganz einwandfrei waren. Die Pflanzen waren nicht emaskuliert; dazu nimmt LÖVKVIST 1957: 433 an, daß „pollen tubes of legitimate pollen may have helped the tubes of the illegitimate pollen ... to reach the embryo sacs." Wie kann man nun wissen, ob nicht nur „legitimate pollen" an der Befruchtung selbst beteiligt war? Ein Vergleich des Ergebnisses mit dem aus Bestäubungsversuchen zwischen Diploiden läßt vermuten, daß dies der Fall war.

Im übrigen werden Stimmen laut, die darauf aufmerksam machen, daß Sterilitätsbarrieren nicht unbedingt zur Artentrennung erforderlich sind beziehungsweise auch nicht sicher dahinführen. So können nach HEYWOOD 1961a innerhalb einer Art an Angehörigen verschiedener Ploidiestufen die gleichen Abänderungen auftreten. Auch können an jungen Polyploiden genetische und morphologische Unterschiede fehlen und erst im Laufe der Zeit gebildet werden. Je nach dem Grad der fortschreitenden Differenzierung bezeichnet HEYWOOD 1961a: 182 im Anschluß an BURNETT 1955: 36, 37 solche Sippen als „cryptic", „semicryptic" oder „distinct". Kryptische Polyploide beschreibt z. B. LARSEN 1957 bei *Lathyrus pratensis*; hier sind wie bei *C. amara* die cytologischen Unterschiede nur mit geographischen verbunden. LARSEN gibt diesen Polyplotypen keinen infraspezifischen Rang, wie auch BURNETTS Beispiel für eine kryptische Sippe keinen Namen trägt.

Unter anderen warnen TURRILL 1949: 114, FAVARGER 1956, HEDBERG 1957, 1958 ausdrücklich vor einem Überbewerten der cytologischen Befunde, da sonst die allgemein anerkannten Rangstufen des Systems viel von ihrer Gültigkeit einbüßen könnten. Unser System ist im wesentlichen morphologisch begründet (vgl. MANSFELD 1958: 41, JONES 1961: 866) und sieht für Sippen, die nur cytologische, wenn auch an Arealteile gebundene Unterschiede aufweisen, keine besonderen Rangstufen vor. So sollten nach einem Vorschlag von VALENTINE & HEYWOOD 1961: 945 in der geplanten Flora Europaea kryptische Chromosomenrassen nicht eigens benannt, wohl aber

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ihr Auftreten und, so weit bekannt, ihre Verbreitung festgehalten werden.

Beim jetzigen Stand der Untersuchungen weisen sowohl das verhältnismäßig kleine Areal der tetraploiden *C. amara* als auch die fehlende morphologische Differenzierung auf eine junge, noch in ihrer Entwicklung und Ausbreitung begriffene Sippe hin, der jedoch vorläufig kein eigener Name zusteht.

7. Zusammenfassung

(1) *C. amara* ist eine gut abgegrenzte Art, die einen großen Abänderungsspielraum aufweist, der jedoch nicht dazu berechtigt, sie in einzelne Sippen zu gliedern. Selbst die Sippe *Opicii* kann mangels stets wiederkehrender Merkmale nicht aufrecht erhalten werden.

(2) Es werden die wichtigsten Theorien besprochen, die zum Problem des Cruciferendiagramms aufgestellt wurden; davon scheint die Aborttheorie wohl kaum mehr Bedeutung zu haben und die Blütenstandstheorie noch durch zu wenig Beweise gestützt zu sein. Es wird die Verdopplungstheorie vertreten und in diesem Sinne auch das theoretische Diagramm und die Formel von *C. amara* gebildet.

(3) *C. amara* besitzt zwei euploide Chromosomenrassen mit den somatischen Zahlen $2n = 16$ (diploid) und $2n = 32$ (tetraploid).

(4) Das Areal der Art erstreckt sich nahezu über ganz Europa ohne den äußersten Norden, Westen und Süden, und in Asien vereinzelt bis zum Altai.

(5) Die Diploiden scheinen fast das ganze europäische Areal zu bewohnen, Tetraploide wurden bis jetzt lediglich in den Alpen, genauer in den Ostalpen gefunden. Hier konnte die diploide Sippe erst einmal, und zwar am äußersten Alpen-Ostrande, festgestellt werden.

(6) Ein Zusammenhang zwischen Chromosomenzahl und Morphologie dieser beiden Sippen konnte nicht gefunden werden. Selbst die Mittelwerte des Pollens zeigen laut Statistik keinen eindeutigen Unterschied.

(7) In unserem auf der Morphologie aufbauenden System konnte daher diesen Sippen weder Artrang noch eine infraspezifische Bezeichnung zugesprochen werden.

(8) Bei den Tetraploiden könnte es sich um eine junge Sippe handeln, deren Areal noch engbegrenzt ist und die erst am Beginne ihrer morphologischen Differenzierung steht.

8. Schriften

Alexander I. 1952. Entwicklungsstudien an Blüten von Cruciferen und Papaveraceen. Planta 41: 125—144.

Babcock E. B. & Stebbins G. L. 1938. The American Species of *Crepis*. Their Interrelationships and Distribution as Affected by Polyploidy and Apomixis. Carnegie Inst. Wash. Publ. 504.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Banach E. 1950. *Cardamine* L. x = 8. In: Skalińska M., Studies in Chromosome Numbers of Polish Angiosperms. Acta Soc. Bot. Polon. 20: 53—55.

Banach-Pogan E. 1955. Dalsze badania cytologiczne nad gatunkami rodzaju *Cardamine* L. Further cytological studies in *Cardamine* L. Acta Soc. Bot. Polon. 24: 275—286.

Bayer A. 1905. Beiträge zur systematischen Gliederung der Cruciferen. Beih. bot. Cbl. 2. Abt. 18: 119—180.

Blytt A./Dahl O. 1904. Haandbog i Norges Flora. 3—6. Kristiania.

Böhm A. 1887. Eintheilung der Ostalpen. Geogr. Abh. 1 (3).

Boissier E. 1867. Flora Orientalis ... 1. Basileae, Genevae.

Braun-Blanquet J. 1949. Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätiens (III). Vegetatio 1: 285—316.

Burnett J. H. 1955. Variability within Species. In: Lousley J. E., Species Studies in the British Flora: 32—54. London.

Busch N. A. 1915. Flora Sibiriae et Orientis extremi ... 2, *Cruciferae* (12—17). Petrograd.

— 1939. *Cardamine*. In: Flora URSS 8: 153—170. Mosqua. Leningrad.

Butterfass T. 1958. Die praktische Ermittlung des Ploidiegrads von Zuckerrüben durch Zählen der Schließzellen-Chloroplasten. Züchter 28: 309—314.

— 1959. Ploidie und Chloroplastenzahlen. Ber. deutsch. bot. Ges. 72: 440—451.

Cejp K. 1925. Beitrag zur vergleichenden Morphologie der dimerischen Blüten. Beih. bot. Cbl. 1. Abt. 41: 128—164.

Čelakovský L. 1872. Bemerkungen über Cruciferen. Flora 55: 433—446.

Chadefaud M. 1953. Anomalies et constitution florales chez les Crucifères. Bull. Soc. bot. France 100: 55—59.

— 1954. Anatomie florale et pièces florales triples chez les Crucifères. Bull. Soc. bot. France 101: 217—222.

— 1956. La fleur et les pièces florales des Crucifères d'après quelques structures tératologiques. Bull. Soc. bot. France 103: 454—460.

Chatin A. 1861. Sur l'androcée des Crucifères. Bull. Soc. bot. France 8: 370 bis 373, 471—475.

Christiansen W. 1953. Neue kritische Flora von Schleswig-Holstein. Rendsburg.

Clapham A. R. 1952. *Cruciferae*. In: Clapham A. R., Tutin T. G. & Warburg E. F., Flora of the British Isles: 135—236. Cambridge.

Code 1952 = Lanjouw J. & al. 1952. International Code of Botanical Nomenclature. Regnum vegetabile 3.

Code 1961 = Lanjouw J. & al. 1961. International Code of Botanical Nomenclature. Regnum vegetabile 23.

Coste H. 1937. Flore descriptive et illustrée de la France ... 1. Paris.

Darlington C. D. & Janaki-Ammal E. K. 1945. Chromosome Atlas of Cultivated Plants. London.

— & Wylie A. P. 1956. Chromosome Atlas of Flowering Plants. New York.

Eggers O. 1935. Über die morphologische Bedeutung des Leitbündelverlaufes in den Blüten der Rhoeadalen und über das Diagramm der Cruciferen und Capparidaceen. Planta 24: 14—58.

Ehrendorfer F. 1949. Zur Phylogenie der Gattung *Galium*. I. Polyploidie und geographisch-ökologische Einheiten in der Gruppe des *Galium*

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

pumilum MURRAY (Sekt. *Leptogalium* LANGE sensu ROUY) im österreichischen Alpenraum. Österr. bot. Z. 96: 109—138.

— 1959. Zusammenhänge zwischen Sippenstruktur, Lebensraum und Phylogenie bei Formenkreisen der Angiospermen. Naturw. Rdsch. 12: 335—342.

EICHLER A. W. 1865. Ueber den Blüthenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen. Flora 23: 433—444, 529—536, 545—558.

— 1869. Einige Bemerkungen über den Bau der Cruciferenblüthe und das Dédoublement. Flora 27: 97—109.

— 1872. Abermals einige Bemerkungen über die Cruciferenblüthe. Flora 30: 328—334.

— 1878. Blüthendiagramme. 2. Leipzig.

EMBERGER L. 1960. Les végétaux vasculaires. 2. In: CHADEFAUD M. & EMBERGER L., Traité de Botanique (Systematique) 2. Paris.

ENGLER A. 1936. Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde. Anhang zu ENGLER A./DIELS L., Syllabus der Pflanzenfamilien. 11. Aufl. 374—386. Berlin.

FAVARGER C. 1949. Notes de caryologie alpine. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 72: 15—22.

— 1953. Notes de caryologie alpine. II. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 76: 133—169.

— 1956. A propos des „races chromosomiques". Arch. Julius Klaus-Stiftung 31: 277—285.

— 1957. Sur le pourcentage des polyploïdes dans la flore de l'étage nival des Alpes suisses. C. R. VIII e Congr. int. Bot. Paris Sect. 9 & 10: 51—56.

— 1959. Notes de caryologie alpine. III. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 82: 255—285.

FENAROLI L. 1955. Flora delle Alpi. Milano.

FIORI A. 1924. Nuova Flora Analitica d'Italia. 1(4). Firenze.

FISCHER H. 1890. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Breslau.

FRITSCH K. 1922. Exkursionsflora für Österreich ... 3. Aufl. Wien & Leipzig.

FUNKE C. 1956. Eine Schnellmethode zur Selektion polyploider Pflanzen. Naturwissenschaften 43: 66.

GRENIER C. & GODRON D.-A. 1848. Flore de France. 1. Paris, Besançon.

GÜNTHART A. 1910. Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie in ihrer Anwendung auf Bau und Entstehung des Blütenapparates der Cruciferen. Jena.

HANNIG E. 1901. Untersuchungen über die Scheidewände der Cruciferenfrüchte. Bot. Ztg. 1. Abt. 59: 207—245.

HARTMAN C. J./HARTMAN C. 1879. Handbok i Skandinaviens Flora. Ed. 11. 1. Stockholm.

HAYEK A. 1909. Flora von Steiermark. 1(1). Lief. 7. Berlin.

— 1911. Entwurf eines Cruciferen-Systems auf phylogenetischer Grundlage. Beih. bot. Cbl. 1. Abt. 27: 127—335.

HEDBERG I. 1961. Cytotaxonomic Studies in *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat. 1. Morphologic Analysis of Herbarium Specimens. Svensk bot. Tidskr. 55: 118—128.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

HEDBERG O. 1957. Afroalpine Vascular Plants. A Taxonomic Revision. Symb. bot. upsal. 15(1).

— 1958. Cyto-Taxonomic Studies in Scottish Mountain Plants, Notably *Deschampsia caespitosa* (L.) PB., s. lat. Svensk bot. Tidskr. 52: 37—46.

HEGI G. & SCHMID E. 1919. *Cardamine*. In: HEGI G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 4(1). Lief. 5: 333—353. Wien.

HERMANN F. 1912. Flora von Deutschland und Fennoskandinavien ... Leipzig.

— 1956. Flora von Nord- und Mitteleuropa. Stuttgart.

HEUKELS H. 1909. De Flora van Nederland. 2. Leiden. Groningen.

— & VAN OOSTSTROOM S. J. 1956. Flora van Nederland. 14. Aufl. Groningen.

HEYWOOD V. H. 1961a. The Taxonomy of Polyploids in Flora Europaea. Rep. Spec. nov. 63: 179—192.

— 1961b. Catalogus plantarum vascularium Hispaniae. 1. Madrid.

HOMEYER H. 1935. Beiträge zur Kenntnis der Zytologie und Systematik der Rubiaceen. Bot. Jb. 67: 237—263.

HULTÉN E. 1950. Atlas of the Distribution of Vascular Plants in Nw. Europe. Stockholm.

Index = Index to Plant Chromosome Numbers. 1958a = 1(1); 1958b = 1(2); etc. bis 1961 = 2(5).

JANCHEN E. 1958. Catalogus Florae Austriae. 1(2). Wien.

JONES K. 1961. The Status and Development of Abrupt-Ecospecies. In: Recent Advances in Botany 1: 862—866. Toronto.

KERNER A. 1867. Die Vegetations-Verhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens. IV. Österr. bot. Z. 17: 250—260.

KLÁŠTERSKÝ I. 1958. Philipp Maxmilian Opiz, sein Leben und Werk. In: NĚMEC B. & al., Philipp Maxmilian Opiz und seine Bedeutung für die Pflanzentaxonomie: 13—45. Prag.

KLEIN J. 1894. Der Bau der Cruciferenblüthe auf anatomischer Grundlage. Ber. deutsch. bot. Ges. 12: 18—24.

KOCH G. D. J. 1843. Synopsis Florae germanicae et helveticae, ... Ed. 2. 1. Francofurti ad Moenum.

LANJOUW L. & STAFLEU F. A. 1959. Index Herbariorum. Ed. 4. Regnum vegetabile 15.

LARSEN K. 1957. Cryptospecies in *Lathyrus pratensis*. Bot. Tidsskr. 53: 291—294.

LAWALRÉE A. 1957. *Cardamine*. In: ROBYNS W., Flore générale de Belgique. Spermatophytes 2(3): 309—324. Bruxelles.

LAWRENCE W. J. C. 1931. The Chromosome Constitution of *Cardamine pratensis* and *Verbascum phoeniceum*. Genetica 13: 183—208.

LID J. 1952. Norsk Flora. Ed. 2. Oslo.

LINDMAN C. A. M. 1926. Svensk Fanerogamflora. Ed. 2. Stockholm.

LINNAEUS C. 1753. Species plantarum ... 2. Holmiae.

— 1755. Flora Suecica, ... Ed. 2. 3. Stockholmiae.

LÖVE A. 1951. Taxonomical Evaluation of Polyploids. Caryologia 3: 263—284.

— 1953. The Taxonomical Evaluation of Types with Different Chromosome Numbers. Proc. VIIth int. bot. Congr. Stockholm: 283—284. Uppsala.

— 1961. Taxonomy and Chromosomes — a Reiteration. Rep. Spec. nov. 63: 192—202.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Löve A. & Löve D. 1961. Chromosome Numbers of Central and Northwest European Plant Species. Opera bot. 5.

Lövkvist B. 1953. Polyploidy and Differentiation in the *Cardamine pratensis* Complex. Proc. VIIth int. bot. Congr. Stockholm: 333—335. Uppsala.

— 1956. The *Cardamine pratensis* Complex. Outlines of Its Cytogenetics and Taxonomy. Symb. bot. upsal. 14 (2).

— 1957. Experimental Studies in *Cardamine amara*. Bot. Not. 110: 423—441.

Maiwald P. V. 1901. Die opizische Periode in der floristischen Erforschung Böhmens. Jber. Stiftsobergymn. Braunau: 1—102.

Mansfeld R. 1958. Zur Frage der Behandlung nur physiologisch, aber nicht morphologisch verschiedener Sippen in der botanischen Systematik. Taxon 7: 41—43.

Manton I. 1932. Introduction to the General Cytology of the *Cruciferae*. Ann. Bot. 46: 509—556.

— 1934. The Problem of *Biscutella laevigata* L. Z. indukt. Abst. Vererbungsl. 67: 41—57.

— 1935. The Cytological History of Watercress (*Nasturtium officinale* R. Br.). Z. indukt. Abst. Vererbungsl. 69: 132—157.

Markgraf F. 1960. *Cardamine*. In: Hegi G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 2. Aufl. 4(1). Lief. 3: 190—230. München.

Mayer E. 1952. Seznam praprotnic in cvetnic slovenskega ozemlja. Ljubljana.

Merino B. 1905. Flora descriptiva é ilustrada de Galicia. 1. Santiago.

Merxmüller H. 1958. Cytotaxonomische Probleme der Alpenflora. In: Hedberg O., Systematics of To-Day. Acta Univ. upsal. 6: 200—209.

Meschajeff V. 1872. Symmetrie der Blüthe der Cruciferen. Bull. Soc. Nat. Moscou 2. [Zit. nach Bot. Ztg. 31: 189—190].

Meusel H. 1943a. Vergleichende Arealkunde 1. Berlin-Zehlendorf.

— 1943b. Vergleichende Arealkunde 2. Berlin-Zehlendorf.

Mochizuki A. & Sueoka N. 1955. Genetic Studies on the Number of Plastid in Stomata. I. Effects of Autopolyploidy in Sugar Beets. Cytologia 20: 358—366.

Motte J. 1944. Monstruosités florales concernant particulièrement les nectaires chez une Crucifère de la tribu des *Hesperideae*. Publ. Centre nat. Rech. sci. Alger.

— 1946. Une nouvelle interprétation du diagramme des Crucifères. Rec. Trav. Inst. Bot. Montpellier 2: 10—13 (Sep. 1—6).

— 1957. La squelette floral de *Moricandia arvensis* D. C. et ses incidences sur l'interprétation diagrammatique de la fleur des Crucifères. Opuscula bot. necnon alia 1: 17—26.

Müntzing A. 1933. Apomictic and Sexual Seed Formation in *Poa*. Hereditas 17: 131—154.

Nannfeldt J. A. 1938. *Poa maroccana* Nannf. n. sp. and *P. rivulorum* Maire & Trabut, Two More Tetraploids of sect. *Ochlopoa* A. & Gr., and Some Additional Notes on *Ochlopoa*. Svensk bot. Tidskr. 32: 295—321.

Napp-Zinn K. 1959. Mißbildungen im Pflanzenreich. Kosmos-Bibliothek 222. Stuttgart.

Nozeran R. 1955. Contribution a l'étude de quelques structures florales. (Essai de morphologie florale comparée). Ann. Sci. nat., Bot., Ser. 11, 16: 1—224.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

NYÁRÁDY E. I. 1955. *Cruciferae*. In: SĂVULESCU T., Flora reipublicae popularis romanicae 3: 102—501. Bucureşti.

NYMAN C. F. 1867. Sveriges Fanerogamer ... 1. Örebro.

— 1878. Conspectus Florae Europaeae. 1. [Oerebro].

OBERDORFER E. 1962. Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete. 2. Aufl. Stuttgart.

PENZING O. 1921. Pflanzen-Teratologie. 2. Aufl. 2. Berlin.

— 1922. Pflanzen-Teratologie. 2. Aufl. 3. Berlin.

PERRING F. H. & WALTERS S. M. 1962. Atlas of the British Flora. Norwich.

PORTER C. L. 1959. Taxonomy of Flowering Plants. San Francisco & London.

PRANTL K. 1891. *Cruciferae*. In: ENGLER A. & PRANTL K., Natürl. Pflanzenfam. 3(2): 145—206. Leipzig.

PRESL J. S. & PRESL C. B. 1819. Flora Čechica. Pragae.

REESE G. 1958. Polyploidie und Verbreitung. Z. Bot. 46: 339—354.

— 1961a. Karyotype and Plant Geography. In: Recent Advances in Botany 1: 895—900. Toronto.

— 1961b. Geobotanische Bedeutung der Chromosomenzahl und Chromosomenstruktur. Naturw. Rdsch. 14: 140—145.

SCHNARF K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin.

SCHULZ O. E. 1903. Monographie der Gattung *Cardamine*. Bot. Jb. 32: 280—623.

— 1936. *Cruciferae*. In: ENGLER A. & PRANTL K., Natürl. Pflanzenfam. 2. Aufl. 17b: 227—658. Leipzig.

SCHÜRHOFF P. N. 1926. Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart.

SCHWANITZ F. 1952. Einige kritische Bemerkungen zur Methode der Bestimmung der Polyploidie durch Messung der Pollen- und Spaltöffnungsgröße. Züchter 22: 273—275.

SKALIŃSKA M. 1950. Studies in Chromosome Numbers of Polish Angiosperms. Acta Soc. Bot. Polon. 20: 45—68.

STEBBINS G. L. 1950. Variation and Evolution in Plants. New York.

STEINHEIL A. 1839. Considérations sur l'usage ... 2. Ann. Sci. nat., Bot., Ser. 2, 12: 279—361.

STRASBURGER 1962 = Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 28. Aufl. Stuttgart.

SWANSON C. P. 1957. Cytology and Cytogenetics. New York. [Zitate nach der deutschen Übersetzung von RÖBBELEN G. 1960. Cytologie und Cytogenetik. Stuttgart.]

SZAFER W., KULCZYŃSKI S., PACZOSKI J. & PAWŁOWSKI B. 1927. Flora Polska ... 3. Krakow.

—, — & PAWŁOWSKI B. 1924. Rośliny Polskie ... Lwów — Warszawa.

— — & — 1953. Rośliny Polskie ... Warszawa.

TISCHLER G. 1931. Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. (Nachtrag Nr. 1). Tab. biol. period. 1: 109—226.

— 1937. Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. Nachtrag Nr. 2, Teil II. Tab. biol. period. 6: 57—115.

— 1942. Polyploidie und Artbildung. Naturwissenschaften 30: 713—718.

— 1950. Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. s'Gravenhage.

— 1954. Angewandte Pflanzenkaryologie. 2. Lief. In: Handb.Pflanzenanat. I 1 (2, Erg. Bd.).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tischler G. & Wulff H. D. 1956. Angewandte Pflanzenkaryologie. 4. Lief. In: Handb. Pflanzenanat. I 1 (2, Erg. Bd.).

Turrill W. B. 1949. Cytology and Taxonomy: A Taxonomic Standpoint. Proc. linn. Soc. London 161: 112—116.

Valentine D. H. & Heywood V. H. 1961. An Approach to the Taxonomic Treatment of Polyploidy and Apomixis in Flora Europaea. In: Recent Advances in Botany 1: 944—947. Toronto.

Vandendries R. 1909. Contribution à l'histoire du développement des crucifères. La Cellule 25: 413—459.

— 1912. Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les crucifères II. L'Archésporium dans le genre „*Cardamine*". La Cellule 28: 215—225.

Velenovský J. 1910. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. 3. Prag.

Vollmann F. 1914. Flora von Bayern. Stuttgart.

Wagner H. 1905. Illustrierte deutsche Flora ... 3. Aufl. Stuttgart.

Wettstein R. 1935. Handbuch der Systematischen Botanik. 4. Aufl. 2. Leipzig & Wien.

Wiesner J./Fritsch K. 1909. Organographie und Systematik der Pflanzen. 3. Aufl. Wien & Leipzig.

Willkomm M. & Lange J. 1880. Prodromus Florae Hispanicae ... 3. Stuttgartiae.

Wretschko M. 1868. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Cruciferen-Blüthe. S. B. Akad. Wiss. Wien, math.- naturw. Kl. 1. Abt. 58: 211—226.

Wydler H. 1859. Kleinere Beiträge zur Kenntniss einheimischer Gewächse. (Fortsetzung). Flora 42: 289—304.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1963

Band/Volume: 10_3_4

Autor(en)/Author(s): Habeler Edda

Artikel/Article: Cytotaxonomie von Cardamine amara des Alpen-Ostrandes. 161-205