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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 53 (1943)

Artikel: Untersuchungen über die Fortpflanzung und Bastardbildung apomiktischer Potentillen

Autor: Rutishauser, A.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-37669

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 01.10.2025

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

Untersuchungen über die Fortpflanzung und Bastardbildung apomiktischer Potentillen.[1]

Von *A. Rutishauser.*

Eingegangen am 25. August 1942.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	5
A. Herkunft und Morphologie der Elternpflanzen	8
B. Kastrations- und Kreuzungsversuche	10
1. Kastrationsversuche	10
2. Kreuzungsversuche	12
C. Cytologisch-embryologische Untersuchungen	21
1. Die somatischen Chromosomenzahlen der Eltern- und F_1-Generation	21
2. Die Entwicklung der Pollenkörner	24
a) Die Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen	24
b) Die Entwicklung des männlichen Gametophyten	29
3. Die Embryosackentwicklung	32
a) Die Embryosackentwicklung von *P. verna*	32
b) Die Embryosackentwicklung von *P. canescens*	42
c) Die Embroysackentwicklung von *P. praecox*	46
d) Die Embryosackentwicklung von *P. argentea*	46
4. Die Embryo- und Endospermentwicklung	50
5. Die Auslösung der Embryo- und Endospermentwicklung	54
D. Fertilitätsuntersuchungen	56
E. Besprechung der Ergebnisse	64
1. Somatische und generative Aposporie in der Familie der Rosaceen	64
2. Die Embryosackentwicklung pseudogamer und autonom apomiktischer Pflanzen	68
3. Der Einfluß des Endosperms auf die Embryoentwicklung	70
4. Der Einfluß der Pollenpflanze auf die Fertilität pseudogamer Potentillen	73
5. Die Formenbildung der pseudogamen Potentillen	73
F. Zusammenfassung der Untersuchungsresultate	78
Literatur	80

Einleitung.

Die von A. Müntzing (1928), A. Popoff (1935) und N. Shimotomai (1935) an einer großen Zahl von Potentillen ausgeführten Kastrations- und Kreuzungsversuche haben ergeben, daß sich viele Arten dieser Gattung apomiktisch fortpflanzen. Wie nun aber aus den

[1] Gedruckt mit einer Subvention der Stiftung Dr. Joachim de Giacomi der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft.

Arbeiten aller drei Forscher hervorgeht, ist Bestäubung unerläßlich, wenn sich Samen bilden sollen; die Nachkommen aus Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten und Rassen gleichen jedoch vollkommen der Mutterpflanze; sie stimmen dabei nicht nur hinsichtlich der äußeren Gestalt mit der Samenpflanze überein, sondern haben auch die gleiche Chromosomenzahl. Daraus folgt, daß die Zellen, aus welchen sich die Embryonen entwickeln, nicht befruchtet werden, der Pollen also nur einen entwicklungserregenden oder entwicklungsfördernden Einfluß ausübt.

Die Gattung *Potentilla* verhält sich somit in bezug auf die Fortpflanzung ähnlich wie die von B. Lidforss (1914) untersuchten *Rubus*arten. Während aber bei diesen, besonders in Kreuzungen zwischen naheverwandten Arten, neben metromorphen Nachkommen auch reichlich Bastarde auftraten, waren alle von Müntzing, Popoff und Shimotomai untersuchten Formen, mit Ausnahme einiger normal sexueller Arten, obligat apomiktisch. Im Gegensatz zu diesen Feststellungen haben Th. Wolf (1908), P. Ascherson und P. Gräbner (1900) u. a., auf Grund morphologischer Untersuchungen, die Ansicht entwickelt, daß viele schwer klassifizierbare Potentillen, ja sogar ganze Artgruppen, wie die *Collinae,* aus Art- und Rassenbastardierungen hervorgegangen sein müssen. G. Hegi (1906) ist sogar der Auffassung, daß die Potentillen ebenso leicht bastardieren wie die *Rubus-, Rosa-* und *Sempervivum*arten. A. Müntzing (1928) hat deshalb vermutet, es müßten entweder neben apomiktischen Formen auch sexuelle Rassen auftreten oder in weiblichen Rassen sexuelle neben apomiktischer Fortpflanzung möglich sein. Tatsächlich sind nun solche Formen von A. und G. Müntzing (1941, 1942) aufgefunden worden. Bestäubt mit Pollen apomiktischer Rassen und Arten, entwickelten sie eine ansehnliche Zahl echter Bastarde. Die cytologische Untersuchung dieser Kreuzungsprodukte ergab, daß sowohl reduzierte wie auch unreduzierte Eizellen befruchtet worden waren.

Auch meine im Jahre 1937 begonnenen Versuche haben die Existenz kreuzungsfähiger Potentillen erwiesen. Im Gegensatz zu den von A. und G. Müntzing entdeckten Formen scheinen sie aber obligat apospor zu sein. Über die Art ihrer Fortpflanzung zu berichten und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Gattung zu erörtern, wird Aufgabe dieser Arbeit sein.

Mit besonderer Sorgfalt ist auch die Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen und der Samen untersucht worden. Darüber sind bisher stark abweichende und wohl auch ungenaue Angaben gemacht worden. Es ist im Gegensatz zu der Ansicht A. Müntzings (1928) nicht einmal sicher, ob bei allen von ihm untersuchten Arten wirklich Pseudogamie vorkommt. Wenn man zwar, wie E. Kuhn (1930) es neuerdings tut, Pseudogamie « rein phänomenologisch als eine durch Bestäubung

induzierte apomiktische Entstehung von mütterlichen Nachkommen » definiert, so trifft die Annahme Müntzings wohl für alle apomiktischen Potentillen zu. Es ist aber zu dieser Begriffsbestimmung zu sagen, daß sie sich mit der von W. O. Focke (1881) aufgestellten und auch von Müntzing angenommenen Definition nicht deckt. Focke hat unter der Bezeichnung « *Pseudogamie* » die Entstehung metromorpher Nachkommen verstanden, die parthenogenetisch unter dem entwicklungserregenden Einfluß des fremden Pollens aus dem Ei hervorgehen. Nach Focke sind also nicht alle Fälle von induziert apomiktischer Samenbildung als pseudogam zu bezeichnen. Insbesondere fällt die induzierte Nuzellarembryonie nicht unter den Begriff Pseudogamie. Nach A. Popoff (1935) soll aber stimulative Nuzellarembryonie für *P. multifida,* eine Art, die sich im Versuch als apomiktisch erwiesen hat, die « höchstwahrscheinliche Fortpflanzungsweise » sein. Die genannte Art ist also, wenn die Angaben Popoffs richtig sind, nicht pseudogam im Sinne Fockes.

Im Gegensatz zu Popoff neigen indessen alle andern Bearbeiter der Gattung *Potentilla* der Auffassung zu, daß die Embryonen vorwiegend aus den Eizellen diploider Embryosäcke entstehen. Über die Art und Weise aber, wie die weiblichen Gametophyten gebildet werden, gehen die Ansichten auseinander. Nach A. Fohrenbacher (1914) soll bei *P. silvestris* (= *P. erecta*) an Stelle des vor oder nach der Tetradenteilung degenerierenden haploiden, weiblichen Gametophyten ein diploider Embryosack aus somatischen Zellen der Chalazaregion entstehen. Obwohl die hierzu notwendigen Kastrations- und Kreuzungsversuche nicht ausgeführt wurden, nimmt Fohrenbacher an, daß sich die Embryonen autonom aus den Eizellen entwickeln, eine Auffassung, die nach unsern heutigen Kenntnissen kaum richtig sein dürfte. N. Shimotomai (1935) hingegen hat für *P. hirta* nachgewiesen, daß der diploide Embryosack aus den Embryosackmutterzellen entsteht. Die erste Teilung derselben verläuft nach dem somatischen Teilungstypus. Eine Reduktion der Chromosomenzahl findet also bei der Bildung des Embryosackes nicht statt.

Zu ganz andern Resultaten ist schließlich G. Gentscheff (1938) in bezug auf die Embryologie einer apomiktischen Form von *P. argyrophylla* gekommen. Im Gegensatz zu normal sexuellen Arten, wie *P. nepalensis,* treten in den unbestäubten Blüten dieser Pflanze nur selten Embryosäcke auf, dagegen waren schon 24 Stunden nach erfolgter Bestäubung in jeder Samenanlage Anzeichen von Embryosackbildung erkennbar. G. Gentscheff hält deshalb dafür, daß die wahrscheinlich apospor entstandenen weiblichen Gametophyten von *P. argyrophylla* eine durch das Pollenschlauchwachstum stimulierte, apomiktische Herkunft haben. Die Entwicklung des Embryos erfolgt dagegen rein autonom.

In einer spätern Arbeit haben sich dann G. Gentscheff und Å. Gustafsson (1940) mit der Wirkung der Bestäubung auf die Embryobildung befaßt. Sie konnten für eine Form von *P. collina* den Nachweis erbringen, daß sich die Eizelle tatsächlich auch ohne äußeren Einfluß, autonom, entwickelt, daß dagegen die Ausbildung des Endosperms in den Samenanlagen kastrierter und nicht bestäubter Blüten unterbleibt und in diesem Falle auch der Embryo nicht weiter entwicklungsfähig ist. Wahrscheinlich setzt sogar die Endosperm- und Samenbildung die Befruchtung des sekundären Embryosackkernes voraus. A. Popoff (1935) kommt in bezug auf die Ausbildung des Embryos zu einer anderen Ansicht. Einige Tage nach der Kastration fixierte Fruchtknoten von *P. hirta* zeigten keinerlei Anzeichen von Embryobildung. Es traten im Gegenteil am sechsten Tage Degenerationserscheinungen ein. Die Entwicklung der Embryonen muß also in diesem Falle offenbar durch den Pollen angeregt werden.

So haben also die embryologischen Untersuchungen, wie sie an apomiktischen Potentillen vorgenommen wurden, zu sehr divergierenden Ergebnissen geführt. Ein abschließendes Urteil über den Verlauf der Embryobildung pseudogamer Potentillen kann unserer Ansicht nach deshalb kaum gewagt werden. Dazu reichen unsere Kenntnisse über die Entwicklungsgeschichte der Potentillen noch nicht aus. Vor allem fehlen detaillierte Studien über die ersten Entwicklungsstadien des Embryosackes. Eine nochmalige möglichst lückenlose Untersuchung der Embryologie apomiktischer Potentillen erschien unter diesen Umständen erwünscht.

A. Herkunft und Morphologie der Elternpflanzen.

Sämtliche für meine Kreuzungen verwendeten Versuchspflanzen stammen aus der Umgebung von Schaffhausen. Sie wurden wenige Stunden nach dem Einsammeln in Töpfe von 12 cm Lichtweite eingesetzt. Vorher wurden am Standorte selbst die vorhandenen Blüten sowie ein Teil der älteren Blütenknospen für embryologische Untersuchungen fixiert. Von der großen Zahl eingebrachter Pflanzen konnten wegen Platzmangels nur acht eingehend untersucht werden, und zwar fünf verschiedene Rassen von *P. verna* und je eine von *P. canescens*, *P. argentea* und *P. praecox*. Einige weitere, je eine Rasse von *P. verna* und *P. heptaphylla*, dienten anfänglich nur als Pollenpflanzen. Über die Fortpflanzungsverhältnisse dieser beiden Rassen wird in einer späteren Arbeit berichtet werden.

Von den vier untersuchten Arten gehören drei, *P. canescens*, *P. argentea* und *P. praecox*, zu der Subsektion *Conostylae*, eine, *P. verna*, zu der Subsektion *Gomphostylae*. *P. canescens* und *P. argentea* bilden zusammen die Gruppe der *Argenteae*. Die Arten dieser Gruppe ent-

wickeln fünf- bis siebenzählige Blätter, deren Unterseite von einem dichten, aus wollig gekräuselten Haaren zusammengesetzten Filz überzogen ist. Die Hauptachse schließt mit einem aufrechten Blütenstengel ab. Beide Arten können sich nur durch Samen vermehren, da im Gegensatz zu *P. verna* keine Ausläufer gebildet werden. Die Pollenkörner der in meinen Versuchen verwendeten Individuen sind stets nur zum Teil normal ausgebildet. Der Prozentsatz guter Pollenkörner beträgt für *P. canescens* 27, für *P. argentea* 56. Beide Arten blühen gleichzeitig in den Monaten Juni und Juli.

P. praecox gehört zu den *Collinae,* der nach P. Ascherson und P. Gräbner (1905) « schwierigsten Gruppe, die bei der schon an sich schwierigen Gattung Potentilla vorkommt ». Die Arten dieser Gruppe schwanken in ihren morphologischen Merkmalen zwischen denen der *Cono-* und *Gomphostylae.* So kann z. B. die Hauptachse teils mit einem Blütenstengel wie bei den *Conostylae,* teils mit einer sterilen Blattrosette wie bei den *Gomphostylae* abschließen. Der spärliche, an die *Conostylae* erinnernde Filz der Blattunterseite ist von langen Striegelhaaren durchsetzt, wie sie hauptsächlich bei *P. verna* häufig gefunden werden. Auch in bezug auf den Bau des Griffels nimmt die Gruppe eine Zwischenstellung zwischen den *Cono-* und *Gomphostylae* ein. Dieser Umstand hat manche Systematiker (vgl. P. Ascherson und P. Gräbner, 1900—1905, Th. Wolf, 1908) dazu veranlaßt, die *Collinae* als konstant gewordene, sogenannt sekundäre Artbastarde zwischen den *Argenteae* und der Gruppe *Aureae* der Subsektion *Gomphostylae* zu betrachten, deren Stammarten allerdings nur selten mit genügender Sicherheit festzustellen sind.

Die in meinen Versuchen verwendete Kleinart der *Collinae, P. praecox,* steht im morphologischen Bau den *Aureae* näher als den *Argenteae.* Im nichtblühenden Zustand könnte die Pflanze bei oberflächlicher Beobachtung leicht mit *P. verna* verwechselt werden. Die in der Umgebung von Schaffhausen aufgefundenen Exemplare von *P. praecox* stimmen morphologisch nicht vollständig miteinander überein. Neben typischen Pflanzen gibt es auch solche, die sich besonders hinsichtlich der schwächeren Behaarung deutlich von *P. praecox* unterscheiden und darin der ebenfalls am gleichen Standort vorkommenden *P. verna* nähern. Auch bezüglich der Pollenfertilität bestehen Unterschiede. Während das von mir am 7. Mai 1937 in Kultur genommene Exemplar 37 % morphologisch guten Pollen ausbildete, betrug die Pollenfertilität der abweichenden Pflanze nur 1 %. Die Ansicht mancher Systematiker, daß es sich bei diesen Pflanzen um Bastarde zwischen *P. praecox* und *P. verna* handelt, ist deshalb nicht ganz von der Hand zu weisen. Das in Kultur genommene Individuum von *P. praecox* hat zwei Blütezeiten; die erste beginnt Ende April und endigt im Juni, die zweite fällt in die Monate September-Oktober.

Die zu der Gruppe *Aureae* der Subsektion *Gomphostylae* gehörende, außerordentlich formenreiche Art *P. verna* ist besonders durch den Bau des Stengels charakterisiert : er ist niederliegend, bewurzelt sich leicht an den Knoten und entwickelt sterile Blattrosetten. Manche Formen dieser Art bilden auf solche Weise ausgedehnte, flache Rasen, über die sich die armblütigen Infloreszenzen nur wenig erheben. Die Blütenstiele und die meist fünf- bis siebenzähligen Blätter sind von starren, abstehenden oder anliegenden Striegelhaaren besetzt. Die fünf Versuchspflanzen dieser Art unterscheiden sich in Größe und Behaarung der Blätter, in der verschiedenen Länge der Stengel, in der Größe und Farbe der Blüten, in der Zahl der pro Blüte ausgebildeten Fruchtknoten und im physiologischen Verhalten (Blütezeit und Pollenfertilität). Die folgende Zusammenstellung, in der die einzelnen Rassen mit Nummern bezeichnet sind, gibt eine Übersicht über die hauptsächlich zur Untersuchung benützten Merkmale.

B. Kastrations- und Kreuzungsversuche.

1. Kastrationsversuche.

Die Anordnung für die während der Jahre 1937 bis 1941 ausgeführten Kastrations- und Kreuzungsversuche war nicht immer gleich. Anfänglich wurden die Versuchspflanzen nach der Kastration der Blütenknospen in Kasten isoliert, deren eine Seitenwand mit Tüllstoff abgeschlossen war. Da sich trotz sorgfältigster, täglicher Kontrolle doch manchmal kleine Insekten in den Isolierkasten fanden, ging ich im Jahre 1938 dazu über, jede einzelne Blütenknospe nach erfolgter Kastration in ein besonderes Tüllsäckchen einzuhüllen. Einige Tage später wurden die Tüllsäckchen jeweils wieder entfernt, die Blüten nochmals mit der Lupe genau kontrolliert und darauf in gleicher Weise wieder isoliert. Diese zwar zeitraubende, aber sichere Versuchsmethode fand auch bei den Kreuzungsversuchen Anwendung. Sie hatte den Vorteil, daß die Blüten bis zur Samenreife in den Säckchen belassen werden konnten, ohne daß Verluste durch Ausfallen reifer Früchte zu befürchten waren. Wie Kontrollversuche an nicht kastrierten und bestäubten Blüten ergaben, ertragen die Pflanzen sowohl Isolation wie Kastration ohne Schädigung. Kastrierte und künstlich bestäubte Blüten entwickelten sogar oft, wohl wegen des in reichlichen Mengen aufgetragenen Blütenstaubes, mehr Früchte als frei abgeblühte.

Die Resultate der in den Jahren 1937—1941 ausgeführten Kastrationsversuche sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Bei den meisten Versuchen sind die vertrockneten, samenlosen Fruchtknoten ebenso wie die Früchte jeder Blüte einzeln ausgezählt worden. Die geernteten Früchte können ihrem morphologischen Aussehen nach in zwei Gruppen eingeteilt werden. In die eine Gruppe werden vollständig ausgebildete Nüßchen mit gut entwickelter, von Leisten überzogener Fruchtschale

Tabelle 1.
Ergebnisse der Kastrationsversuche.
s = schlecht entwickelte Früchte; g = gut entwickelte Früchte.

Versuchspflanze	Versuchsjahr	Zahl der kastrierten Blüten	Zahl der Fruchtknoten	Fruchtansatz			Zahl der Blüten mit Fruchtansatz
				s	g	Total	
P. verna 3 . . .	1940	2	71	—	—	—	—
P. verna 4 . . .	1937	6	195	—	1	1	1
	1938	5	132	—	—	—	—
	1940	8	240	—	—	—	—
	1941	1	24	—	—	—	—
	1937—1940	20	591	—	1	1	1
P. verna 10 . .	1937	6	231	3	2	5	2
	1938	5	200	—	—	—	—
	1940	5	189	—	—	—	—
	1937-1940	16	620	3	2	5	2
P. verna 15 . .	1937	5	157	—	—	—	—
	1938	5	161	1	—	1	1
	1937/38	10	318	1	—	1	1
P. verna 18 . .	1937	5	169	—	—	—	—
	1938	9	313	—	—	—	—
	1939	1	36	—	—	—	—
	1940	1	35	—	—	—	—
	1937—1940	16	553	—	—	—	—
P. praecox . . .	1937	11	n. ausgez.	—	—	—	—
	1938	6	341	—	—	—	—
	1939	3	158	—	—	—	—
	1937—1939	20	499 [1]	—	—	—	—
P. argentea . .	1938	6	322	1	3	4	2
	1939	6	326	—	—	—	—
	1940	3	159	—	—	—	—
	1938—1940	15	807	1	3	4	2
P. canescens . .	1938	9	566 [2]	—	—	—	—
	1939	2	219	—	—	—	—
	1940	1	128	—	—	—	—
	1938—1940	12	913 [3]	—	—	—	—
Total		111	4372 [4]	5	6	11	6

[1] Von den 20 Blüten wurden nur 9 ausgezählt.
[2] „ „ 9 „ „ „ 5 „
[3] „ „ 12 „ „ „ 8 „
[4] „ „ 111 „ „ „ 96 „

eingeordnet. Als schlechte Früchte werden nicht voll ausgewachsene Nüßchen bezeichnet, deren Fruchtschale glatt ist und die nur verkümmerte Samen enthalten. Wie aus der Tabelle 1 ersichtlich ist, bildete die weitaus größte Zahl kastrierter Blüten ohne Bestäubung keine Früchte aus. Von 111 kastrierten Blüten setzten nur 6 zusammen 5 schlechte und 6 gute Früchte an. Für *P. verna* 10 kann mit Sicherheit angenommen werden, daß der Fruchtansatz auf einen Versuchsfehler (wahrscheinlich ungenügende Isolierung) zurückzuführen ist, da nur die im Jahre 1937 vorgenommenen Kastrationen positive Resultate ergaben. Für *P. verna* 4 liegen die Verhältnisse ähnlich. *P. verna* 15 entwickelte dagegen auch im Jahre 1938 bei besserer Versuchsanordnung *einen,* allerdings schlechten Samen aus. Ob in diesem Falle autonome Apomixis vorliegt, wage ich trotzdem nicht zu entscheiden.

Unausgeglichene Resultate ergab auch *P. argentea.* Trotz sorgfältigster Kastrierung erzeugte diese Pflanze in zwei Blüten doch einen schlechten und drei gute Samen. Die späteren Versuche ergaben hingegen keinen Samenansatz. Dieser Umstand und eine im Jahre 1940 gemachte Beobachtung, daß die Antheren manchmal schon im Knospenzustand aufspringen, läßt wie im Falle *P. verna* 10 vermuten, daß auch hier trotz sorgfältiger Technik ein Versuchsfehler vorliegt. Wahrscheinlich wurden zum Teil Blütenknospen kastriert, deren Antheren bereits etwas Pollen abgegeben hatten.

Wir gelangen also, in Übereinstimmung mit den Untersuchungsergebnissen A. Müntzings (1928), zu dem Schlusse, daß auch die von uns verwendeten Arten und Rassen der Gattung *Potentilla* ohne Bestäubung weder Früchte noch Samen ausbilden, daß also autonome Apomixis bei keiner der untersuchten Pflanzen vorkommt.

2. Kreuzungsversuche.

Alle Selbst- und Kreuzbestäubungen wurden an kastrierten Blüten vorgenommen, die nach dem im vorausgegangenen Abschnitt besprochenen Verfahren isoliert worden waren. Die Gesamtzahl der bestäubten Blüten beträgt 239 bei insgesamt 11 458 Fruchtknoten. Leider konnte wegen Platzmangels nur ein kleiner Teil der erhaltenen guten Früchte (im ganzen 1030) zur Aufzucht verwendet werden. Die verschiedenen F_1-Generationen sind deshalb nicht besonders umfangreich.

Um Fehler zu vermeiden, die durch etwaiges Einschleppen von Samen mit der Versuchserde entstehen konnten, wurden die Nüßchen auf feuchtem Fließpapier zur Keimung ausgelegt und darauf als keimblättertragende Pflänzchen in Töpfe versetzt. Zur Aufzucht der F_1-Nachkommenschaft verwendete ich nur voll ausgereifte Früchte. Die Keimfähigkeit der übrigen Nüßchen war meist gleich Null. Die in Tabelle 2 enthaltenen Zahlen über die Keimfähigkeit gelten also nur für die morphologisch normal aussehenden Früchte.

Übersicht über die Morphologie der Versuchspflanzen von *P. verna*.

P. verna 3	*P. verna* 4	*P. verna* 10	*P. verna* 15	*P. verna* 18
Ausläufer sehr lang, stark verzweigt.	Ausläufer kürzer, dicht von Blattresten besetzt.	Ausläufer lang.	Ausläufer lang, dünn.	Ausläufer lang, stark verzweigt, rot überlaufen.
Blattstiele sehr lang, bis 10 cm, spärlich anliegend behaart.	Blattstiele kurz, spärlich anliegend behaart.	Blattstiele lang, mit langen, abstehenden Striegelhaaren besetzt.	Blattstiele kurz, mit langen abstehenden Striegelhaaren besetzt.	Blattstiele lang, spärlich anliegend behaart.
Blätter meist 7zählig, groß, hellgrün. Teilblättchen lang, verkehrtlanzettlich, auf jeder Seite mit 5—6 sehr tief eingeschnittenen Zähnchen.	Blätter meist 5zählig, matt dunkelgrün. Teilblättchen verkehrt breitlanzettlich, jederseits mit 2—4 kurzen Zähnchen.	Blätter 5- bis 7zählig, groß, hellgrün. Teilblättchen lang, verkehrtlanzettlich, jederseits mit 3—5 Zähnchen.	Blätter klein, 5zählig, glänzend dunkelgrün. Teilblättchen wie bei P. verna 4.	Blätter groß, 5- bis 7zählig, dunkelgrün. Teilblättchen lang, verkehrtlanzettlich, jederseits mit 4—6 tief eingeschnittenen Zähnchen.
Kelchblätter im Knospenzustand einen langen, schmalen Kegel bildend.	Kelchblätter im Knospenzustand einen kurzen, breiten Kegel bildend.	Kelchblätter im Knospenzustand einen langen, spitzen Kegel bildend.		Kelchblätter im Knospenzustand einen langen, schmalen Kegel bildend.
Kronblätter schmal verkehrteifg., sich nicht deckend.	Kronblätter schmal, eifg., die Ränder später nach außen umgebogen.	Kronblätter breit verkehrteifg. Ränder sich überdeckend.	Kronblätter klein, in der Form ähnlich wie bei P. verna 10.	Blütenstand reichblütig. Kronblätter klein, Ränder sich deckend.
Zahl der Fruchtknoten pro Blüte 32 (Mittel aus 12 Blüten).	Zahl der Fruchtknoten pro Blüte 29 (Mittel aus 56 Blüten).	Zahl der Fruchtknoten pro Blüte 36 (Mittel aus 53 Blüten).	Zahl der Fruchtknoten pro Blüte 32 (Mittel aus 29 Blüten).	Zahl der Fruchtknoten pro Blüte 37 (Mittel aus 64 Blüten).
Pollenfertilität am Standort 51 %.	Pollenfertilität am Standort 16 %.	Pollenfertilität am Standort 50 %.	Pollenfertilität am Standort 52 %.	Pollenfertilität am Standort 8 %.
2 Blütezeiten, eine in den Monaten April und Mai, die zweite im Spätsommer.	Eine Blütezeit in den Monaten April und Mai.	Eine Blütezeit in den Monaten April und Mai.	Eine Blütezeit in den Monaten April und Mai.	2 Blütezeiten, eine in den Monaten April und Mai, die zweite im Spätsommer.

Tabelle 2.

Ergebnisse der Kreuzungsversuche.

Samenpflanze	Pollenpflanze	Aussaatnummer	Datum der Aussaat	Zahl der Samen	Zahl der Keimlinge		Zahl der blühenden Pflanzen		Phänotypus der Nachkommen		
					total	in % der Samen	total	in % der Samen	metromorphe Pfl.	Bastarde	Abweichende Pfl.
P. verna 3 .	*P. verna* 3 .	40/46	4.3.41	10	8	80	6	60	6	—	—
P. verna 3 .	*P. verna* 4 .	40/45	4.3.41	3	—	0	—	0	—	—	—
P. verna 3 .	*P. praecox* .	40/44	4.3.41	3	3	100	1	33	1	—	—
				16	11	69	7	44	7	—	—
P. verna 4 .	*P. verna* 4 .	37/6	1.8.37	15	9		4		4	—	—
		37/6 a	2.3.38	20	9		3		3	—	—
				35	18	51	7	20	7	—	—
P. verna 4 .	*P. verna* 10 .	37/5	1.8.37	15	11		5		5	—	—
		37/5 a	2.3.38	11	5		2		2	—	—
		38/5	5.8.38	39	34		26		21	5	—
				65	50	77	33	51	28	5	—
P. verna 4 .	*P. verna* 15 .	37/4	1.8.37	12	12		6		6	—	—
		37/4 a	2.3.38	14	4		3		3	—	—
		38/4	5.8.38	19	16		11		10	—	1
				45	32	71	20	44	19	—	1
P. verna 4 .	*P. verna* 18 .	40/43	4.3.41	75	65	87	54	72	53	1	—
P. verna 4 .	*P. praecox* .	37/7	1.8 37	5	5		3		3	—	—
		38/7	5.8.38	2	2		1		1	—	—
				7	7	100	4	57	4	—	—
P. verna 4 .	*P. heptaph.* .	37/15	23.3.38	1	—	0	—	0	—	—	—
				228	172	75	118	52	111	6	1
P. verna 10 .	*P. verna* 10 .	37/3	1.8.37	28	28		9		9	—	—
		37/3 a	2.3.38	20	19		1		1	—	—
				48	47	98	10	21	10	—	—
P. verna 10 .	*P. verna* 4 .	37/2	1.8.37	20	15		8		8	—	—
		37/2 a	2.3.38	20	19		17		17	—	—
				40	34	85	25	62,5	25	—	—

Samenpflanze	Pollenpflanze	Aussaatnummer	Datum der Aussaat	Zahl der Samen	Zahl der Keimlinge		Zahl der blühenden Pflanzen		Phänotypus der Nachkommen		
					total	in % der Samen	total	in % der Samen	metromorphe Pfl.	Bastarde	Abweichende Pfl.
P. verna 10 .	*P. verna* 15 .	37/1	1.8.37	20	6		6		6	—	—
		37/1 a	2.3.38	20	19		14		14	—	—
				40	25	62,5	20	50	20	—	—
P. verna 10 .	*P. heptaph.* .	37/20	1.4.38	1	1		—		—	—	—
		38/20 a	5.8.38	3	3		3		3	—	—
				4	4	100	3	75	3	—	—
				132	110	83	58	44	58	—	—
P. verna 15 .	*P. verna* 10 .	38/34	27.4.39	9	2		1		1	—	—
		39/34	1.7.39	3	—		—		—	—	—
				12	2	17	1	8	1	—	—
P. verna 15 .	*P. praecox* .	38/33	27.4.39	1	1	100	1	100	1	—	—
				13	3	23	2	15	2	—	—
P. verna 18 .	*P. verna* 18 .	37/11	1.8.37	6	5		1		1	—	—
		38/11	5.8.38	2	—		—		—	—	—
				8	5	62,5	1	12,5	1	—	—
P. verna 18 .	*P. verna* 4 .	37/10	1.8.37	8	8	100	2	25	2	—	—
P. verna 18 .	*P. verna* 10 .	37/9	1.8.37	22	17		5		5	—	—
		37/9 a	2.3.38	7	5		3		3	—	—
		38/9	5.8.38	13	6		3		3	—	—
				42	28	67	11	26	11	—	—
P. verna 18 .	*P. verna* 15 .	37/8	1.8.37	6	5		1		1	—	—
		38/8	5.8.38	13	9		8		8	—	—
				19	14	74	9	47	9	—	—
P. verna 18 .	*P. verna* 13 .	38/21	5.8.38	16	12	75	9	56	9	—	—
P. verna 18 .	*P. praecox* .	38/22	5.8.38	16	12	75	11	69	11	—	—
				109	79	72	43	39	43	—	—
P. argentea .	*P. argentea* .	38/31	27.4.39	29	28	97	22	76	22	—	—
P. argentea .	*P. canescens*.	38/32	27.4.39	17	13	76	11	65	11	—	—
				46	41	89	33	72	33	—	—

Samenpflanze	Pollenpflanze	Aussaatnummer	Datum der Aussaat	Zahl der Samen	Zahl der Keimlinge		Zahl der blühenden Pflanzen		Phänotypus der Nachkommen		
					total	in % der Samen	total	in % der Samen	metro-morphe Pfl.	Bastar-de	Abwei-chende Pfl.
P. canescens.	*P. canescens.*	38/23	3.3.39	20	19	95	5	25	5	—	—
P. canescens.	*P. verna* 3 .	38/26	3.3.39	50	43	86	21	42	20	1	—
P. canescens.	*P. praecox* .	38/24	3.3.39	50	16	32	7	14	7	—	—
P. canescens.	*P. argentea* .	38/25	3.3.39	40	37	92	22	55	22	—	—
				160	115	72	55	34	54	1	—
P. praecox .	*P. praecox* .	37/12	1.8.37	15	12		7		7	—	—
		37/12 a	2.3.38	7	7		4		4	—	—
		38/12	3.3.39	6	3		—		—	—	—
				28	22	79	11	39	11	—	—
P. praecox .	*P. verna* 3 .	37/18	14.3.38	1	1	100	1	100	1	—	—
P. praecox .	*P. verna* 4 .	38/27	3.3.39	50	39	78	26	52	26	—	—
P. praecox .	*P. verna* 10 .	38/28	3.3.39	22	15	68	4	18	4	—	—
P. praecox .	*P. verna* 15 .	38/29	3.3.39	50	37	74	11	22	11	—	—
P. praecox .	*P. verna* 18 .	38/30	3.3.39	50	30	60	16	32	16	—	—
P. praecox .	*P. v.* 3—18 .			173	122	70	58	33,5	58	—	—
P. praecox .	*P. canescens.*	37/13	1.8.37	30	25		6		6	—	—
		37/13 a	2.3.38	27	23		15		15	—	—
				57	48	84	21	37	21	—	—
P. praecox .	*P. argentea* .	37/14	1.8.37	30	12		4		4	—	—
		37/14 a	2.3.38	38	28		25		24	—	1
				68	40	59	29	43	28	—	1
				326	232	71	119	36,5	118	—	1
				1030	763		435		426	7	2

Die Häufigkeit gekeimter Samen, verglichen mit der Zahl ausgelegter Samen, beträgt bei fast allen untersuchten Pflanzen zwischen 70 und 80 Prozent. Auch die gut ausgebildeten Früchte sind also nicht alle keimfähig. Worauf diese Erscheinung beruht, habe ich bis jetzt nicht feststellen können. Die lange Keimzeit einzelner Früchte derselben Samenprobe legt aber die Vermutung nahe, daß die Embryonen der nicht ausgekeimten Früchte, ähnlich wie Å. Gustafsson (1935) für manche apomiktische Arten der Gattung *Hieracium* zeigen konnte, zur Zeit der Samenreife nicht denselben Entwicklungszustand erreicht haben. In einem späteren Kapitel werde ich auf diesen Punkt noch einmal näher eintreten.

Wie aus Tabelle 2 hervorgeht, sind die Samenproben zum Teil im Frühling, zum Teil im Herbst zur Keimung ausgelegt worden. Mit Ausnahme von *P. verna* 4 scheint die Jahreszeit auf die Keimfähigkeit keinen Einfluß auszuüben. So keimten von 251 im Frühjahr ausgelegten Früchte der *P. praecox* 183, also 73 %, von 75 im Herbst ausgelegten 49, also 65 %. Der Unterschied von 8 % dürfte in Anbetracht der geringen Samenzahl kaum reell sein. Die Früchte von *P. verna* 4 keimen dagegen im Herbst etwas besser als im Frühjahr. Der Unterschied beträgt aber auch hier nur 19 %.

Ob die Pollenpflanze auf die Keimfähigkeit einen Einfluß ausübt, kann leider, der geringen Anzahl ausgekeimter Samen wegen, nicht mit voller Sicherheit bestimmt werden. In den meisten Fällen, besonders deutlich bei *P. verna* 18, sind die Unterschiede, wenn man von Samenproben mit zu geringer Samenzahl absieht, so klein, daß sie kaum als reell betrachtet werden können. In einigen wenigen Fällen scheint ein solcher Einfluß zu bestehen. So ist z. B. die Keimfähigkeit von *P. canescens* in der Kombination *P. canescens* × *P. praecox* nur rund 32 %, in allen andern Kombinationen größer als 80 %. Die Keimfähigkeit der Früchte von *P. praecox* aus den Kreuzungen mit den 5 Rassen von *P. verna* beträgt 70 %, mit *P. canescens* 84 % und endlich mit *P. argentea* nur 59 %. Da die letzten beiden Kombinationen zu gleicher Zeit geerntet und zur Keimung ausgelegt wurden, scheint es sich wenigstens hier um tatsächlich bestehende Unterschiede zu handeln. Immerhin müssen diese Resultate noch durch weitere Versuche ergänzt werden.

Die Entwicklung der Keimlinge zu Rosettenpflanzen verläuft nicht in allen Fällen reibungslos. Die jungen Pflanzen sind zur Zeit der Entwicklung des ersten Primärblattes außerordentlich empfindlich, und viele von ihnen gingen in diesem Entwicklungszustand trotz sorgfältiger Pflege zugrunde. Die Zahl der in das Rosettenstadium hinübergeretteten Pflanzen verringerte sich deshalb gegenüber der Zahl der Keimlinge um 328 und betrug 435. Alle 435 Rosettenpflanzen kamen zur Blüte. In der Regel blühten die Pflanzen erst im Sommer der

zweiten Vegetationsperiode, gleichgültig ob sie im Frühjahr oder im Herbst ausgesät worden waren.

Obwohl die F_1-Generation nicht sehr umfangreich ist, ergaben sich doch teilweise neue Resultate. Die 5 Versuchspflanzen *P. verna* 3, 10, 15 und 18 und *P. argentea* lieferten zwar in Übereinstimmung mit den Versuchsergebnissen A. Müntzings (1928) in allen Kombinationen ausschließlich metromorphe Nachkommen. Überraschende Resultate zeitigte dagegen die Versuchspflanze *P. verna* 4. Nur in zwei Kombinationen, *P. verna* 4 × *P. verna* 4 und *P. verna* 4 × *P. praecox,* war die gesamte Nachkommenschaft metromorph. In allen übrigen Kreuzungen traten auch abweichende Individuen auf. Besonders zahlreich waren derartige Nachkommen aus der Kreuzung *P. verna* 4 × *P. verna* 10. Von insgesamt 33 Nachkommen dieser Kombination waren 28 metromorph, 5 dagegen wiesen neben mütterlichen Merkmalen auch Eigenschaften auf, die unzweifelhaft von der Pollenpflanze herrührten. So sind die Blätter zwar kurzgestielt wie bei *P. verna* 4, haben aber die großen, abstehenden Striegelhaare von *P. verna* 10. In der Blattfarbe stehen die Pflanzen zwischen beiden Eltern. Am deutlichsten macht sich der Einfluß der Pollenpflanze in der Form und dem Verhalten der Blütenblätter geltend; darin herrscht völlige Übereinstimmung mit *P. verna* 10. Die Kelchblätter hingegen bilden wie bei *P. verna* 4 einen kurzen Kegel mit breiter Grundfläche. Für die beiden Bastarde 38/5,9 und 38/5,24 beträgt die Zahl der Fruchtknoten pro Blüte 28 bzw. 30, stimmt also wieder mit *P. verna* 4 überein.

Außer diesen von den Elternpflanzen herrührenden Eigenschaften treten auch neue auf. Die Pollenfertilität z. B. ist sowohl gegenüber *P. verna* 10, wie auch *P. verna* 4 deutlich herabgesetzt. Verglichen mit den Elternpflanzen sind die Blüten und die Früchte größer, letztere dem Volumen nach fast doppelt so groß. Daß diese Erscheinung nicht auf das für manche Bastarde wohlbekannte Luxurieren zurückgeführt werden kann, sondern ganz andere Ursachen hat, wird im Zusammenhang mit cytologischen Untersuchungen erörtert werden.

Aus all diesen morphologischen Beobachtungen geht hervor, daß es sich bei den abweichenden Pflanzen der Kombination *P. verna* 4 × *P. verna* 10 um Bastarde handelt. *P. verna* 4 hat also die Fähigkeit, neben metromorphen, apomiktisch entstandenen Nachkommen auch *Bastarde* zu bilden.

Von den 5 Bastarden stimmen 4 — sie sind mit den Nummern 38/5, 9, 38/5, 16, 38/5, 17 und 38/5, 24 bezeichnet — vollständig überein. Bastard 38/5,11 wich hingegen, obwohl er unter völlig gleichen Bedingungen aufgezogen worden war, darin von den andern ab, daß er erst in der dritten Vegetationsperiode blühte und etwas kleinere, mehr der Samenpflanze ähnelnde Blätter ausbildete. Es scheint also, daß eine

der beiden Elternpflanzen, wahrscheinlich die Pollenpflanze, heterozygot war.

In der Kreuzung *P. verna* 4 × *P. verna* 15 trat neben 19 vollständig metromorphen Nachkommen ebenfalls eine abweichende Pflanze auf. Sie hatte abstehend behaarte Blattstiele und nicht matt-, sondern glänzend-dunkelgrüne Blattfarbe, Eigenschaften, die an jene der Pollenpflanze *P. verna* 15 erinnern. Es ist also sehr wohl möglich, daß auch diese Tochterpflanze ein Bastard war. Da sie aber, bevor sie cytologisch untersucht werden konnte, einging und sich die beiden Elternpflanzen nur wenig voneinander unterschieden, kann nicht mit genügender Sicherheit entschieden werden, ob es sich auch in diesem Falle wirklich um einen Bastard handelt. Aus diesem Grunde wird die Pflanze nur unter der Rubrik « abweichende Pflanzen » aufgeführt.

Dagegen darf ein in der Kombination *P. verna* 4 × *P. verna* 18 auftretendes F_1-Individuum als Bastard bezeichnet werden. Auch bei dieser Pflanze sind die Merkmale der Pollenpflanze deutlich ausgeprägt. Vor allem fallen die langen, roten Ausläufer und die großen, mit tief eingeschnittenen Zähnchen versehenen Blätter auf. Bemerkenswert ist die im Vergleich zu der Kombination *P. verna* 4 × *P. verna* 10 geringe Zahl von Bastarden. Die Häufigkeit der Bastarde betrug in der Kombination *P. verna* 4 × *P. verna* 10 rund 15 %, in der Kombination *P. verna* 4 × *P. verna* 18 dagegen nur 2 %.

Zu ähnlichen Ergebnissen führten auch die mit der Samenpflanze *P. canescens* unternommenen Kreuzbestäubungen. In den Kreuzungen *P. canescens* × *P. argentea* und *P. canescens* × *P. praecox* traten nur metromorphe Nachkommen auf, im ersten Falle 22, im letzteren 7. Von den 21 Tochterpflanzen der Kombination *P. canescens* × *P. verna* 3 blühten anfänglich nur 20; eine Pflanze setzte erst in der vierten Vegetationsperiode Blüten an. Die 20 frühblühenden F_1-Nachkommen waren alle metromorph und unterschieden sich in keiner Weise von der Samenpflanze. Die mit der Nummer 38/26,9 bezeichnete spätblühende Pflanze weicht dagegen sehr deutlich von den Schwesterpflanzen ab. Der oberirdische Erdstock ist reich verzweigt. Die verholzenden Seitensprosse sind ausläuferartig verlängert, zum Teil bis zu 10 cm, und schließen meist mit sterilen Blattrosetten ab. Die Sommerblätter nehmen bezüglich Form und Größe eine Mittelstellung zwischen den Blättern von *P. verna* 3 und *P. canescens* ein. Die ebenfalls intermediäre Behaarung besteht zum großen Teil aus echten Kraushaaren, wie sie in gleicher Ausbildung bei allen Vertretern der Gruppe *Argenteae* bekannt sind. Dazwischen sind aber gerade oder wenig hin- und hergebogene Striegelhaare eingestreut. Die Stengel der Blütenstände sind wie bei *P. praecox* schlaff, am Grunde niederliegend und nur an der Spitze aufsteigend. Die Blüten gleichen mehr jenen von *P. verna* 3, entwickeln aber mehr Fruchtknoten.

Die morphologische Untersuchung ergibt also einwandfrei, daß 38/26,9 ein Artbastard ist, hervorgegangen aus der Kreuzung zwischen *P. canescens* und *P. verna* 3. Auch *P. canescens* hat also, genau wie *P. verna* 4, die Fähigkeit, neben metromorphen Nachkommen Bastarde zu erzeugen. Von besonderer Bedeutung ist dabei die große Übereinstimmung des Bastardes mit den Vertretern der Sammelart *P. collina*. Der Bau des Erdstocks, der dünne, mit Striegelhaaren vermischte Filz der Blattunterseite und die Anordnung der Blüten sind Merkmale, die in allen Diagnosen der *Collinae* immer wieder hervorgehoben werden. Wenn wir auch noch weit davon entfernt sind, behaupten zu können, daß irgendeine der vielen Kleinarten von *P. collina* rekonstruiert worden ist, so hat doch die Ansicht, die *Collinae* seien aus Kreuzungen zwischen den *Argenteae* und Arten der Gruppe *Aureae* hervorgegangen, durch unsere Untersuchungen eine weitere Stützung erfahren.

Die zahlenmäßig größte Nachkommenschaft, insgesamt 119 Pflanzen, ist aus den Kreuzungsversuchen mit *P. praecox* als Samenpflanze hervorgegangen. Sämtliche Pflanzen aller Kombinationen waren, mit einer einzigen Ausnahme, metromorph. Die abweichende Pflanze 37/14,13 ist aus der 25 F_1-Individuen zählenden Kombination *P. praecox* × *P. argentea* hervorgegangen und unterscheidet sich nur in wenigen Merkmalen von der Samenpflanze. Die Blattränder sind leicht nach unten umgebogen, und das mittlere Teilblättchen ist oft zweispaltig. Beide Eigenschaften sind für *P. argentea* charakteristisch, treten aber meist in viel stärkerem Maße auf. Die Frage, ob es sich in diesem Falle um einen Artbastard handelt, wage ich auf Grund dieser geringen Abweichungen und wegen des Fehlens cytologischer Untersuchungen nicht zu beantworten. Die Pflanze wurde deshalb in der Tabelle 2 nur als abweichende Pflanze bezeichnet.

Zusammenfassend kann über die Ergebnisse der Kreuzungsversuche gesagt werden: Die vier Rassen *P. verna* 3, 10, 15 und 18 entwickeln ohne Ausnahme metromorphe Nachkommen. Das Zahlenmaterial ist aber sehr gering, besonders für *P. verna* 3 und 15. Es ist deshalb nicht ausgeschlossen, daß bei umfangreicheren Nachkommenschaften dieses Resultat eine Änderung erfahren könnte. Die Versuchspflanze *P. verna* 4 besitzt die Fähigkeit, sowohl metromorphe Nachkommen wie auch Bastarde hervorzubringen. Das Auftreten von Bastarden kann zusammen mit den Kastrationsergebnissen als ein weiterer Beweis dafür betrachtet werden, daß die metromorphen F_1-Individuen durch induzierte Apomixis entstanden sind und nicht etwa Kreuzungsprodukte darstellen, in welchen sämtliche Eigenschaften der Samenpflanze dominant sind. *P. canescens* hat ebenfalls die Fähigkeit, neben vielen metromorphen Nachkommen Bastarde zu erzeugen. Interessant ist dabei die Tatsache, daß im Gegensatz zu den Beobachtungen, die von B. Lidforss (1914) an verschiedenen Rubusarten gemacht wurden, gerade

aus derjenigen Kombination Bastarde entstanden sind, deren Elternpflanzen systematisch am weitesten voneinander entfernt sind. *P. praecox* und *P. argentea* haben, wenn wir von einem zweifelhaften F_1-Individuum der Kombination *P. praecox* × *P. argentea* absehen, nur metromorphe Pflanzen geliefert.

C. Cytologisch-embryologische Untersuchungen.

1. Die Chromosomenzahlen der Eltern- und F_1-Generation.

Die Bestimmung der Chromosomenzahl geschah an Mitosen von Wurzelspitzen, die nach der Methode Nawashin fixiert und mit Gentianaviolett gefärbt worden waren. Die Präparation ist in den meisten Fällen nicht so gut ausgefallen, daß eine vergleichende Untersuchung der Chromosomenmorphologie möglich gewesen wäre. In einigen Präparaten sind wohl einige Trabantenchromosomen gesehen worden. Ihre Zahl ließ sich aber meist nicht mit genügender Sicherheit feststellen. Hingegen war es in der Regel möglich, die Chromosomenzahl zu bestimmen. Wo genügend klare somatische Platten fehlten, sind Metaphasen von Meiosen der PMZ zur Zählung verwendet worden.

In der Tabelle 3 sind die Chromosomenzahlen der Elternpflanzen zusammengestellt, und zwar die diploiden unter der Rubrik 2 n, die haploiden unter der Rubrik n (vgl. auch Abb. 1).

Tabelle 3.
Die Chromosomenzahlen der Elternpflanzen.

	2 n	n		2 n	n
P. verna 3 . . .	42	21	*P. praecox* . . .	42	21
P. verna 4 . . .	42	21	*P. argentea* . . .	42	21
P. verna 10 . . .	42	—	*P. canescens* . . .	42	21
P. verna 18 . . .	42	—	*P. heptaphylla* . .	—	7

Von allen untersuchten Arten liegen bereits Angaben über die Chromosomenzahlen vor. In Übereinstimmung mit A. Müntzing (1931) habe ich für *P. verna* 42 Chromosomen festgestellt. *P. collina*, zu welcher Art auch *P. praecox* gehört, und *P. argentea* hatten nach Müntzing verschiedene Chromosomenzahlen, beide Arten waren aber meistens hexaploid, wie die in meinen Versuchen verwendeten Individuen. Auch *P. canescens* weist 2 n = 42 Chromosomen auf, wie schon N. Shimotomai (1935) angegeben hat. Für *P. heptaphylla*, deren haploide Chromosomenzahl n = 7 ist, liegen ebenfalls schon Untersuchungen vor. G. Tischler (1929) zählte bei den aus Mitteleuropa stammenden Arten 2 n = 14 Chromosomen. Die in Nordeuropa vorkommenden Rassen sind hingegen tetraploid.

Obschon die Chromosomen der 7 Samenpflanzen der Zahl nach übereinstimmen, zeigen sie doch in bezug auf Form und Größe geringe Abweichungen. Die Chromosomen der zum Formenkreis *P. verna* gehörenden Individuen sind meist lang und stäbchenförmig (Abb. 1 a—g), jene von *P. canescens* (Abb. 1, i—k) und *P. argentea* (Abb. 1, h) etwas kleiner und gedrungener. Besonders fallen aber die kurzen, dicken

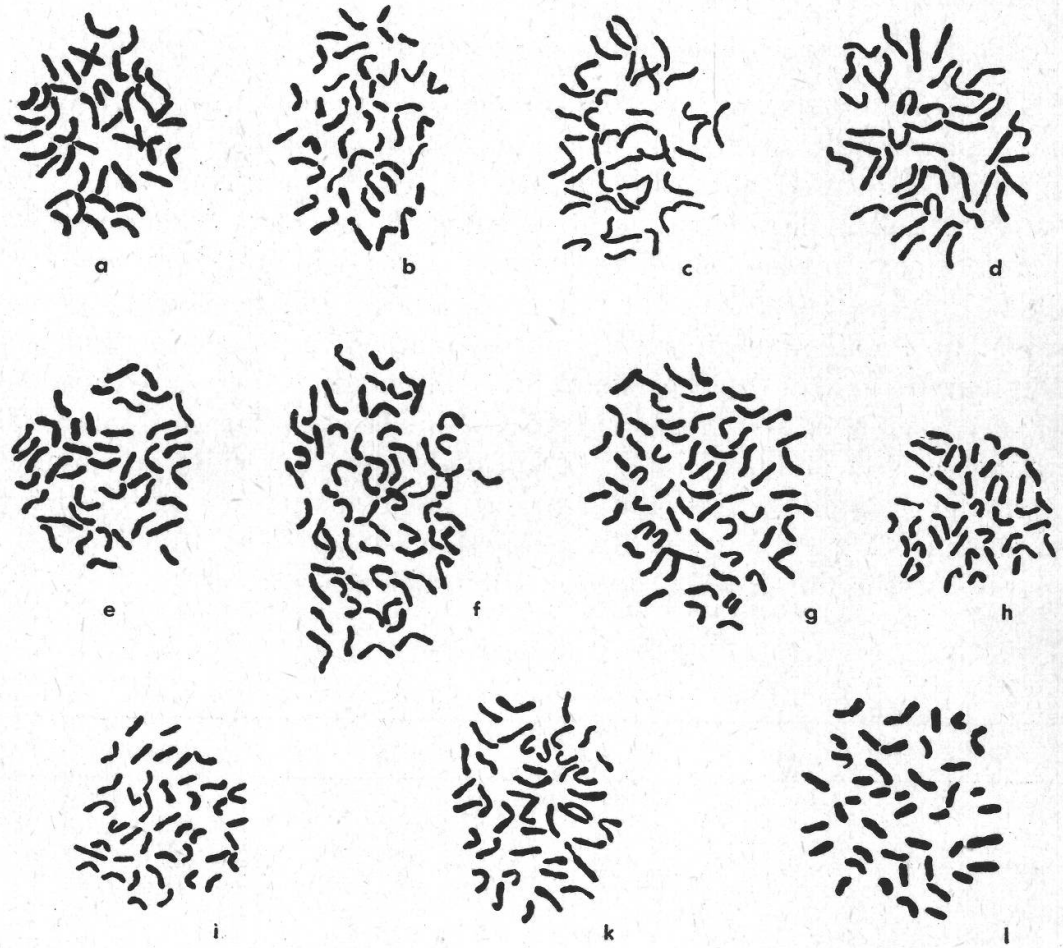

Abbildung 1.

Somatische Chromosomenzahlen. a *P. verna* 3 (2 n = 42). b *P. verna* 4 (2 n = 42). c *P. verna* 10 (2 n = 42). d 37/9,8, *P. verna* 3 × *P. verna* 10, metrom. F_1-Pflanze (2 n = 42). e 40/44,1 *P. verna* 3 × *P. praecox*. metrom. F_1-Pflanze (2 n = 42). f 38/5,16 *P. verna* 4 × *P. verna* 10, Bastard (2 n = 63). g 38/5,9 *P. verna* 4 × *P. verna* 10, Bastard (2 n = 63). h *P. argentea* (2 n = 42). i *P. canescens* (2 n = 42). k 38/25,22 *P. canescens* × *P. argentea*, metrom. F_1-Pflanze (2 n = 42). l 38/27,20 *P. praecox* × *P. verna* 4, metrom. F_1-Pflanze (2 n = 42). (Vergr.: 1 : 2000.)

Chromosomen von *P. praecox* (Abb. 1, l) auf, Formen, die Wahrscheinlich davon herrühren, daß sie im Metaphasestadium bedeutend stärker kondensiert sind als die der übrigen Arten. Jedenfalls sind die Prophasechromosomen ebenso lang wie bei *P. verna*.

Die Chromosomenzahlen der F_1-Generation.

Um zu entscheiden, ob die Bildung metromorpher Nachkommen auf Apomixis oder auf andern Ursachen (vollständige Dominanz, plasma-

Tabelle 4.
Die Chromosomenzahlen der F_1-Generation.

Samenpflanze	Pollenpflanze	Nummer der Versuchspflanze	2 n	n	Phänotypus
P. verna 3 . .	*P. praecox* . .	40/44,1	42	—	metromorphe Pfl.
P. verna 4 . .	*P. verna* 10 . .	37/5a,6	42	—	metromorphe Pfl.
P. verna 4 . .	*P. verna* 10 . .	37/5a,7	42	—	metromorphe Pfl.
P. verna 4 . .	*P. verna* 10 . .	38/5,22	—	21	metromorphe Pfl.
P. verna 4 . .	*P. verna* 10 . .	38/5,9	63	—	Bastard
P. verna 4 . .	*P. verna* 10 . .	38/5,11	±63	—	Bastard
P. verna 4 . .	*P. verna* 10 . .	38/5,16	63	—	Bastard
P. verna 4 . .	*P. verna* 10 . .	38/5,21	±63	—	Bastard
P. verna 4 . .	*P. verna* 10 . .	38/5,24	±63	—	Bastard
P. verna 10 . .	*P. heptaphylla* .	37/20a,1	42	—	metromorphe Pfl.
P. verna 18 . .	*P. verna* 10 . .	37/9a,8	42	—	metromorphe Pfl.
P. praecox . .	*P. verna* 4 . .	38/27,20	42	—	metromorphe Pfl.
P. praecox . .	*P. verna* 15 . .	38/29,5	42	—	metromorphe Pfl.
P. canescens .	*P. verna* 3 . .	38/26,1	—	21	metromorphe Pfl.
P. canescens .	*P. verna* 3 . .	38/26,13	—	21	metromorphe Pfl.
P. canescens .	*P. argentea* . .	38/25,22	42	—	metromorphe Pfl.

tische Vererbung usw.) beruhe, muß zunächst die Chromosomenzahl der Nachkommen verschiedenchromosomiger Eltern bestimmt werden; denn Apomixis liegt nur dann vor, wenn die Chromosomenzahl der Tochterpflanzen mit jener der Mutterpflanze übereinstimmt. Leider war unser Material für solche Untersuchungen nicht geeignet, weil nur eine Pflanze, *P. heptaphylla,* in der Chromosomenzahl von den übrigen verschieden war und nur wenige Kreuzungen mit *P. heptaphylla* Erfolg hatten. Chromosomenzählungen sind deshalb nur an wenigen Pflanzen vorgenommen worden. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in der Tabelle 4 zusammengestellt. Sämtliche metromorphen F_1-Nachkommen, auch jene aus der Kreuzung *P. verna* 10 × *P. heptaphylla,* hatten, wie erwartet, die Chromosomenzahl $2n = 42$. Es steht also zumindest für *P. verna* 10 fest, daß induzierte Apomixis vorliegt. Auffallende Resultate ergab die Untersuchung der Bastarde von *P. verna* 4 × *P. verna* 10. Statt der zu erwartenden Chromosomenzahl $2n = 42$ (beide Eltern sind hexaploid) zählte ich in allen Platten ± 63 Chromosomen (Abb. 1, f, g). Infolge der hohen Chromosomenzahl und der Kleinheit der Elemente war es nicht immer möglich, genauer auszuzählen. Immerhin schwankten weitaus die meisten Zählungen zwischen

62 und 64. Für zwei Pflanzen ist die Zahl 63 genau bestimmt worden. Sämtliche Bastarde zwischen *P. verna* 4 und *P. verna* 10 sind also, wenn 7 als Grundzahl angenommen wird, *enneaploid.* Dieses merkwürdige Resultat muß offenbar damit erklärt werden, daß eine der beiden Gameten, die an der Bildung der Hybride beteiligt waren, nicht reduziert wurde. Da *P. verna* 4, wie aus den embryologischen Untersuchungen hervorging, nur Eizellen mit der diploiden Chromosomenzahl produziert, darf angenommen werden, daß die Bastarde aus der Befruchtung einer diploiden Eizelle durch den haploiden Spermakern eines Pollenkornes entstanden ist.

Ähnliche Fortpflanzungsverhältnisse haben schon K. L. Noack (1939) für *Hypericum perforatum,* E. Åkerberg (1942) für *Poa pratensis* und A. und G. Müntzing (1941, 1942) für *Potentilla argentea* beschrieben. Gegenüber *P. verna* 4 bestehen aber einige Unterschiede. Sowohl *Hypericum perforatum* wie auch *Poa pratensis* und *Potentilla argentea* bringen zweierlei Eizellen, haploide und diploide, hervor. Beide Eizellen sind befruchtungsfähig, und es entstehen infolgedessen bei Kreuzbestäubung zweierlei Bastarde mit verschiedenen Chromosomenzahlen. *P. verna* 4 entwickelt hingegen nur diploide Eizellen. Bastarde können demnach nur durch Befruchtung diploider Eizellen erzeugt werden; ihre Chromosomenzahl muß deshalb stets höher sein als die der Mutterpflanze.

2. Die Entwicklung der Pollenkörner.

a) Die Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen

Die für die Untersuchung der Meiosen verwendeten Blütenknospen sind nach der üblichen Paraffinmethode präpariert worden. In allen Fällen diente Eisessig-Alkohol als Fixierungsmittel. Von den verwendeten Färbemitteln, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain und Gentianaviolett, hat das letztere bessere Resultate ergeben.

Von den fünf Rassen der Art *P. verna* sind zwei, *P. verna* 3 und *P. verna* 4, eingehender untersucht worden, von den übrigen liegen nur einzelne Teilungsstadien vor. Die große Chromosomenzahl und die Kleinheit der Chromosomen machte es nicht möglich, die Meiose der Potentillen so detailliert zu analysieren, wie dies für manche Monocotyledonen, wie z. B. *Allium,* geschehen ist. Ich habe deshalb darauf verzichtet die Prophasestadien, mit Ausnahme der späten Diakinese, mit in die Untersuchung einzubeziehen.

Die Diakinese von *P. verna* 3 zeigte nicht immer die auf Grund der somatischen Chromosomenzahl ($2n = 42$) zu erwartenden 21 Gemini. Sehr oft war ihre Zahl niedriger, seltener höher als 21 (Abb. 2 a). Es besteht kein Zweifel, daß im ersteren Falle Multivalente, im letzteren Univalente gebildet worden sind. In Abb. 2 b ist ein Quadrivalenter

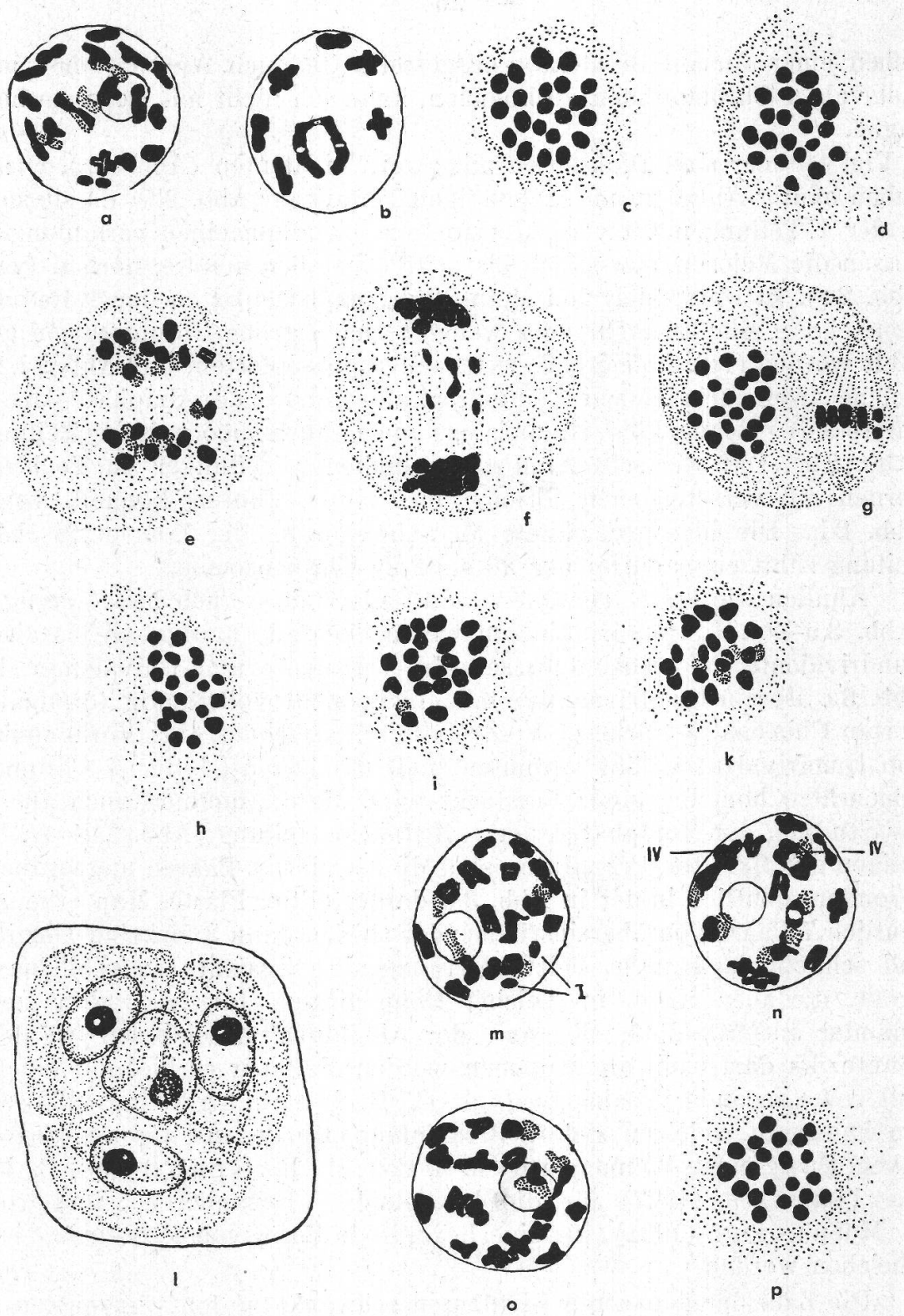

Abbildung 2.

Reduktionsteilung der PMZ. a—l RT in den PMZ von *P. verna* 3. a Diakinese mit 20 Bivalenten und 2 Univalenten. b Diakinese mit 7 Bival. und 1 Quadrival. (Die übrigen Gemini sind nicht eingezeichnet.) c, d 1. Metaphase (n = 21). e, f 1. Anaphasen, in f Teilung von Univalenten. g 2. Metaphase, die Platte links zählt n = 21 Chromosomen. h 2. Metaphaseplatte mit n = 20 Chromosomen. i, k 1. Anaphase. Beide Platten gehören zu derselben Teilungsspindel (n = 21). l Tetrade. m—p RT in den PMZ von *P. canescens*. m—o Diakinesen. m 20 Bival. und 2 Univalente (I). n 17 Bival. und 2 Quadrival. (IV). o 21 Bivalente. p 1. Metaphase (n = 21). (Vergr.: 1 : 2000.)

neben einer Anzahl Bivalenter dargestellt. Ob auch Assoziationen mit mehr als 4 Chromosomen vorkommen, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen.

Viel seltener sind Diakinesen mit zwei Univalenten (Abb. 2 a). Diese geben häufig Anlaß zu unregelmäßigen Teilungen (Abb. 2 f), da sie sich in der 1. Teilung meist verspätet spalten. Im allgemeinen verlaufen indessen die Meiosen, soweit ich bis jetzt feststellen konnte, normal (vgl. Abb. 2 e). In Dutzenden von Meta- und Anaphaseplatten der 1. Reduktionsteilung sind 21 mehr oder weniger gleich große Chromosomen gezählt worden (vgl. Abb. 2 c, d, welche Metaphaseplatten, und Abb. 2 i, k, welche zwei zur gleichen Teilungsspindel gehörende Anaphaseplatten darstellen). Regelmäßig ist meistens auch die homöotypische Teilung (Abb. 2 g). Daß die selteneren unregelmäßigen Teilungen zu Tochterkernen mit verschiedenen Chromosomenzahlen führen können, zeigt Abb. 2 h. Die hier gezeichnete Metaphaseplatte der homöotypischen Teilung zählt einwandfrei nur 20 statt 21 Chromosomen.

Ähnlich wie bei *P. verna* 3 verläuft die Meiose auch bei *P. verna* 4 (Abb. 3 a—o). In den Diakinesen treten ebenfalls häufig ein bis zwei Quadrivalente auf (Abb. 3 b), seltener Trivalente und Univalente. In Abb. 3 c ist ein Quadrivalenter mit einem nicht vollständig terminalisierten Chiasma in stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Das Vorkommen von Quadrivalenten läßt vermuten, daß mindestens 4 der 6 Chromosomensätze homolog sind. Verstärkt wird diese Annahme noch durch das Studium der Metaphasen der 1. Reduktionsteilung (Abb. 3 d—f). In einigen gut fixierten Präparaten sind die Gemini in Paaren angeordnet, besonders deutlich in der in Abb. 3 d dargestellten Platte. Man erkennt deutlich 7 Paare von übereinstimmender Größe, dann 3 einzelne Gemini und schließlich 4 nahe beieinanderliegende Bivalente verschiedener Größe, die aber nicht in gleicher Höhe liegen, folglich weiter voneinander entfernt sind, als aus der Abbildung geschlossen werden könnte. Es darf wohl angenommen werden, daß wir es hier mit einem Fall von « secondary pairing » (vgl. C. D. Darlington, 1933) zu tun haben, in welchem sich 7 Bivalentenpaare gegenseitig angezogen haben. Das gleiche Phänomen ist u. a. von M. B. Crane und C. D. Darlington (1927) für die hexaploide « Loganberry » und von A. Müntzing (1931) für eine hexaploide Form von *P. argentea* beschrieben worden.

Die Zahl der gepaarten Bivalenten schwankt in den verschiedenen Metaphaseplatten. Meistens treten Gruppen von je 2, seltener je 3 Gemini auf (Abb. 3 e). Es ist also möglich, daß 6 Chromosomen der 6 Sätze homolog oder partiell homolog sind.

Das Vorkommen von Uni- und Trivalenten bedingt Störungen im Ablauf der Meiosen. Vorauseilende und verspätete Chromosomen sind in den Anaphasen nicht selten. Auch Univalente, die in Teilung be-

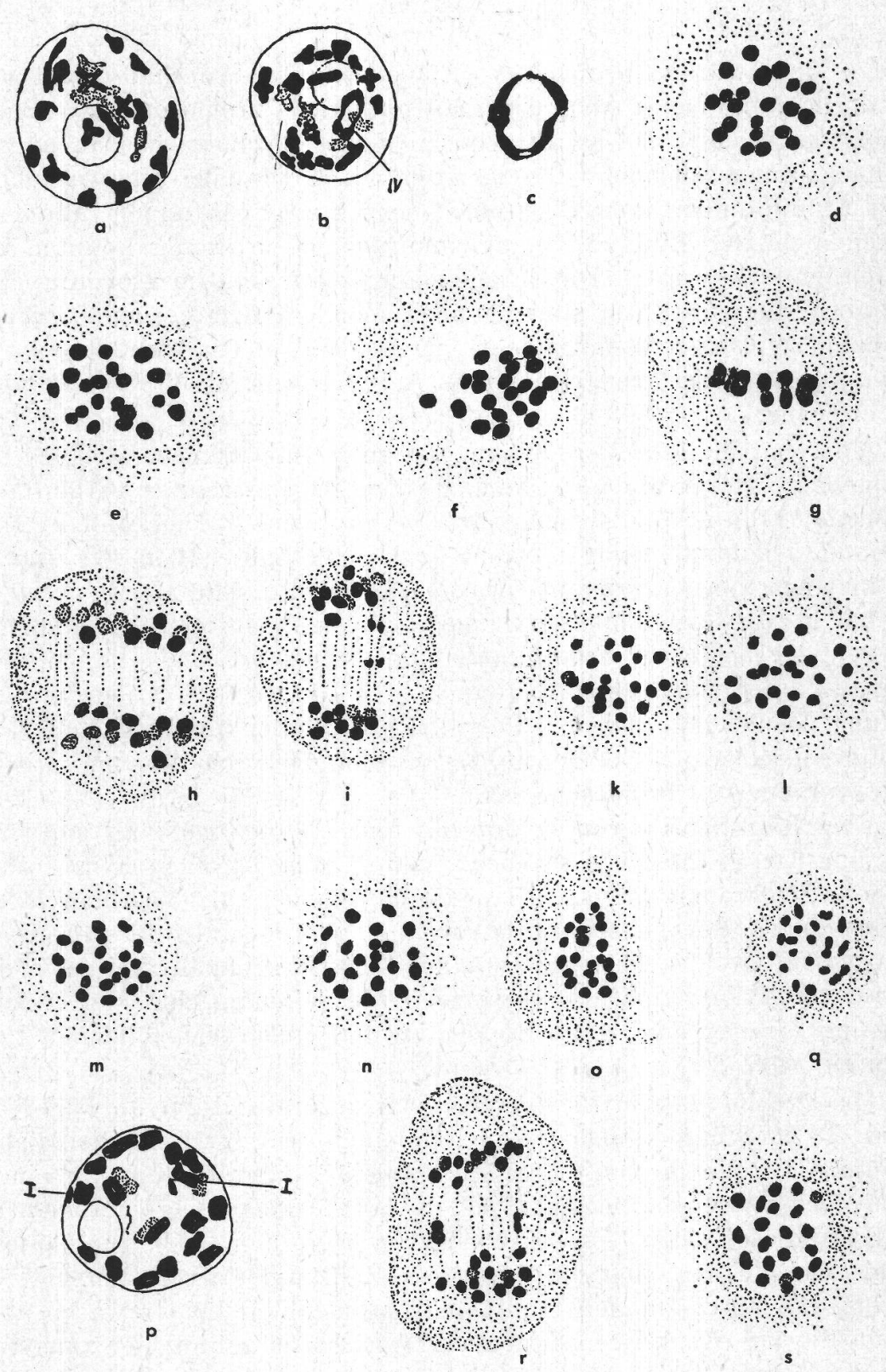

Abbildung 3.

Reduktionsteilung der PMZ. a—o RT in den PMZ von *P. verna* 4. a, b Diakinese. a 21 Bivalente. b 19 Bival. und 1 Quadrival. c Quadrivalenter. d 1. Metaphase, « secondary pairing » (n = 21). e, f 1. Metaphase (n = 21). g 1. Metaphase von der Seite. h, i 1. Anaphase, in i verspätete Teilung von Univalenten. (Es sind nicht alle Chromosomen eingezeichnet worden.) k, l 1. Anaphase. Die Platten gehören zu derselben Teilungsspindel. Die eine zählt 22, die andere 20 Chromosomen. m, n 1. Anaphase. Beide Platten mit n = 21 Chromosomen. o 2. Metaphase (n = 21). p *P. verna* 18. Diakinese mit 20 Bi- und 2 Univalenten. q 2. Metaphase von *P. praecox*. r, s *P. argentea*. r 1. Anaphase. Verspätete Teilung eines Bi- und eines Univalenten. s 1. Metaphase. (Vergr.: 1 : 2000.)

griffen sind, wurden beobachtet (Abb. 3 i). Es ist deshalb nicht verwunderlich, daß neben Anaphasen mit normaler Chromosomenverteilung (Abb. 3 m, n) auch solche mit verschiedenen Chromosomenzahlen vorkommen. Einen solchen Fall zeigt Abb. 3 k, l. Die eine Anaphaseplatte zählt 22, die andere nur 20 Chromosomen. Solche Störungen führen indessen nicht zur Bildung von Kleinkernen, ebensowenig konnten Polyaden entdeckt werden. Die Unregelmäßigkeiten sind im großen ganzen nur geringfügiger Natur und hemmen meistens den normalen Ablauf der homöotypischen Teilung nicht. Die Meiose von *P. verna* scheint also weniger gestört zu sein als die von A. Popoff (1935) für *P. hirta* beschriebene.

Von den Meiosen der beiden andern Stammpflanzen liegen nur wenige gute Präparate vor. Nach meinen Beobachtungen verläuft die Reduktionsteilung ähnlich wie bei *P. verna* 3 und 4. Die Zahl der Univalenten scheint allerdings sowohl in den Diakinesen von *P. verna* 10 wie in jenen von *P. verna* 18 (Abb. 3 p) höher zu sein. Bei *P. verna* 10 wurden bis zu 8 Univalenten gezählt. Es ist also möglich, daß die Meiosen der beiden Stammpflanzen stärker gestört sind als jene der oben behandelten Rassen. Aber auch hier kommt es trotzdem nie zur Bildung von Kleinkernen und Polyaden. Die Pollenkörner beider Pflanzen führen sicher die reduzierte, wenn auch vielleicht hin und wieder leicht veränderte Chromosomenzahl.

Über die Meiosen von *P. praecox* und *P. argentea* kann ich ebenfalls nur wenige Angaben machen. Von *P. praecox* liegt einzig eine normale 21-chromosomige 2. Anaphaseplatte vor (Abb. 3 q), von *P. argentea* eine 1. Metaphaseplatte (Abb. 3 s) mit ebenfalls 21 Chromosomen, wovon zwei leicht verspätet sind. Daß Unregelmäßigkeiten in der Meiose von *P. argentea* auftreten, zeigt die Seitenansicht einer 1. Anaphase mit einem verspäteten Bivalenten und einem sich teilenden Univalenten (Abb. 3 r).

Die Diakinesen von *P. canescens* waren zum Teil gut analysierbar. 7 von 18 Diakinesekernen enthielten einen oder zwei Quadrivalente (Abb. 2 n). Höherchromosomige Multivalente fand ich nur in einem Kern, doch war nicht festzustellen, ob sich 5 oder 6 Chromosomen an der Bildung desselben beteiligt hatten. In 7 Kernen (Abb. 2 m) kamen ein bis sechs Univalente vor. Die große Zahl von Univalenten ließ erwarten, daß die Teilungen unregelmäßig ausfallen. Leider waren aber gerade die zur Analyse geeigneten 1. Anaphasen selten und zum Teil schlecht fixiert. Es ist mir deshalb nicht möglich festzustellen, welches Ausmaß die Störungen annehmen. Entsprechend dem ziemlich häufigen Vorkommen von Diakinesen mit 21 Bivalenten (Abb. 2 o) dürfte die Verteilung der Chromosomen in den meisten Fällen regelmäßig sein. Tatsächlich zählen auch die meisten Metaphaseplatten 21 Chromosomen (Abb. 2 l).

Im allgemeinen verlaufen also die Meiosen bei den verschiedenen Versuchspflanzen, wie auch A. Müntzing (1931) für eine Anzahl *Potentilla*-Arten feststellen konnte, ziemlich regelmäßig. Quadrivalente kommen mit Ausnahme von *P. verna* 10 und 18, welche noch zu wenig untersucht sind, überall vor. Höherchromosomige Multivalente sind nirgends mit voller Sicherheit nachgewiesen worden. Das Vorkommen von Quadri-, Tri- und Univalenten ist offenbar die Ursache für Störungen im Verlauf der Meiosen, die sich im Vorauseilen und Verzug von ganzen Chromosomen und in verspäteter Teilung von Univalenten in den ersten Anaphasen äußert. « Secondary pairing » ist mit Sicherheit nur für *P. verna* 4 nachgewiesen worden.

Die Meiose der metromorphen Nachkommenschaft verläuft gleich wie bei den Elternpflanzen. Die Reduktionsteilung der Bastarde aus der Kreuzung *P. verna* 4 × *P. verna* 10 ist hingegen sehr unregelmäßig. Genauere Angaben darüber müssen aber auf eine spätere Arbeit verschoben werden.

b) Die Entwicklung des männlichen Gametophyten.

Wie bereits erwähnt, sind die Tetraden aller Stammpflanzen meist vollkommen normal gebaut (Abb. 2 l). Nur selten, bei *P. verna* 18 häufiger als bei den übrigen Stammpflanzen, ist eine der Zellen degeneriert oder enthält einen degenerierten Kern. Das gleiche gilt auch für die jungen einkernigen Pollenkörner. Die Degeneration beginnt erst später, im Verlaufe des Wachstums der Pollenkörner, zu einem Zeitpunkt, wo sich in den Samenanlagen das Archespor deutlich abzuzeichnen beginnt, stets aber bevor die Archesporzellen vollständig ausgewachsen sind. Sie macht sich dadurch bemerkbar, daß der Protoplast in Hämatoxylinpräparaten schwarz wird und den Zellraum nur noch zum Teil ausfüllt. Meist bleibt das degenerierte Pollenkorn bezüglich der Größe hinter den morphologisch normalen zurück.

Die Zahl degenerierter Pollenkörner wechselt bei den verschiedenen Versuchspflanzen, und ihre Höhe scheint eine für jede Rasse typische Eigenschaft zu sein, schwankt jedoch, wie jedes andere Merkmal, innerhalb gewisser Grenzen. Fortgesetzte Kontrolle der Pollenfertilität der verschiedenen Versuchspflanzen sowie ihrer Nachkommen ergab bezüglich der Variabilität dieses Merkmals recht auffällige Resultate. In Tabelle 5 sind die Ergebnisse von Zählungen, die an Pollen in Leitungswasser oder in 70 % Alkohol ausgeführt wurden und natürlich nur die Morphologie berücksichtigen, zusammengestellt. Die Zahl der untersuchten Pflanzen ist gering. Diese Ergebnisse können demnach nicht als vollständig gelten. Immerhin lassen sich schon jetzt einige interessante Schlüsse ziehen. Zunächst ist wahrzunehmen, daß die Pollenfertilität der fünf Versuchspflanzen, die zu *P. verna* gehören, unter

Tabelle 5.
Die Pollenfertilität der Eltern- und F_1-Generation.
1. Elternpflanzen. 2. F_1-Generation.

Nummer der Versuchspflanze	Versuchspflanze und Bestäubungsmodus	Datum	Zahl der Blüten	Zahl der Pollen	Morph. gute Pollenkörner in %	Phänotypus
	1.					
	P. verna 3	8.9.40	1	500	54	
		15.9.40	2	500	74	
	P. verna 4	10.5.37	3	400	19,2	
		11.5.38	1	500	15,4	
	P. verna 10	10.5.37	2	500	53,6	
	P. verna 15	11.5.38	2	500	58	
	P. verna 18	19.4.37	2	∞	0	
		1.4.37	2	200	2,5	
		10.5.37	1	200	6	
		3.10.37	2	500	40,5	
		11.5.38	2	1000	14,5	
		12.5.38	2	1000	11,3	
	2.					
37/4, 4	*P. verna* 4 × *P. verna* 15 .	7.5.40	2	500	15,2	metromorph
37/4a, 7		7.5.40	2	500	12,8	metromorph
38/4, 10		7.5.40	2	500	15	metromorph
38/4, 11		7.5.40	2	500	11,6	metromorph
38/4, 14		7.5.40	3	750	5,6	abweich. Pfl.
38/4, 16		7.5.40	2	500	14,2	metromorph
38/4, 20		7.5.40	2	500	12,2	metromorph
37/5, 3	*P. verna* 4 × *P. verna* 10 .	29.4.40	2	500	19,4	metromorph
38/5, 8		2.5.40	2	500	18,4	metromorph
38/5, 9		29.4.40	2	500	3,8	Bastard
38/5, 11		2.5.40	2	500	9,4	Bastard
38/5, 15		2.5.40	2	500	11,4	metromorph
38/5, 16		28.4.40	2	500	4,6	Bastard
38/5, 17		29.4.40	2	500	4,4	Bastard
38/5, 18		29.4.40	2	500	13,6	metromorph
38/5, 19		29.4.40	2	500	19,8	metromorph
38/5, 20		28.4.40	2	500	10,6	metromorph
38/5, 24		27.4.40	2	500	5,8	Bastard
38/5, 30		28.4.40	2	500	11,8	metromorph
38/5, 31		28.4.40	2	500	9,4	metromorph
38/5, 33		7.5.40	2	500	16,8	metromorph
37/7, 3	*P. verna* 4 × *P. praecox* .	6.5.40	2	500	10	metromorph
38/7, 4		6.5.40	2	500	11	metromorph
37/10, 1	*P. verna* 18 × *P. verna* 4 .	20.11.38	2	1000	34,2	metromorph
37/10, 1		26.4.39	2	500	9,2	metromorph
37/10, 2		26.4.39	2	500	9,7	metromorph
38/22, 1	*P. verna* 18 × *P. praecox* .	15.9.40	2	500	46	metromorph
38/22, 2		8.9.40	1	500	54,4	metromorph
38/22, 6		8.9.40	1	500	55,2	metromorph

gleichen Bedingungen schwankt. Am 11. Mai 1938 z. B. war sie 15,4 % für *P. verna* 4, 58 % für *P. verna* 15 und 14,5 % für *P. verna* 18. Diese Zahlen sind indessen nicht konstant. Sie schwanken von Jahr zu Jahr und sind auch innerhalb der einzelnen Blüten der gleichen Pflanze verschieden. Besonders auffallend verhält sich in dieser Beziehung *P. verna* 18. Nach der Versetzung in Gartenerde sank die Pollenfertilität von 8 % auf 0 % und stieg dann wieder auf 2,5 %, später sogar auf 6 % an. Die mitgeteilten Zahlen können allerdings nur ungefähre Anhaltspunkte liefern, da die Gesamtzahl der ausgezählten Pollenkörner sehr klein ist. Die Schwankungen blieben aber auch erhalten, nachdem sich die Pflanze längere Zeit in Kultur befand. Im Herbst 1937 war die Zahl morphologisch normaler Pollenkörner 40,5 %, im Frühling des darauffolgenden Jahres, in der Hauptblütezeit, dagegen sank sie wieder auf 14,5 % und 11,3 %. Genau gleich verhält sich auch die metromorphe Nachkommenschaft aus den verschiedenen Kombinationen. Die aus der Kreuzung *P. verna* 18 × *P. verna* 4 hervorgegangene Pflanze 37/10,1 hatte am 20. November 1938 eine Pollenfertilität von 34,2 %, im Frühling des darauffolgenden Jahres dagegen nur 9,2 %; ihre Schwesterpflanze 37/10,2 in Übereinstimmung damit 9,7 %. Im September 1940 untersuchte Blüten der Kreuzung *P. verna* 18 × *P. praecox* entwickelten 46 % bis 55,2 % guten Pollen. Ganz allgemein läßt sich somit von *P. verna* und ihren metromorphen Nachkommen sagen, daß die Pollenfertilität im Frühling bedeutend kleiner ist als im Herbst. Wahrscheinlich rührt diese Erscheinung von den veränderten klimatischen Verhältnissen her. Aus der Untersuchung von *P. verna* 18 geht also hervor, daß Außenbedingungen auf die Pollenfertilität einen Einfluß haben können.

Auch bei *P. verna* 4 treten Schwankungen in der Pollenfertilität auf. Sie sind aber bei weitem nicht so stark wie bei *P. verna* 18. Zwei Messungen aus den Jahren 1937 und 1938 ergaben 19,2 % bzw. 15,4 %. Die metromorphe Nachkommenschaft verhält sich ähnlich. Die Variationsbreite reicht zwar von 9,4 % bis 19,8 %, das Mittel aus Messungen an 15 metromorphen F_1-Pflanzen war aber 14,1 %, also nur wenig kleiner als der im Jahre 1938 für die Stammpflanze erhaltene Wert. Bei den Bastarden von *P. verna* 4 × *P. verna* 10 dagegen schwankt die Pollenfertilität zwischen 3,8 % und 9,4 %; das Mittel aus Messungen an 5 Pflanzen beträgt 5,6 %, ist also erheblich kleiner als bei den metromorphen Pflanzen. Wie vorläufige Untersuchungen über die Meiose der Bastarde ergeben haben, ist die Reduktionsteilung der PMZ bedeutend stärker gestört als bei *P. verna* 4. Möglicherweise liegt darin der Grund für das starke Absinken der Pollenfertilität.

Die geringe Pollenfertilität von *P. verna* 4 kann hingegen kaum auf gestörte Meiosen zurückgeführt werden. Diese verlaufen ja, wie bereits beschrieben wurde, ziemlich normal. Jedenfalls werden bedeutend mehr Meta- und Anaphasen mit normaler Verteilung der Chromosomen

gefunden als solche, die infolge Zurückbleibens von Chromosomen, Teilung von Univalenten usw., gestört waren. In dieser Hinsicht verhält sich *P. verna* 4 ähnlich wie *P. verna* 3, deren Pollenfertilität mit 54 % und 74 % bestimmt worden war. Daraus geht aber hervor, daß es wahrscheinlich andere Faktoren sind, die für die schlechte Ausbildung des Pollens von *P. verna* 4 den Ausschlag geben.

3. Die Embryosackentwicklung.

Wie schon in der Einleitung dargetan worden ist, sind über Herkunft und Entwicklung des Embryosackes apomiktischer Potentillen verschiedene Ansichten geäußert worden. Der Grund dafür dürfte nicht so sehr in der tatsächlichen Vielgestaltigkeit der bei den Potentillen vorkommenden embryologischen Entwicklungsvorgänge als vielmehr in den Schwierigkeiten liegen, die das Objekt der Untersuchung entgegensetzt. Nach meinen eigenen Erfahrungen kann man nämlich nur dann zu einigermaßen sicheren Resultaten gelangen, wenn die Entwicklungsgeschichte möglichst lückenlos verfolgt wird, ähnlich wie dies Sv. Murbeck (1901) in vorbildlicher Weise für verschiedene apomiktische Alchemillen getan hat.

Die im folgenden beschriebenen Resultate beruhen auf Untersuchungen einer sehr großen Zahl von Blüten mit zusammen einigen tausend Fruchtknoten. In der Regel lieferten die gleichen Pflanzen, an welchen auch die Kastrations- und Kreuzungsversuche ausgeführt wurden, das Material für die embryologischen Untersuchungen. Nur wo die Zahl der Blütenknospen und Blüten nicht ausreichte, benützte ich auch noch Blütenknospen von metromorphen F_1-Pflanzen. Die Präparation der mit Alkohol-Eisessig fixierten Blütenknospen erfolgte nach der bekannten Paraffinmethode. Färbemittel war in allen Fällen Hämatoxylin Heidenhain, das meist sehr gute Resultate lieferte.

a) Die Embryosackentwicklung von *P. verna*.

Von *P. verna* sind vier Rassen embryologisch untersucht worden: *P. verna* 3, 4, 10 und 18. Drei davon, *P. verna* 3, 4 und 10 stimmen bis auf unbedeutende Einzelheiten miteinander überein. *P. verna* 18 zeigt hingegen einige Abweichungen, die eine gesonderte Besprechung dieser Pflanze notwendig machen.

Die Samenanlagen von *P. verna* 3 entstehen wie bei allen andern Potentillen aus den Rändern der Fruchtblätter (marginale Plazentation), wachsen zunächst quer durch die Fruchtknotenhöhle und biegen dann nach oben um, so daß schließlich die Nuzellusspitze gegen die Narbe zu gerichtet ist (Abb. 4, a—c). Es wird gewöhnlich nur ein Integument ausgebildet (Abb. 4 c), das mit seinen Rändern in der Mikropylegegend verwächst.

Die Ausdifferenzierung der Archesporzellen beginnt schon sehr früh, in einem Entwicklungsstadium der Samenanlage, das ungefähr dem in Abb. 4 a gezeichneten Bilde entspricht. Die subepidermalen Zellen sind in diesem Stadium etwas größer als die meisten Epidermiszellen und enthalten in der Regel auch einen größeren Kern (Abb. 5 a). Während sich die Samenanlagen nach oben umbiegen, teilen sich die zentral gelegenen Archesporzellen mitotisch zweimal, so daß schließlich Reihen von drei bis vier Zellen entstehen (Abb. 5 b). Stets sind dabei die inneren (nach der Chalaza zu gelegenen) Zellen größer als die äußeren. Die letzteren können ihrer Abstammung und Lage nach als Schichtzellen bezeichnet werden, verhalten sich aber im Verlaufe der späteren

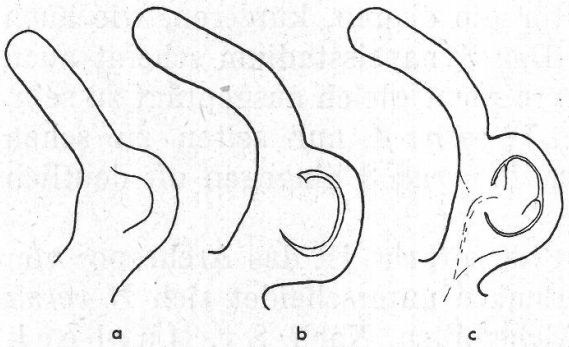

Abbildung 4.
P. verna 3, Entwicklung der Samenanlagen.
(Vergr. 1 : 120.)

Entwicklung ähnlich wie die unteren, eigentlichen EMZ (Abb. 5 c). Die äußeren Zellen des Archespors teilen sich meist nur ein- oder zweimal oder bleiben ungeteilt. Sie wachsen in der Regel sehr stark in die Länge und unterscheiden sich auch in bezug auf den Kernbau von den zentralen Zellen.

Noch bevor das Archespor vollständig entwickelt ist, beginnen sich auch die darüberliegenden Epidermiszellen zu teilen (Abb. 5 b). Die zahlreichen Teilungen verlaufen alle tangential und führen zur Bildung einer mächtigen Epidermiskalotte, wie sie nach K. Schnarf (1931) für alle Rosoideen typisch sind, aber auch in andern Pflanzenfamilien, z. B. den *Phytolaccaceae* (vgl. J. Mauritzon, 1934) gefunden wurden. Inzwischen strecken sich die Zellen des Archespors, das bei *P. verna* 4 meist drei- bis vierzellig (Abb. 6 b), bei *P. verna* 3 fünf- bis sechszellig ist (Abb. 5 c); das Plasma wird stark vakuolisiert, und der Zellkern nimmt bedeutend an Größe zu. Darauf bahnen sich in manchen Kernen der EMZ Veränderungen in der Verteilung des Chromatins an, die wohl am besten als Versuch zur Einleitung einer Reduktionsteilung gedeutet werden können. Das Chromatin ballt sich an einer Stelle des Kernraumes zu einem wirren, aus Körnern und Fäden bestehenden Knäuel zusammen, wodurch Bilder entstehen, die den Synapsisstadien der PMZ ähneln (Abb. 5 c). Es zeigen sich aber gegenüber den in den PMZ beobachteten Synapsisstadien einige Unterschiede. Häufig besteht

die Chromatinanhäufung nicht oder nur teilweise aus Fäden, sondern oft nur aus einzelnen Körnern oder aus einer verschwommenen, schlecht färbbaren Masse. Ähnliche Beobachtungen über die Synapsisstadien apomiktischer Pflanzen sind schon wiederholt gemacht worden. So schreibt z. B. J. Holmgren (1919, S. 66) über die Synapsis der PMZ von *Eupatorium glandulosum* : « Diejenige Synapsis, die bei *Eupatorium glandulosum* erscheint, ist nicht von demselben ausgeprägten Typus wie bei den sexuellen Arten der Gattung », und weiter : « Während das Chromatin bei den sexuellen Arten ein dickes Knäuel im Kern bildet, ist es bei *Eupatorium glandulosum* in einer mehr lockeren, körnigen Form vorhanden, der Synapsischarakter ist jedoch offenbar ».

Häufig befinden sich nur wenige Archesporzellen im Synapsisstadium, und zwar gilt das sowohl für die oberen, kürzeren, wie auch für die unteren, eigentlichen EMZ. Das Synapsisstadium scheint auch bei den verschiedenen Versuchspflanzen nicht gleich ausgeprägt zu sein. Es ist in den Archesporzellen von *P. verna* 4 nur selten zu sehen (Abb. 6 b), in den Samenanlagen von *P. verna* 3 hingegen oft deutlich ausgebildet.

Wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, ist das Archespor von *P. verna* stets vielzellig. In diesem Punkte unterscheidet sich *P. verna* wesentlich von den apomiktischen Alchemillen. Nach Sv. Murbeck (1901) und G. Böös (1917, 1924) vergrößert sich bei jenen eine zentrale Archesporzelle, nachdem sie einige Schichtzellen abgegeben hat, ohne weitere Teilungen durchzumachen. Sie ist arm an Inhalt, ihr Kern in Synapsis und geht früher oder später zugrunde. Die danebenliegenden Zellen teilen sich dagegen zweimal, so daß Reihen von drei bis vier Zellen auftreten, aus denen dann die diploiden Embryosäcke hervorgehen. Bei *P. verna* und, wie wir sehen werden, auch bei den übrigen Arten, sind zwar die zentralen Archesporzellen in der Regel ebenfalls etwas größer als die seitlichen, nirgends aber besteht ein so großer Unterschied zwischen axilen EMZ und den seitlichen Zellen, wie bei den apomiktischen Alchemillen. Die Ansicht von G. Gentscheff und Å. Gustafsson (1940), die apomiktischen Potentillen verhielten sich hinsichtlich der Embryosackentwicklung wie die apomiktischen Alchemillen, kann also nicht aufrechterhalten werden. Das geht auch aus dem weiteren Verhalten der EMZ hervor. Nach einem lange dauernden Synapsisstadium bahnen sich Veränderungen an, die deutlich zeigen, daß die EMZ, statt zu degenerieren, eine neue Entwicklungsrichtung einschlagen. Am oberen Zellrande, später sich immer weiter nach unten fortpflanzend, beginnt das Zytoplasma feinkörniger zu werden und immer mehr Farbstoffe zu speichern. Die feinen Vakuolen verschwinden nach und nach und machen einer einzigen großen Vakuole Platz, die im Verlaufe des nun erneut einsetzenden Wachstums sich außerordentlich stark vergrößert (Abb. 5 d—e, Abb. 6 a). In älteren

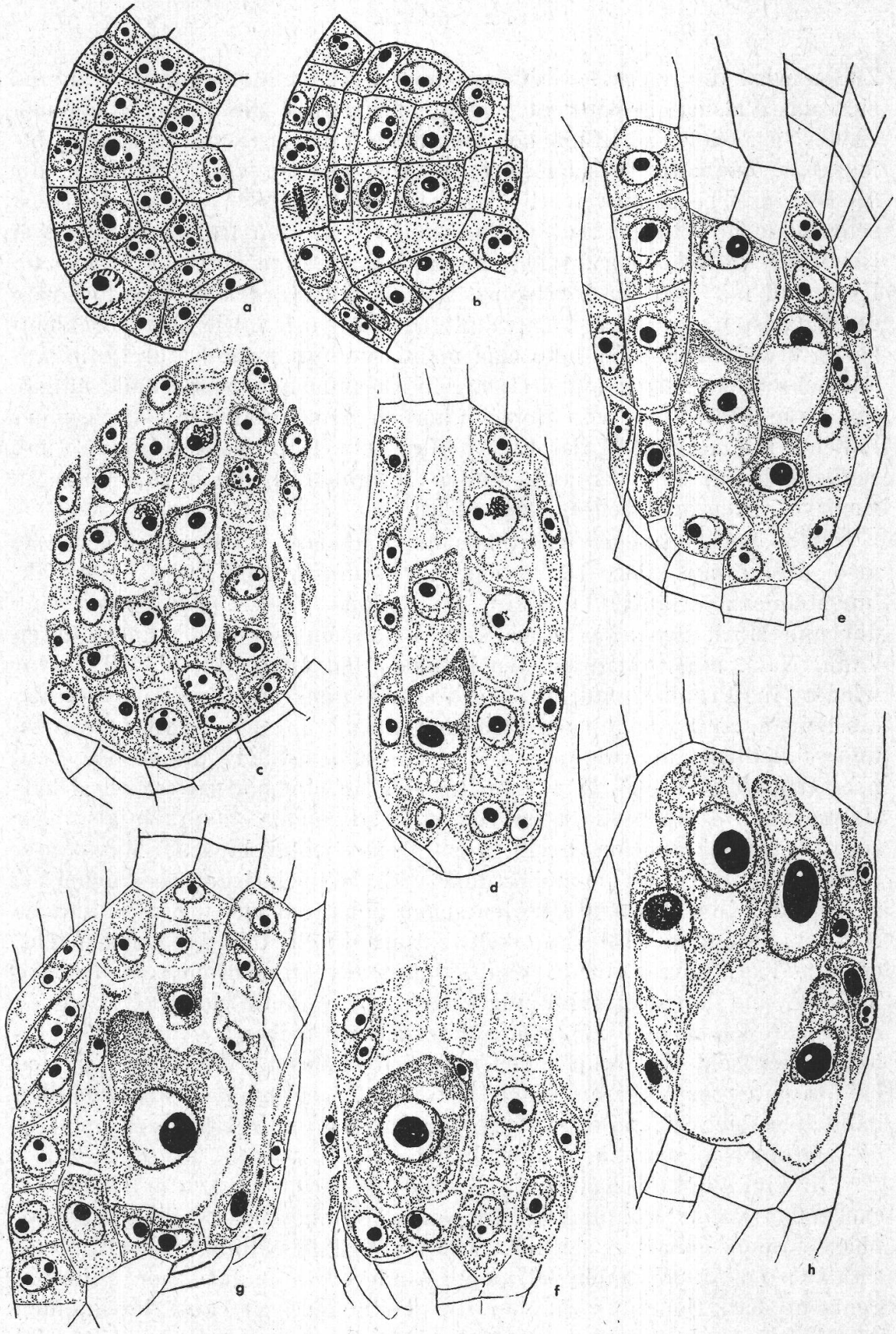

Abbildung 5.

Entwicklung des Embryosackes von *P. verna* 3. a, b Entwicklung des Archespors. c Vielzelliges Archespor, die Kerne z. T. im Synapsisstadium. Die mittlere Zelle der 4. Reihe von links in Umwandlung zur Embryosackzelle begriffen. d, e Umwandlung der Archesporzellen zu Embryosackzellen. g—h Auswachsen der Embryosackzellen. (Vergr.: 1 : 1200.)

Zellen wird die Vakuole stets ans untere Zellende verlagert, während sich das Plasma in der auswachsenden Spitze der Zelle ansammelt (Abb. 5 g). Gleichzeitig machen sich auch am Kern Veränderungen bemerkbar. Zunächst verschwindet die Ansammlung von Chromatin, die als Synapsis bezeichnet wurde, und der Kern (dessen Chromatin meist sehr schlecht färbbar ist) geht wieder in den Ruhezustand über (Abb. 5 g—h, Abb. 6 a). Während dieser Vorgänge vergrößert sich der Kern und mit ihm der Nucleolus. Gewöhnlich werden nicht alle Zellen des Archespors von diesen Umwandlungen betroffen. Die oberen Schichtzellen erweitern sich in der Regel nicht, sondern werden durch die heranwachsenden, umgewandelten Zellen zusammengedrückt und schließlich aufgelöst. Auch von der anfänglich großen Zahl auswachsender Zellen wird im Verlauf der Entwicklung ein Teil ausgeschaltet, so daß schließlich nur eine bis sechs Zellen übrigbleiben, die in der Folge zu Embryosäcken auswachsen (Abb. 5 h).

Wie bei *Antennaria* entstehen die Embryosackzellen von P. *verna* also direkt aus den EMZ. Die ursprünglich generative Entwicklungstendenz erfährt dabei in dem Sinne eine Umstimmung, daß der nun stark ausgewachsene Kern keine Meiose mehr durchführen kann. Nach einer längeren Wachstums- und Ruheperiode tritt zwar wieder eine Prophase auf, diesmal aber mit ganz anderem Aussehen. Es erscheinen lange, ungepaarte Chromosomen, die sich leicht verkürzen und schließlich die Form der in Mitosen auftretenden Chromosomen annehmen (Abb. 6 e—g). Ihre Zahl ließ sich an einem von *P. verna* 4 herstammenden Prophasekern zu ca. 40 bestimmen, entsprach also der somatischen Chromosomenzahl. Die Chromosomenzahlen der Metaphaseplatten konnten nicht genau bestimmt werden, überstiegen aber sicher bei weitem 21. Die Metaphasestadien sehen genau so aus wie gewöhnliche Mitosen. Besonders wird diese Beobachtung durch Abb. 6 g klargemacht, die eine Kernteilung von *P. verna* 10 darstellt. Die Chromosomen dieser Teilung sind langgestreckt, ungepaart, die Spindel viel breiter als in den entsprechenden Stadien der Meiosen. Abweichend ist nur das Verhalten der beiden Chromosomen, die sich außerhalb der Platte an den beiden entgegengesetzten Polen der Spindel befinden. Wahrscheinlich handelt es sich hier aber nur um Chromosomen, die sich noch nicht in die Metaphaseplatte eingeordnet haben.

In drei Punkten weichen indessen die Kernteilungen der Embryosackzellen von gewöhnlichen Mitosen ab. Einmal lassen sich die Prophasechromosomen nur schwer färben, eine Feststellung, die Å. Gustafsson (1935) auch bei vielen anderen apomiktischen Pflanzen gemacht hat. Sodann verlaufen die Teilungen, wie aus der kleinen Anzahl beobachteter Teilungsstadien geschlossen werden muß, viel schneller als bei den Mitosen. Außerdem verhalten sich auch die Nucleolen abweichend. In den Metaphasen oder auch schon vorher zer-

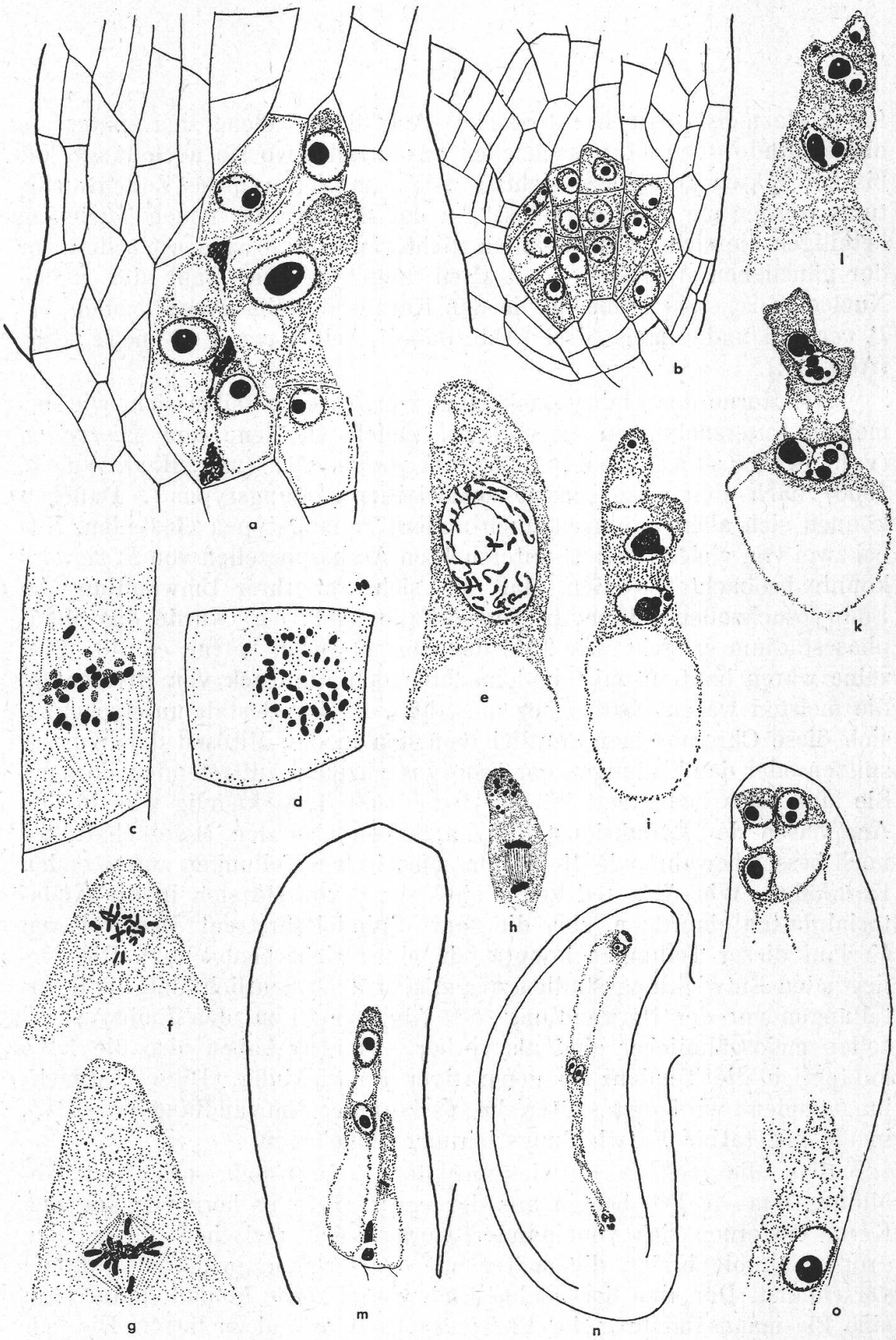

Abbildung 6.

Entwicklung des Embryosackes von *P. verna*. c, d, f, l, o *P. verna* 3. a, b, e, i, m *P. verna* 4. g, k, n *P. verna* 10. h *P. verna* 15. a, b Entwicklung des Archespors. c, d Meioseähnliche Teilungen der Archesporzellen, in c nur ein Teil der Chromosomen eingezeichnet. e—h 1. Teilung der Embryosackzellen. e Frühe Prophase. f Späte Prophase. g Metaphase. h Späte Anaphase. Die Überreste des Nucleolus befinden sich im Plasma der Zellspitze. i—l Zweikernige Embryosäcke, z. T. Telophase. Überreste des alten Nucleolus in i, l noch sichtbar. m Samenanlage mit einem zweikernigen und einem einkernigen Embryosack. n Samenanlage einer 4 Tage vor der Fixierung kastrierten Blüte. Fertiger Embryosack mit degenerierten Synergiden. o Fertiger Embryosack (nur ein Polkern eingezeichnet). (Vergr.: a, e—i, l 1 : 1200, c, d 1 : 2000, b, o 1 : 700, k 1 : 930, m 1 : 465, n 1 : 120.)

fallen sie meist in mehrere Stücke (Abb. 6 h), welche sich später am oberen Ende der Embryosackzellen ansammeln, wo sie noch lange, oft bis zur späten Telophase, sichtbar sind. Im Verlaufe des Zellenwachstums werden sie dann aufgelöst. An der Bildung der neuen Nucleolen beteiligen sie sich wahrscheinlich nicht, denn diese sind oft schon vor der gänzlichen Auflösung der alten angelegt. Die Zahl der neuen Nucleolen ist stets größer als in den Kernen der Embryosackzellen, bei *P. verna* 3 und 4 meist drei (Abb. 6 i—l), bei *P. verna* 10 meist sechs (Abb. 6 k).

Die Kerne der Embryosackzellen von *P. verna* teilen sich, wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, gleich wie jene von *Hieracium* (vgl. Å. Gustafsson, 1935) und *Antennaria* (vgl. H. O. Juel, 1900) nach dem « sogenannt somatischen Teilungstypus ». Daneben können sich aber vereinzelt auch andere Teilungstypen einstellen. Nur bei zwei von vielen hundert untersuchten Archesporzellen von *P. verna* 3 konnte beobachtet werden, daß sie sich vor ihrer Umwandlung in Embryosackzellen teilten. In einem Falle (Abb. 6 c) wurde das Metaphasestadium erreicht. Die Zahl der Chromosomen betrug ca. 40. Einzelne waren hantelförmig und machten den Eindruck von Bivalenten, die meisten waren aber sicher univalent. In der Gestalt unterscheiden sich diese Chromosomen deutlich von den in den Mitosen der Wurzelspitzen oder den Teilungen der Embryosackzellen auftretenden Formen. Sie sind stets bedeutend kürzer, manchmal fast kugelig wie in den Anaphasen der Reduktionsteilungen, haben also den Meiosecharakter noch besser bewahrt wie die in den somatischen Teilungen auftretenden Kernfäden. Wie Abb. 6 d zeigt, sind sie, bevor sie sich in die Äquatorialplatten einordnen, über die ganze Spindel zerstreut. Den weiteren Verlauf dieser Teilungen konnte ich leider nicht beobachten. Die vorliegenden Entwicklungsstadien zeigen aber doch deutlich, daß die Kernteilungen vor der Umwandlung der Archespor- zu den Embryosackzellen meioseähnlicher sind als vorher. Offenbar haben also die EMZ anfänglich die Tendenz zu generativer Entwicklung. Diese Entwicklungstendenz wird erst später, im Verlauf der Umwandlung der EMZ, in die vegetative Entwicklungsrichtung umgebogen.

Über die weitere Entwicklung der Embryosäcke orientiert Abbildung 6 m—o. Die beiden aus der ersten Teilung hervorgegangenen Kerne entfernen sich voneinander, worauf sich zwischen ihnen eine große Vakuole bildet, die später mit der basalen, primären Vakuole verschmilzt. Der eine der beiden Embryosackkerne kommt dadurch in eine Plasmaansammlung der Embryosackseitenwand zu liegen. Die beiden folgenden Teilungsschritte führen zum achtkernigen Embryosack, in welchem sich schließlich an den beiden Polen der Eiapparat und die Antipoden herausdifferenzieren (Abb. 6 n, o). In den meisten Fällen ist der Embryosack normal ausgebildet. Die drei Antipoden sind allerdings

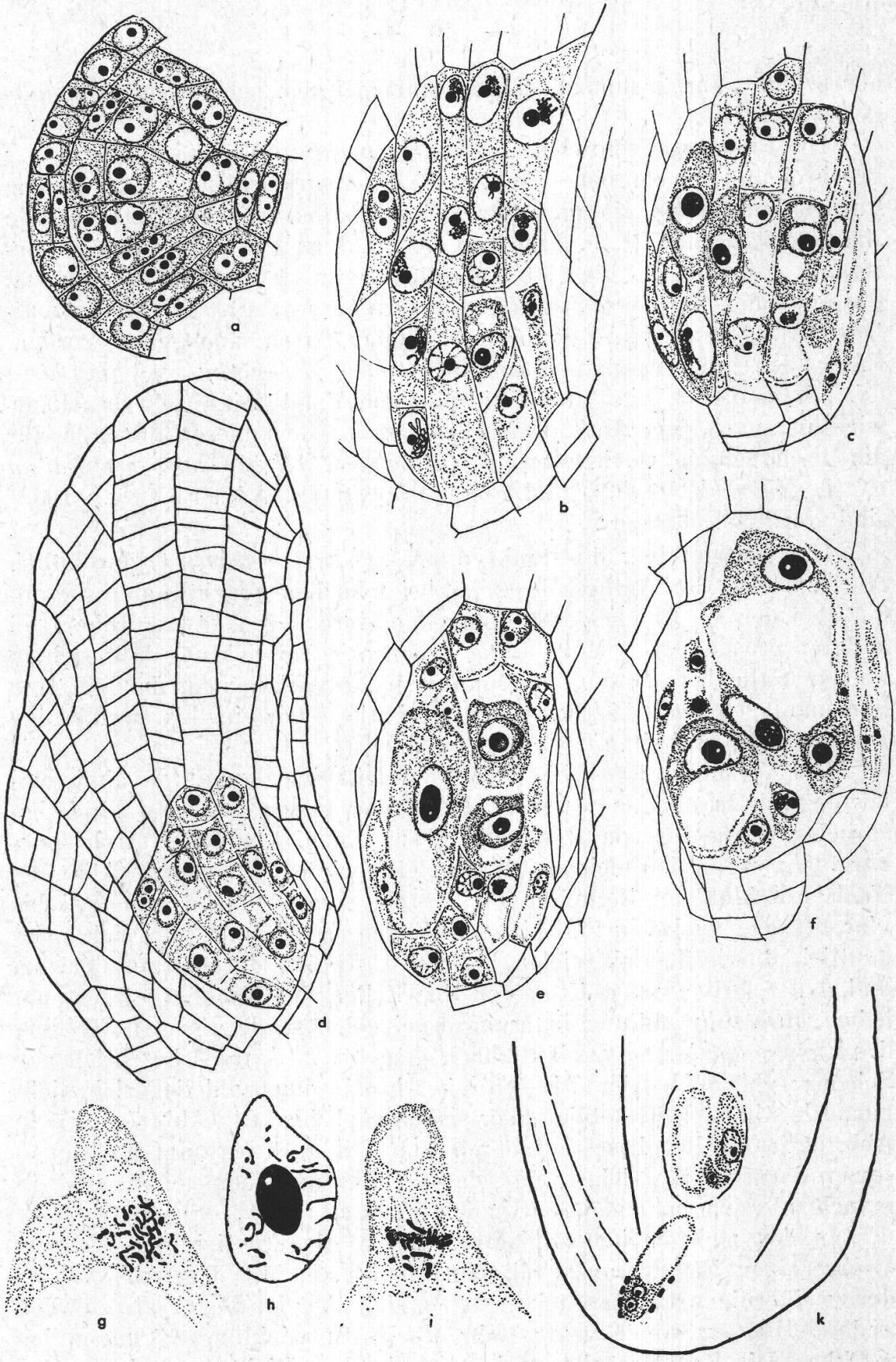

Abbildung 7.

Entwicklung des Embryosackes von *P. verna* 18. a Entwicklung des Archespors. b Archespor; Kerne z. T. in Synapsis. Eine Zelle in Umwandlung zur Embryosackzelle begriffen. c Umwandlung der Archesporzellen in Embryosackzellen. d Nuzellus mit Archespor und Epidermiskalotte. e Auswachsen der Embryosackzellen. f Ein- und zweikerniger Embryosack, auswachsende Embryosackzellen. g—i 1. Teilung der Embryosackzellen. g Späte Prophase. h Frühe Prophase. i Metaphase (es wurden nicht alle Chromosomen eingezeichnet). k Samenanlage mit zweikernigem, gegen die Chalaza zu auswachsendem Embryosack. Darüber Embryosackzellen und Teile von Embryosäcken in normaler Lage. (Vergr.: a, g—i 1 : 1200, b, c, e, f 1 : 930, d 1 : 700, k 1 : 285.)

nur selten wahrzunehmen, da sie wahrscheinlich schon sehr früh aufgelöst werden.

Die Embryosackentwicklung von *P. verna* verläuft, wie aus obiger Beschreibung hervorgeht, nach dem *Antennariaschema*. Der gleiche Entwicklungstypus ist auch für autonom apomiktische Pflanzen, wie *Antennaria alpina* (H. O. Juel, 1900, B. Bergmann, 1935), *Burmannia coelestis* (A. Ernst und Ch. Bernard, 1912), *Hieracium*, Untergattung *Archhieracium* (O. Rosenberg, 1908), *Artemisia nitida* (A. Chiarugi, 1926) und andere Arten angegeben worden. Unter den pseudogamen Pflanzen stellen *P. verna* und *P. hirta* (N. Shimotomai, 1935) die einzigen Fälle mit Embryosackentwicklung nach dem Antennariaschema dar. Alle anderen Pflanzen, für die Pseudogamie nachgewiesen worden ist, *Hypericum perforatum* (K. L. Noack, 1939) und *Poa pratensis* (E. Åkerberg, 1942) sind somatisch apospor.

Die Entwicklung des Embryosackes von *P. verna* ist gewöhnlich etwa zur Zeit der Anthese beendet, bei manchen Fruchtknoten, besonders bei den am Rande des Blütenbodens inserierten, etwas früher, bei anderen etwas später. Vollständig synchrone Entwicklung läßt sich in keinem Falle beobachten, ja es kann sogar vorkommen, daß einzelne Samenanlagen noch 14 Tage nach der Anthese nur ein- bis zweikernige Embryosäcke enthalten.

Die Versuchspflanze *P. verna* 18 weicht, wie bereits erwähnt, embryologisch in einigen wesentlichen Eigenschaften von den drei besprochenen Rassen von *P. verna* ab. Die Entwicklung des Archespors verläuft zwar in den meisten Blüten gleich wie bei *P. verna* 3 (Abb. 7a). Nach Abschluß der Zellteilungen besteht es aus Reihen von drei bis vier, oft aber auch von fünf bis sechs Zellen (Abb. 7 b, d), die sich meist deutlich durch ihr mit vielen kleinen Vakuolen durchsetztes Plasma und den relativ großen Kern von den Zellen des Nachbargewebes abheben. Ihre Umwandlung in Embryosackzellen sowie die erste Teilung des Embryosackkernes verläuft nach dem für *P. verna* 3 beschriebenen Schema (vgl. auch Abb. 7 b—e). Die Chromosomenzahl ließ sich nicht genau bestimmen, übersteigt aber sicher auch hier 21 (Abb. 7 g—i). In Abb. 7 g ist ein Prophasestadium mit zum Teil stark verkürzten Chromosomen dargestellt, welches zeigt, daß die Chromosomen von *P. verna* 18 manchmal auch mehr meioseartig sein können.

In den meisten Samenanlagen verläuft die Entwicklung bis zum zweikernigen Embryosack vollkommen normal. Mit dem Auswachsen der zweikernigen Embryosäcke machen sich aber im Gegensatz zu allen anderen Rassen von *P. verna* sehr starke Entwicklungsstörungen bemerkbar. Die Embryosäcke wachsen nach allen Richtungen derart unregelmäßig und intensiv aus, daß nicht nur das Nuzellusgewebe, sondern auch die ganze Epidermiskalotte aussieht, als ob sie vollkommen durch-

löchert wären. Manchmal wachsen die Embryosäcke sogar in die Chalaza hinein, so daß Gametophyten mit umgekehrter Polarität entstehen (Abb. 7 k). Das Ausmaß der Entwicklungsstörungen variiert dabei von Blüte zu Blüte. Die stärksten Störungen sind in Samenanlagen von Blüten gefunden worden, die im Frühling fixiert worden waren. Herbstblüten zeigten einen meist viel regelmäßigeren Entwicklungsablauf. Die

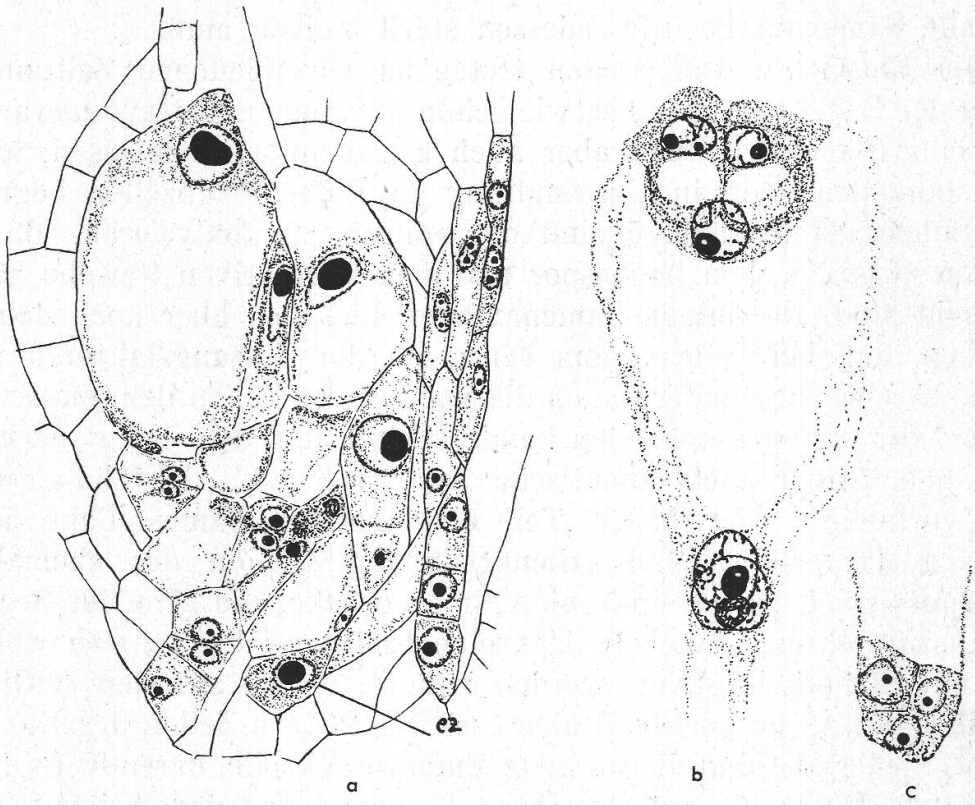

Abbildung 8.
Entwicklung des Embryosackes von *P. verna* 18. a Basaler Teil einer Samenanlage mit auswachsenden Embryosackzellen. Die oberen Embryosackzellen dürften von Archesporzellen abstammen, die unterste (ez) hat sich wahrscheinlich aus einer somatischen Zelle der Chalaza entwickelt. b Fertiger Embryosack, die beiden Polkerne noch nicht verschmolzen. c Antipoden. (Vergr.: 1 : 700.)

gleichen Beobachtungen sind auch an männlichen Gametophyten gemacht worden. Wie wir oben (S. 31) ausgeführt haben, ist der Prozentsatz morphologisch gut ausgebildeter Pollenkörner im Frühling bei *P. verna* 18 bedeutend kleiner als im Herbst. Die Wachstumsbedingungen sind also sowohl für die Pollenkörner wie auch für die Embryosäcke im Herbst offenbar viel günstiger als im Frühling. Es ist somit wahrscheinlich, daß die Entwicklung beider Gametophyten von *P. verna* 18 durch Umweltbedingungen beeinflußt werden kann.

In den Samenanlagen mit starken Entwicklungsstörungen kommt es begreiflicherweise nur selten zur Ausbildung normaler Embryosäcke (Abb. 8 b, c). Die meisten weichen vom Normaltypus ab. Häufig besteht der Eiapparat nur aus der Eizelle und einer Synergide, oft wird auch

gar keine Synergide, manchmal nicht einmal eine Eizelle ausgebildet. Besonders stark machen sich die Entwicklungsstörungen im zentralen Teil des Embryosackes bemerkbar. Nur selten liegen zwei nicht verschmolzene Polkerne nebeneinander, viel häufiger können hingegen Ansammlungen von drei, vier, ja sogar sechs Kernen beobachtet werden. In den extremsten Fällen sind die Störungen so stark, daß funktionsfähige Embryosäcke überhaupt nicht ausgebildet werden, die betreffende Samenanlage infolgedessen steril bleiben muß.

Die Entwicklungsstörungen treten zu verschiedenen Zeitpunkten auf. In der Regel beginnen sie, wie schon erwähnt, mit dem Auswachsen der Embryosäcke, können aber auch Samenanlagen erfassen, deren Archesporzellen eben in Umwandlung zu Embryosackzellen begriffen sind. Solche Samenanlagen sind oft schwer zu analysieren, da die Grenzen zwischen dem Archespor und dem vegetativen Gewebe häufig verwischt sind. In einigen Samenanlagen ließ sich aber doch deutlich erkennen, daß bei frühzeitigem Einsetzen der Störungsfaktoren nicht nur das Archespor, sondern auch die vegetativen Zellen der Chalaza zur Bildung von Embryosackzellen befähigt sind, daß also bei *P. verna* 18 neben generativer auch somatische Aposporie (vgl. A. Chiarugi, 1926) vorkommt. Der basale Teil einer solchen Samenanlage ist in Abb. 8 a dargestellt. Man erkennt in der Region des ehemaligen Archespors zwei große, einkernige Embryosäcke, die eben im Begriffe sind auszuwachsen. Daneben liegt eine Embryosackzelle, von welcher nicht mit Sicherheit gesagt werden könnte, ob sie aus den seitlichen Zellreihen des Archespors oder aber aus vegetativen Zellen des Nuzellus stammt. Sicher aber hat die unterste Embryosackzelle, deren Kern durch den großen Nucleolus auffällt, ihren Ursprung aus vegetativen Zellen der Chalaza genommen. Ob diese somatischen Zellen wirklich zu Embryosäcken auswachsen oder ob, wie bei *Leontodon hispidus* (B. Bergmann, 1935) und *Globularia vulgaris* (W. Rosén, 1940), die Entwicklung vorher abgestoppt wird, kann nicht festgestellt werden. Die sehr große Zahl auswachsender Embryosäcke macht die erste Annahme wahrscheinlich.

b) Die Embryosackentwicklung von *P. canescens.*

Die ersten Entwicklungsstadien der Samenanlagen von *P. canescens,* die Herausdifferenzierung des Archespors, die Bildung der Epidermiskalotte usw., verlaufen im großen ganzen nach dem für *P. verna* beschriebenen Schema. Das vollständig entwickelte Archespor besteht aus mehreren Zellreihen (Abb. 9 a). Die unterste der drei bis vier Zellen jeder Reihe ist stets bedeutend länger; sie kann wohl als EMZ gelten. Die oberen Zellen, besonders die an die Epidermiskalotte anstoßenden, dürfen ihrer Lage und ihrer Entstehung nach als Schichtzellen bezeichnet

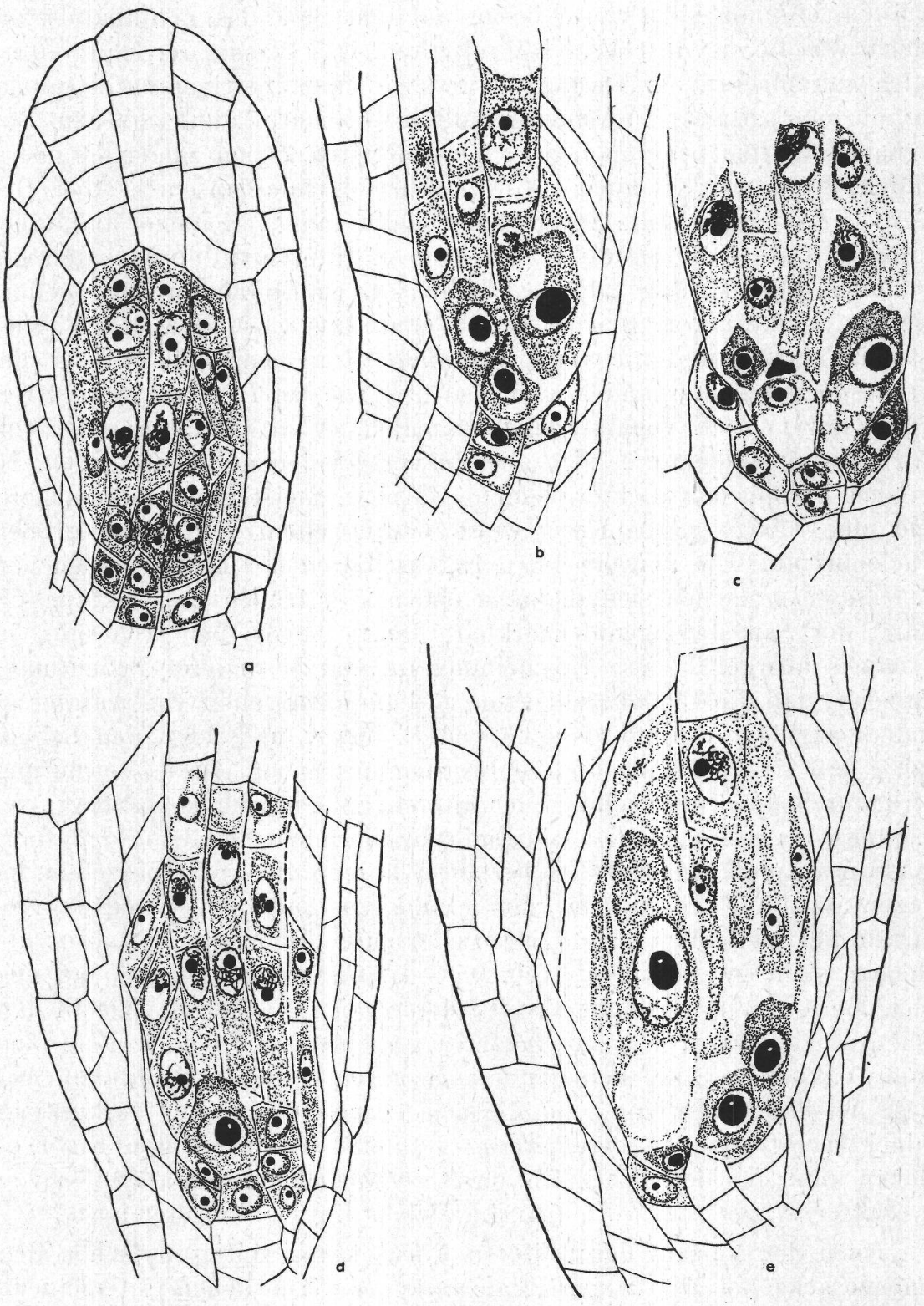

Abbildung 9.

Entwicklung des Embryosackes von *P. canescens*. a Nuzellus einer jungen Samenanlage. Die Kerne der EMZ in Synapsis, darunter somatische Zellen des Chalazagewebes. b—d Entwicklung der Chalazazellen zu Embryosackzellen. e Basaler Teil eines älteren Nuzellus, enthaltend einen einkernigen Embryosack und mehrere in Entwicklung begriffene Embryosackzellen; das Archespor z. T. degeneriert. (Vergr. : a, d 1 : 930, b, c, e 1 : 1200.)

werden, obschon sie sich in bezug auf den Bau des Zellinhaltes oft gleich wie die eigentlichen EMZ verhalten. Das Plasma der letzteren ist reich vakuolisiert, der Kern groß und von einem bestimmten Zeitpunkt an mit synapsisartig zusammengeballten Chromatinfäden versehen. Das Synapsisstadium beginnt sich in den untersten Zellen zuerst herauszubilden, greift aber oft auch auf die nächstfolgende Zellschicht über. Der Kern der obersten Zelle jeder Reihe bleibt hingegen immer im Ruhezustand. Das Chalazagewebe erscheint in Hämatoxylinpräparaten gewöhnlich dunkel gefärbt. Es besteht aus kurzen, isodiametrischen Zellen, die mit feinkörnigem Plasma erfüllt sind. Das Chromatin des Kernes ist fein verteilt und nie synapsisähnlich zusammengeballt wie in den Archesporzellen. Es handelt sich also hier wie bei *P. verna* um ein Gewebe mit typisch vegetativen Merkmalen. Vom Chalazagewebe von *P. verna* unterscheidet es sich aber in verschiedenen Eigenschaften. So ist das Zytoplasma dichter, leichter färbbar, meist nicht vakuolisiert, und der relativ große Kern weist häufig einen auffallend großen Nucleolus auf. Die abweichenden Eigenschaften der Chalazazellen von *P. canescens* machen sich schon in einem sehr frühen Entwicklungszustand der Samenanlagen bemerkbar, lange bevor das Archespor in Synapsis übergeht. Diese Erscheinung ist von besonderer Bedeutung: sie zeigt, daß die Chalazazellen von *P. canescens* schon von Anfang an anders angelegt werden als jene von *P. verna,* und legt den Schluß nahe, daß sie auch eine andere Bestimmung haben. Diese Vermutung wird durch die Untersuchung der älteren Samenanlagen bestätigt; bei *P. canescens* gehen nämlich die Embryosäcke nicht aus dem Archespor, sondern aus den Chalazazellen hervor. Während die Archesporzellen, im Gegensatz zu *P. verna,* im Entwicklungszustand der Synapsis verharren und schließlich degenerieren oder aufgelöst werden, wachsen die Chalazazellen intensiv aus (Abb. 9 b—d). Gleichzeitig vergrößert sich auch ihr Kern und besonders stark der einzige Nucleolus. Wie in den Embryosackzellen von *P. verna,* tritt an einem der beiden Pole eine große Vakuole auf, die sich später nach unten verlagert (Abb. 9 e). Auf diese Art bildet sich eine Zelle, die sich trotz verschiedener Herkunft in keiner Weise von den bei *P. verna* gefundenen einkernigen Embryosäcken unterscheidet. Die EMZ von *P. verna* und die Chalazazellen von *P. canescens* haben also offenbar die gleiche Entwicklungstendenz.

Auch der Verlauf der weiteren Entwicklung zeitigt zwischen den Embryosackzellen der beiden Pflanzen keine wesentlichen Unterschiede (vgl. Abb. 10). Der erste Teilungsschritt des einkernigen Embryosacks verläuft ebenfalls nach dem somatischen Teilungstypus. Die Chromosomenzahl konnte leider nicht bestimmt werden. Dagegen gelang es, die Chromosomen einer Kernplatte des dritten Teilungsschrittes der Embryosackentwicklung auszuzählen (Abb. 10 f). Sie betrug etwa 40, ent-

spricht also der diploiden Chromosomenzahl. Die fertigen Embryosäcke sind in der Regel normal gebaut. Anomalien treten nur in seltenen Fällen auf. Sie bestehen gewöhnlich darin, daß nicht zwei, sondern drei Polkerne auftreten (Abb. 10 g).

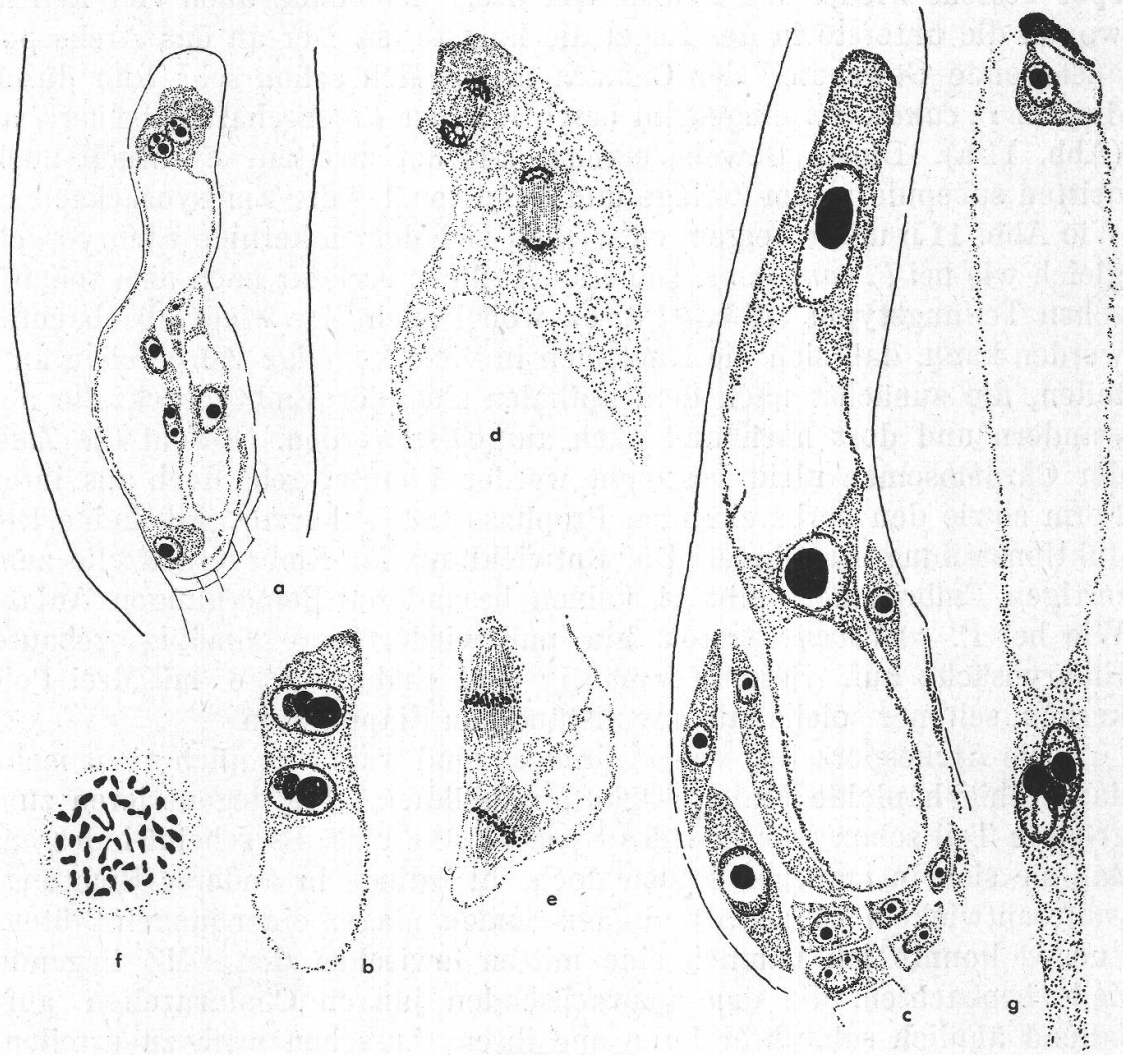

Abbildung 10.

Entwicklung des Embryosackes von *P. canescens*. a Samenanlage mit einem vierkernigen Embryosack. Darunter Embryosackzelle, daneben der chalazale Teil eines zweikernigen Embryosackes. b Zweikerniger Embryosack. Die beiden Telophasekerne zeigen schöne Übereinstimmung in Zahl und Lage der Nucleolen. c Zweikerniger Embryosack. d—f 3. Teilungsschritt der Embryosackentwicklung. d Telophase aus dem mikropylaren Teil. e Metaphase aus dem chalazalen Teil des Embryosackes. f Metaphaseplatte (2 n ∾ 40). g Fertiger Embryosack mit 3 Polkernen. Synergiden degeneriert. (Vergr. : f 1 : 2000, b—e 1 : 1200, a, g 1 : 470.)

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Embryosäcke von *P. canescens* nicht aus den EMZ, sondern aus somatischen Zellen der Chalazaregion entstehen. Wie bei *P. verna* findet im Verlauf der Embryosackentwicklung keine Reduktionsteilung statt, die Embryosäcke und somit auch die Eizellen haben die diploide Chromosomenzahl.

c) Die Embryosackentwicklung von *P. praecox.*

Bei *P. praecox* verläuft die Herausdifferenzierung des Archespors, wie in einer früheren Mitteilung (vgl. A. Rutishauser, 1939) ausführlicher dargetan wurde, fast genau so wie bei *P. verna.* Das Archespor besteht wieder aus Reihen von drei, manchmal auch vier Zellen, wovon die unterste in der Regel die längste ist. Der an das Archespor anstoßende Gewebeteil der Chalaza macht sich schon sehr früh durch die bei *P. canescens* eingehend beschriebenen Eigenschaften bemerkbar (Abb. 11 a). Dieses Gewebe stammt aus der zweiten, eventuell auch dritten subepidermalen Zellage und liefert später die Embryosackzellen. Wie Abb. 11 b und c zeigen, entwickelt sich der einkernige Embryosack gleich wie bei *P. canescens.* Die erste Teilung verläuft nach dem somatischen Teilungstypus (Abb. 11 d, e), wobei auch hier wieder beobachtet werden kann, daß sich die Nucleolen in viele kugelige Körperchen aufteilen, die zunächst nach dem apikalen Pol der Embryosackzelle abwandern und dort nach und nach aufgelöst werden. Obwohl die Zahl der Chromosomen nicht bestimmt werden konnte, geht doch aus ihrer Form sowie den vorbereitenden Prophasestadien hervor, daß keine Reduktionsteilung stattfindet. Die Entwicklung der Embryosackzelle zum fertigen Embryosack gibt zu keinen besonderen Bemerkungen Anlaß. Wie bei *P. canescens* treten hin und wieder unregelmäßig gebaute Embryosäcke auf. Besonders häufig sind Embryosäcke mit drei Polkernen, seltener solche mit unvollständigen Eiapparaten.

Die Archesporzellen von *P. praecox* sind wahrscheinlich nicht mehr dazu fähig haploide Embryosäcke auszubilden. « Sie degenerieren zum größten Teil schon während des Synapsisstadiums. Es scheint indessen, daß sie sich in manchen Fällen doch, allerdings in anderer Richtung, weiterentwickeln können. In einigen Samenanlagen einer jungen Blütenknospe konnte ich nämlich eine mitten zwischen den EMZ liegende Zelle beobachten, die den auswachsenden jungen Chalazazellen auffallend ähnlich sah. Ihrer Lage und ihrem Aussehen nach zu urteilen, kann sie sehr wohl als eine vegetativ gewordene EMZ betrachtet werden. Es ist also zum mindesten wahrscheinlich, daß gelegentlich auch das generative Gewebe von *P. praecox* zur Bildung von Embryosäcken befähigt ist » (vgl. A. Rutishauser, 1939).

d) Die Embryosackentwicklung von *P. argentea.*

Die ersten Entwicklungsphasen der Samenanlagen von *P. argentea* waren nicht so gut fixiert wie bei den übrigen Versuchspflanzen. Die Zellen waren infolgedessen häufig leicht geschrumpft. Immerhin zeigen die vorliegenden Präparate doch mit genügender Deutlichkeit, daß sich die Embryosäcke von *P. argentea* ebenfalls aus vegetativen Zellen der Chalaza entwickeln (Abb. 11 f—h). Die Archesporzellen machen zwar

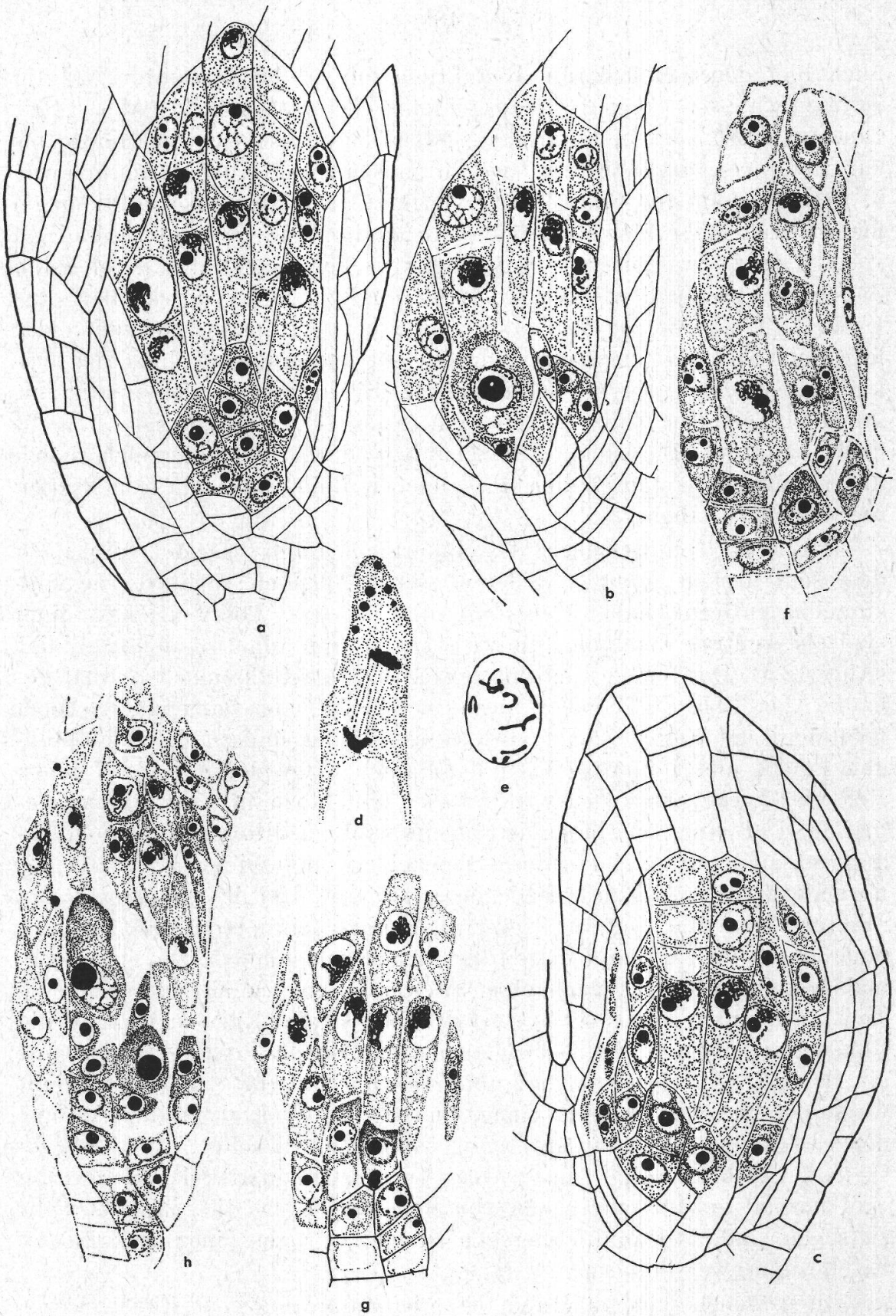

Abbildung 11.

a—e Embryosackentwicklung von *P. praecox*. a Basaler Teil eines jungen Nuzellus. Die Kerne der Archesporzellen (EMZ) z. T. in Synapsis, darunter einige somatische Chalazazellen. b, c Auswachsen der Chalazazellen zu Embryosackzellen. d, e 1. Teilung der Embryosackzellen. d Späte Anaphase. e Teil eines Prophasekernes. f—h Embryosackentwicklung von *P. argentea*. Entwicklung der Embryosackzellen. (Vergr.: a—c, f—h 1 : 930, d, e 1 : 1200.)

auch hier den Versuch, die Reduktionsteilung durchzuführen. Häufig ist die Synapsis ebenso gut ausgebildet wie in den PMZ (Abb. 11 g). Einzelne EMZ können sogar den ersten Teilungsschritt der Meiose bis zur Metaphase durchführen. Die Chromosomen sind dabei, ähnlich wie in den Meiosen der PMZ, stark verkürzt, kugelig, also vollkommen meioseartig. Meist bleiben aber die Kerne der EMZ im Synapsisstadium stecken und degenerieren später. Inzwischen wachsen die obersten Zellen der Chalaza, wie bei *P. canescens,* zu Embryosackzellen aus (Abb. 11 h, i). Sie unterscheiden sich von den Embryosackzellen der letztgenannten Art manchmal durch das anfängliche Fehlen der Vakuolen, stimmen aber in allen andern Eigenschaften vollständig mit ihnen überein. Die Zahl der auswachsenden Chalazazellen ist oft recht groß. In Abb. 11 h ist eine Samenanlage dargestellt, in welcher sich nicht weniger als fünf Zellen der gleichen Reihe zu Embryosackzellen umgewandelt haben.

Der erste Teilungsschritt des einkernigen Embryosacks erfolgt nach dem somatischen Typus. Nachdem sich die beiden Tochterkerne voneinander entfernt haben, entsteht die für das Polarisationsstadium typische zentrale Vakuole, die sich später mit der basalen vereinigt (Abb. 12 a). Der fertige Embryosack ist häufig vollkommen normal gebaut (Abb. 12 b, c). Daneben aber kommen in jeder Samenanlage auch teratologische Embryosäcke vor. Einige davon sind in den Abbildungen 12 d, e und f dargestellt. In der Samenanlage der Abb. 12 d haben sich vier Embryosäcke entwickelt oder sind noch in Entwicklung begriffen. Der eine von ihnen ist bereits voll ausdifferenziert (vom Eiapparat sind nur zwei kernlose Synergiden eingezeichnet); statt der normalerweise zwei Polkerne liegen aber deren drei nebeneinander. Ein zweiter Embryosack ist nur dreikernig, wahrscheinlich deshalb, weil nur einer der beiden aus der ersten Teilung stammenden Kerne sich nochmals geteilt hat. Statt nach oben auszuwachsen, hat sich der Embryosack nach unten umgebogen, so daß sein apikales Ende nun gegen die Chalaza zu gerichtet ist. Neben dem dreikernigen Embryosack wächst ein zweikerniger ebenfalls ganz abnorm schief aufwärts nach der Seitenwand des Nuzellus zu. Von einem vierten Embryosack endlich ist nur der verschmolzene sekundäre Embryosackkern zu sehen. Die Embryosäcke der Abb. 12 e sind zum größten Teil fertig entwickelt. Vier davon sind normal gebaut, abgesehen von den Antipoden, die nirgends mehr zu sehen sind. Der fünfte dagegen besteht nur aus einer sehr großen Eizelle und zwei Polkernen.

In manchen Samenanlagen ist die Zahl abnormer Embryosäcke noch größer. Fast alle von A. Chiarugi und E. Francini (1930) für *Ochna serrulata* angegebenen Abweichungen, wie Polarisations- und Differenzierungsanomalien usw., können auch bei *P. argentea* gefunden

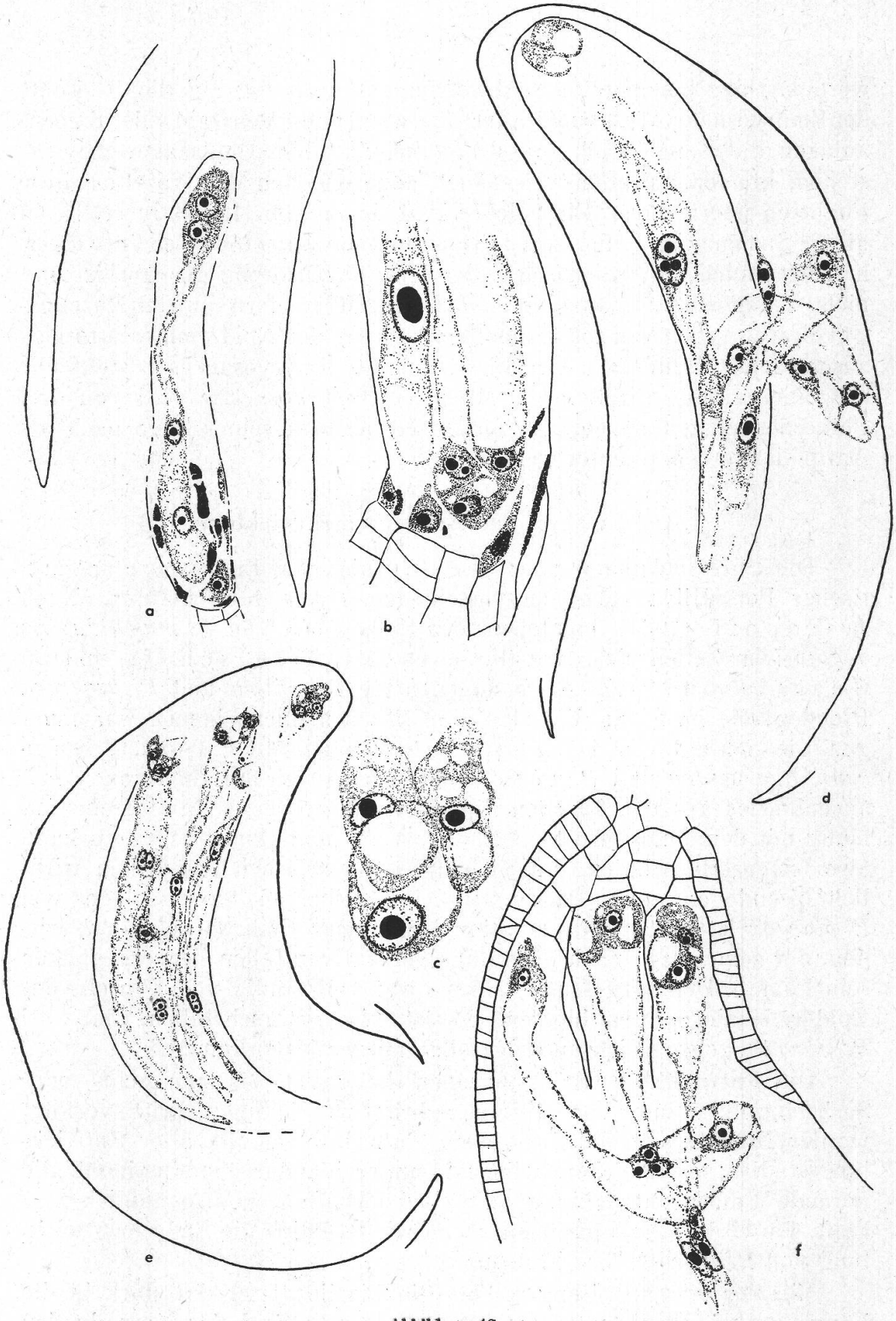

Abbildung 12.

Entwicklung des Embryosackes von *P. argentea.* a Samenanlage mit vierkernigem Embryosack und Embryosackzelle. Neben dem vierkernigen Embryosack degenerierte EMZ. b, c Fertige Embryosäcke. b Antipoden, daneben auswachsende Embryosäcke. c Eiapparat mit Eizelle und zwei Synergiden. e—f Samenanlagen mit auswachsenden und fertigen, z. T. anormalen Embryosäcken. Erklärung im Text. (Vergr.: b, c 1 : 1200, a, d, f 1 : 470, e 1 : 465.)

werden. Dazu kommen noch Abweichungen in bezug auf die Herkunft der Embryosäcke. Während in der überwiegenden Mehrzahl aller Samenanlagen die Embryosäcke ausschließlich aus dem Chalazagewebe entstehen, können ausnahmsweise auch andere Zellen des Nuzellus diese Funktion übernehmen. Ein solcher Fall ist in Abb. 12 f dargestellt. In dieser Samenanlage, die zwei fertige, normale Gametophyten entwickelt hat, liegt auch ein Embryosack, der etwa hakenförmig gebogen ist und nicht wie gewöhnlich aus der Chalazagegend, sondern aus der Nuzellusspitze, wahrscheinlich sogar aus dem Gewebe der Epidermiskalotte herausgewachsen sein muß. Der Eiapparat des Embryosackes besteht nur aus einer großen Eizelle. Die Mitte des Embryosackes wird von drei Polkernen eingenommen, der fünfte Kern kann seiner Lage nach als Antipodenkern betrachtet werden.

4. Die Embryo- und Endospermentwicklung.

Die Untersuchungen über den Ursprung der Embryonen apomiktischer Potentillen haben zu verschiedenen Ansichten geführt. Nach A. Popoff (1935) entstehen die Embryonen von *P. multifida* aus vegetativen Zellen des Nuzellusgewebes, G. Gentscheff und Å. Gustafsson (1940) geben dagegen für *P. collina* und *P. argentea* Pseudogamie im Sinne Fockes an. Nach meinen eigenen Forschungen, die sich auf vier Arten erstrecken, nämlich auf *P. verna, P. canescens, P. argentea* und *P. praecox,* entwickeln sich die Embryonen fast ausnahmslos aus den Eizellen diploider Embryosäcke. In Übereinstimmung mit den Angaben von Gentscheff und Gustafsson kann also festgestellt werden, daß sich die apomiktischen Potentillen wirklich pseudogam fortpflanzen. In einer einzigen Samenanlage von *P. praecox* ist ein in Degeneration begriffener Embryo gefunden worden, der seiner Lage nach direkt aus vegetativen Zellen hervorgegangen sein könnte. Der betreffende Embryo war vollständig vom Gewebe der Epidermiskalotte umschlossen. Es ist also wahrscheinlich, daß bei *P. praecox* gelegentlich auch Nuzellarembryonie vorkommt.

Die Entwicklung der Embryonen ist meist bis zum Acht- oder Sechzehnzellstadium von Teilungsschritt zu Teilungsschritt verfolgt worden. Es hat sich dabei ergeben, daß die Mehrzahl aller Entwicklungsstadien mit gleicher Zellenzahl untereinander übereinstimmt, die normale Embryoentwicklung aller Versuchspflanzen also ähnlich verläuft. Es wird deshalb genügen, wenn wir lediglich die Embryoentwicklung von *P. argentea* beschreiben.

Vor der ersten Teilung wächst die Eizelle dieser Art stark in die Länge, wobei die Hauptmasse des Zellplasmas und der Kern in den untersten Zellteil zu liegen kommen (Abb. 13 a). Die erste Teilungsspindel befindet sich deshalb nicht in der Zellmitte, und es ergibt sich

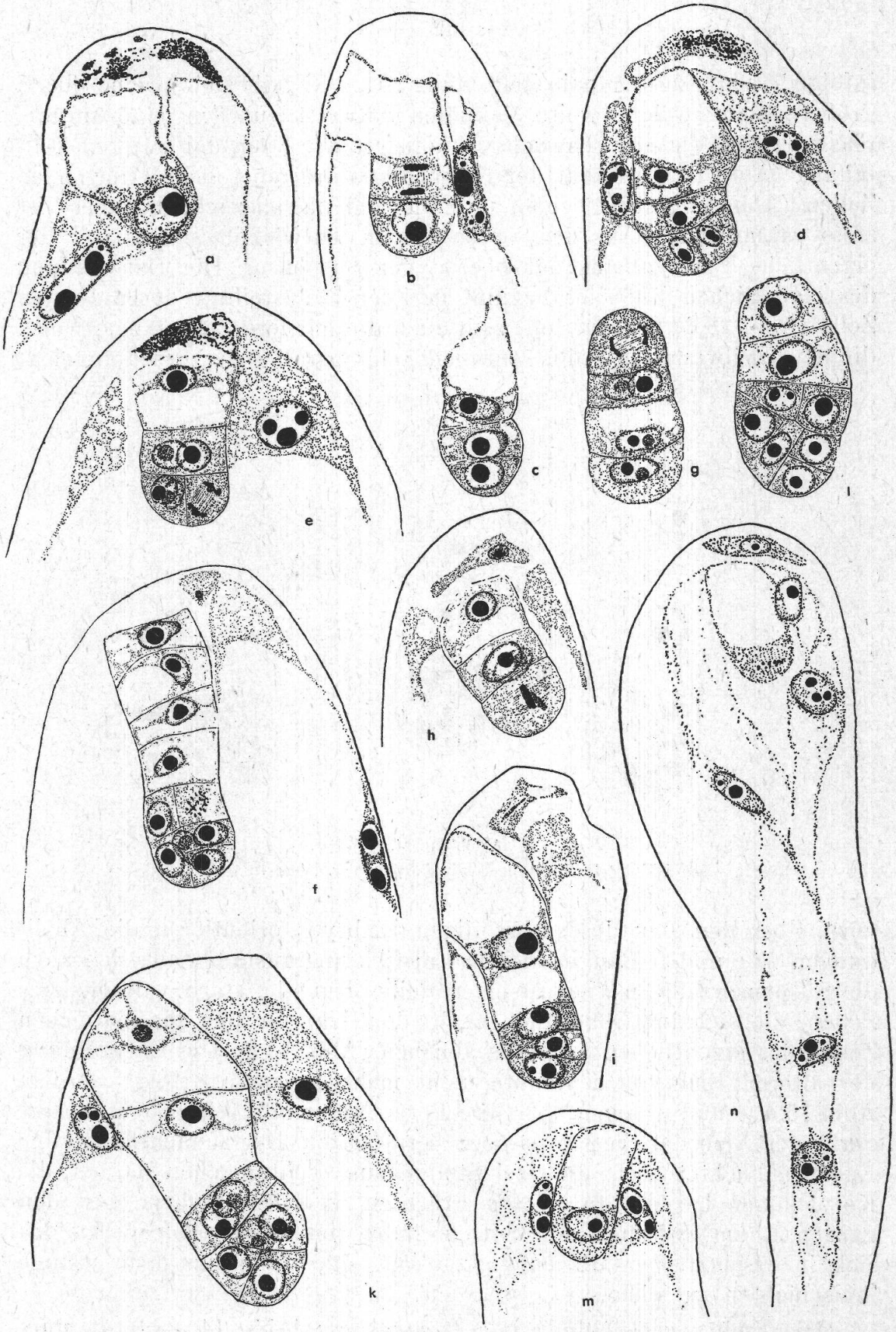

Abbildung 13.

a—h Entwicklung der Embryonen von *P. argentea*. Erklärung im Text. i—l Entwicklung der Embryonen von *P. praecox*. i, k Normale Embryonen. l Abnormer Embryo aus einer endospermlosen Samenanlage. m, n Entwicklung der Embryonen von *P. verna* 3. m Eizelle noch ungeteilt, daneben zwei Endospermkerne. m Endosperm mehrkernig, Eizelle in Teilung begriffen. (Vergr.: a—l 1 : 930, m, n 1 : 470.)

infolgedessen eine inäquale Zellteilung : Das Ei teilt sich in eine obere, größere Zelle, welche weite Vakuolen aufweist, und in eine untere, plasmareiche, die nur schwach vakuolisiert ist. Nach der zweiten Zellteilung (Abb. 13 b) besteht der Embryo aus drei übereinanderliegenden Zellen (Abb. 13 c). Die beiden unteren sind plasmareich, die obere ist stets vakuolisiert. Aus den ersten beiden entwickelt sich später der eigentliche Embryo, aus der oberen der Suspensor. Die Entwicklung des eigentlichen Embryos beginnt mit der Längsteilung der untersten Zelle (Abb. 13 d). Darauf teilt sich auch die mittlere Zelle längs, wobei die neue Zellwand entweder senkrecht oder parallel zur ersten angelegt

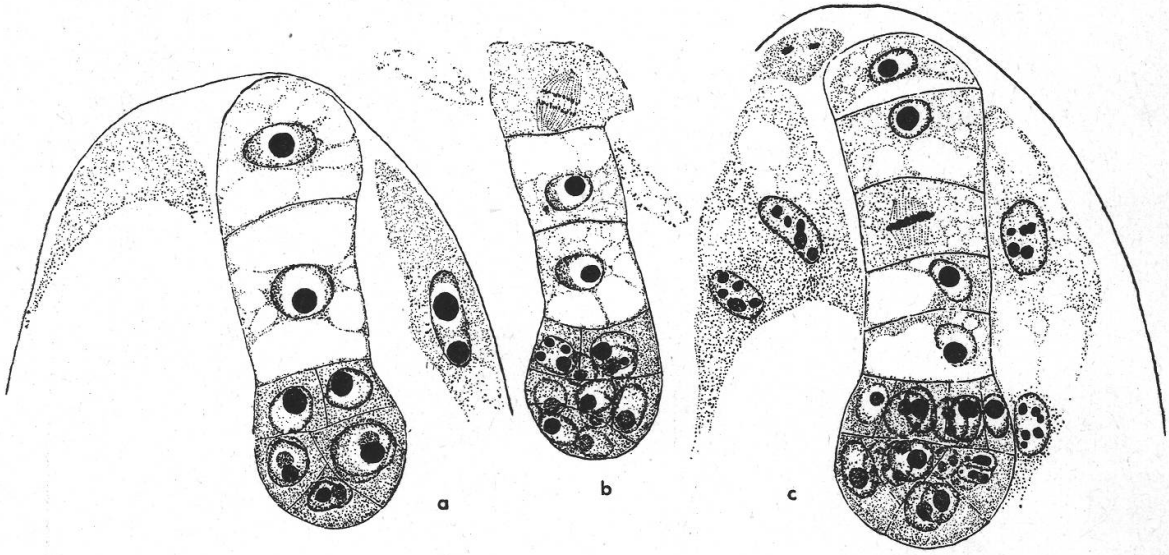

Abbildung 14.
Entwicklung der Embryonen von *P. canescens*. (Vergr. : 1 : 930.)

wird. Über den Bau des sechszelligen Embryos orientieren die Abbildungen 13 e und f. Erst in diesem Entwicklungszustand teilt sich auch die Suspensorzelle in vier, in einer Reihe liegende, stark vakuolisierte Zellen, die sich in Größe und Inhalt deutlich von den plasmareichen Zellen des eigentlichen Embryos abheben (Abb. 13 f). Die Entwicklung der älteren Embryonen konnte nicht mehr genauer verfolgt werden. Abb. 15 a, c und d geben über ihre Form Aufschluß. Wie ersichtlich ist, verlängert sich der Suspensor noch beträchtlich. Der zunächst kugelige Embryo buchtet sich an zwei Stellen aus; später gehen daraus die Kotyledonen hervor. In älteren Früchten füllt der Embryo fast den ganzen Raum zwischen den Samenschalen aus. Vom Endosperm, das sich inzwischen ebenfalls entwickelt hat, sind dann nur noch wenige Zellschichten zu sehen.

Die Embryoentwicklung von *P. canescens* (Abb. 14 a—c), *P. praecox* (Abb. 13 i—l) und *P. verna* 3 (Abb. 13 m, n) verläuft im großen ganzen gleich wie bei *P. argentea*. Nur wird bei den ersten beiden Arten

die erste Längswand des eigentlichen Embryos schief und nicht parallel zur Längsachse angelegt.

Der beschriebene Entwicklungsverlauf wird von den meisten Embryonen streng eingehalten. Daneben kommen aber bei allen Versuchspflanzen und in allen Entwicklungsstadien auch Abweichungen vor, und zwar Änderungen im Zellbau, Änderungen in der Reihenfolge der Zellteilungen und Verschiebungen in der gegenseitigen Lage der Zellen. Sie führen, je nach ihrem Ausmaß, zu Keimlingen mit nur unbedeutend veränderter innerer Organisation, bis zu solchen, die ihrer Gestalt nach kaum noch als Embryonen bezeichnet werden können. Die

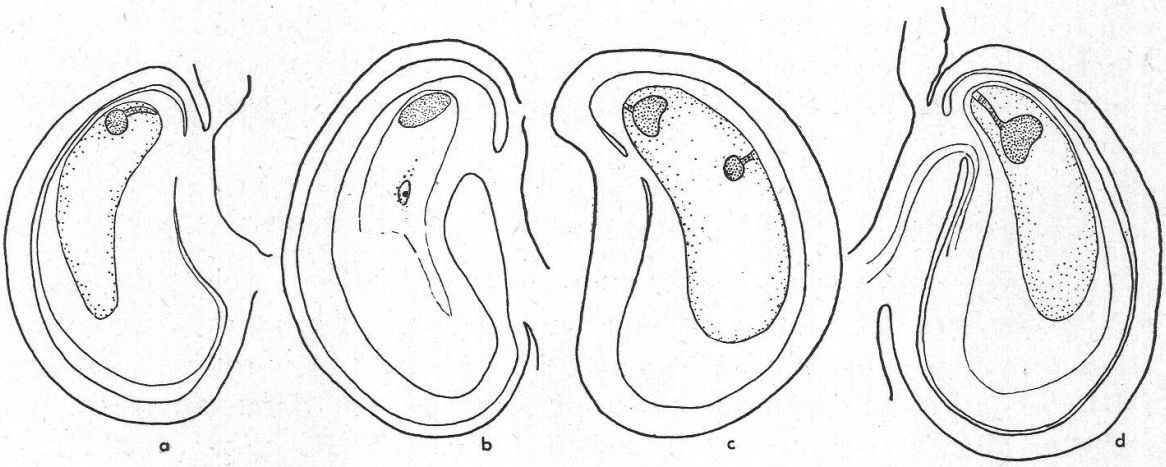

Abbildung 15.

Entwicklung der Früchte von *P. argentea*. Die Embryonen sind durch enge, das Endosperm durch weite Punktierung hervorgehoben. a Junge Frucht mit Endosperm und einem Embryo. b Fruchtknoten einer 14 Tage nach der Kastration fixierten Blüte. Embryo ohne Suspensor. Endosperm nicht entwickelt. Der Embryosackkern hat sich stark vergrößert. c Junge Frucht mit Endosperm und zwei Embryonen. d Ältere Frucht. Die Kotyledonen beginnen sich zu entwickeln, der Suspensor ist einreihig. (Vergr.: 1 : 465.)

meisten abweichend gebauten Embryonen, besonders die älteren, sind offensichtlich in Degeneration begriffen, was sich durch ihre intensive Farbstoffaufnahme und starke Vakuolisierung des Zellinhaltes bemerkbar macht. Offenbar ist also ihre Entwicklung durch irgendwelche Einflüsse gestört worden.

Solche Embryonen sind in den Abb. 13 g, h und l festgehalten. Alle drei Keimlinge sind noch jung und entwicklungsfähig. Sie weichen entweder in der Stellung der Spindel (Abb. 13 h), oder in der Folge der Zellteilungen (Abb. 13 g), oder endlich in der Lage der Zellen (Abb. 13 l) von der Normalform ab. Ältere abnorme Embryonen sind viel stärker mißbildet; häufig fehlt der Suspensor vollständig (Abb. 15 b) oder er geht allmählich in den eigentlichen Embryo über, ist also nicht scharf abgesetzt. Mitunter ist der Embryo derart unregelmäßig geformt, daß oft nur aus der Lage auf den morphologischen Wert solcher Zellanhäufungen geschlossen werden kann.

Die Zahl der Embryonen einer Samenanlage ist gewöhnlich größer als eins (Abb. 15 c). In der Regel entwickelt sich nur einer von ihnen weiter. Samen, aus denen mehr als eine Keimpflanze hervorgegangen ist, sind bisher noch nicht aufgefunden worden.

Über die Entwicklung des Endosperms können nur wenige Angaben gemacht werden. Die Zahl der Chromosomen sich teilender Endospermkerne ließ sich leider nicht bestimmen, so daß nicht gesagt werden kann, ob wirklich, wie G. Gentscheff und Å. Gustafsson (1940) für *P. collina* angeben, Befruchtung des sekundären Embryosackkernes auch bei meinen Versuchspflanzen vorkommt oder ob dies nicht der Fall ist. Die Endospermentwicklung beginnt, wie an 24 bis 48 Stunden nach der Bestäubung fixierten Blüten festgestellt wurde, bevor sich die Eizellen geteilt haben (Abb. 13 n). Ob sich auch nach einsetzender Embryoentwicklung noch Endosperm bilden kann, entzieht sich meiner Kenntnis.

5. Die Auslösung der Embryo- und Endospermentwicklung.

Die Kastrations- und Kreuzungsversuche haben gezeigt, daß sich nur solche Fruchtknoten zu Früchten weiterentwickeln, die zuvor bestäubt worden sind. Wie G. Gentscheff und Å. Gustafsson (1940) nachweisen konnten, wachsen aber in den Samenanlagen kastrierter Blüten einer apomiktischen Rasse von *P. collina* doch Embryonen heran, und zwar bis zu einer Größe von 100 bis 200 Zellen. Sie gehen dann aber, wenn kein Endosperm ausgebildet wird, zugrunde. Im Gegensatz dazu entwickelt sich das Endosperm kastrierter Blüten nie weiter. Gentscheff und Gustafsson schließen daraus, daß die Entwicklung des Embryos die Entwicklung des Endosperms voraussetze. Meine eigenen Untersuchungen schienen zunächst gegen diese Behauptung zu sprechen. Kastrierte Blüten von *P. praecox* enthielten, einige Tage nach der Kastration fixiert, keine Embryonen. Ich glaubte deshalb annehmen zu dürfen, daß die Embryonen von *P. praecox* sich nur nach erfolgter Bestäubung entwickeln. Als ich jedoch im Jahre 1941 meine Versuche wiederholte, konnte ich feststellen, daß, wenn die Blüten nicht zu früh nach der Anthese fixiert werden, Embryonen in einer großen Zahl von Samenanlagen auftreten. In der Folge habe ich dann alle meine Versuchspflanzen auf dieses Verhalten hin untersucht. Drei bis fünf Blüten jeder Pflanze wurden kastriert, in Tüllsäckchen isoliert und nach 10 bis 14 Tagen in Eisessig-Alkohol fixiert. Die Präparation war in der Regel sehr schwierig. Es konnten deshalb von jeder Pflanze nur wenige Fruchtknoten analysiert werden.

Meine Untersuchungen haben ergeben, daß tatsächlich die Eizellen der meisten Versuchspflanzen auch ohne Bestäubung entwicklungsfähig sind. Unter 37 analysierten Fruchtknoten von *P. verna* 3 hatten z. B.

17 zwei- bis dreißigzellige Embryonen entwickelt, 18 Fruchtknoten enthielten nur eine bis zwei Eizellen; in den restlichen zwei Fruchtknoten hatten die Samenanlagen nur ein- bis vierkernige Embryosäcke ausgebildet. Kein einziger Fruchtknoten wies Endosperm auf. Stets lagen die zwei oder drei Polkerne noch unverschmolzen nebeneinander.

Ähnliche Ergebnisse zeitigten die Kastrationsversuche bei *P. verna* 4. Von 12 analysierten Fruchtknoten hatten 9 Embryonen entwickelt, 3 enthielten nur Eizellen. Die Polkerne der embryonenhaltigen Embryosäcke waren nie miteinander verschmolzen. Nur ein Embryosack zeigte an ihrer Stelle einen einzigen großen Kern, der wohl durch Verschmelzung mehrerer Kerne entstanden war und als nicht befruchteter sekundärer Embryosackkern betrachtet werden kann. *P. verna* 18 verhält sich abweichend. Alle 13 untersuchten Fruchtknoten enthielten Eizellen und 2 bis 6 nebeneinanderliegende Polkerne. Embryonen konnten nirgends nachgewiesen werden.

Die besten Resultate lieferte *P. praecox*. Im Gegensatz zu den andern Versuchspflanzen schrumpften die kastrierten Fruchtknoten nicht ein, sondern blieben bis zur 14 Tage nach der Anthese erfolgten Fixierung grün. Im ganzen wurden 85 Fruchtknoten analysiert; 50 enthielten Embryonen, 35 nur Eizellen. Endosperm wurde nicht ausgebildet. Die Synergiden der Samenanlagen mit Eizellen waren ausnahmslos degeneriert.

Leider scheinen die Fruchtknoten von *P. canescens* und *P. argentea* sehr früh abzusterben. Von ersterer Pflanze konnte ich deshalb keine Präparate mehr herstellen. Die Fruchtknoten von *P. argentea* waren zum größten Teil vollkommen leer oder derart eingeschrumpft, daß Embryonen oder gar Eizellen nicht mehr sichtbar waren. Immerhin sind doch einige Fruchtknoten analysiert worden. Die Untersuchung lieferte auch hier das gleiche Resultat wie bei *P. praecox*. In den meisten Samenanlagen hatten sich Embryonen, aber nur in einer auch Endosperm ausgebildet. Wahrscheinlich handelt es sich aber bei dem endospermhaltigen Fruchtknoten nur um einen Versuchsfehler.

Die mitgeteilten Kastrationsversuche bestätigen die Angaben von Gentscheff und Gustafsson über parthenogenetische Eientwicklung bei apomiktischen Potentillen. Mit Ausnahme von *P. verna* 18 haben alle Pflanzen die Fähigkeit, ohne vorhergehende Bestäubung Embryonen zu entwickeln. Stets kommt aber diese Eigenschaft nur einem Teil der Eizellen zu. Wahrscheinlich ist der Prozentsatz entwicklungsunfähiger Eizellen sogar noch kleiner, als aus den mitgeteilten Zahlen geschlossen werden könnte, da sich die embryohaltigen Samen in der Regel viel besser analysieren ließen. Auch hinsichtlich des Verhaltens der Polkerne komme ich zu den gleichen Schlüssen wie Gentscheff und Gustafsson. Bei *P. verna* und *P. praecox* ist überhaupt nie, bei *P. argentea* nur einmal Endosperm beobachtet worden.

Meistens verschmelzen die Polkerne nicht einmal miteinander. Offenbar ist somit für die Endospermentwicklung Pollination, wahrscheinlich sogar Befruchtung unerläßlich.

Die Embryonen hingegen vermögen sich ohne Bestäubung, also auch ohne Befruchtung zu entwickeln, allerdings nur bis zu höchstens 100 Zellen und, was mir besonders wesentlich zu sein scheint, niemals in gleicher Weise wie unter dem Einfluß des Endosperms. Die parthenogenetische Embryoentwicklung aller Pflanzen, besonders deutlich aber von *P. praecox,* verläuft immer so, wie wir sie weiter oben (S. 53) als Anomalie beschrieben haben. Kein einziger der 50 parthenogenetisch entstandenen Embryonen von *P. praecox* war normal gebaut. Meist handelte es sich um unregelmäßig geformte Körper, die nicht oder nur undeutlich in Suspensor und eigentlichen Embryo geschieden waren. Wo Suspensoren vorkommen, sind sie zudem abweichend gebaut; sie bestehen stets aus mehreren Reihen kleiner Zellen, die nicht auswachsen und sich auch durch ihren Inhalt nicht von den Zellen des eigentlichen Embryos unterscheiden.

Die vergleichende Untersuchung normaler und parthenogenetisch entstandener Embryonen läßt also den Schluß zu, daß allein das induzierende Endosperm den geregelten Ablauf der autonom begonnenen Embryoentwicklung gewährleistet.

D. Fertilitätsuntersuchungen.

Da sich, wie oben dargetan wurde, die Embryonen der pseudogamen Potentillen auch ohne Befruchtung entwickeln, so wäre zu erwarten, daß sämtliche bestäubten Fruchtknoten normal ausgebildet werden und sowohl Endosperm wie auch Embryonen enthalten. Gleichwohl trifft dies nicht zu, selbst wenn die Blüten reichlich bestäubt worden sind. Schon die makroskopische Untersuchung der Früchte läßt auffallende Unterschiede in der Größe, der Form und der Ausbildung der Fruchtschale erkennen. So ist eine ausgereifte, normale Frucht von *P. verna* eiähnlich, fast ebenso dick wie breit, mit einem meist gelblichen Elaiosom versehen, die Fruchtschale durch netzig angeordnete Leisten runzelig. Daneben gibt es aber auch Nüßchen, die bedeutend kleiner, völlig flach oder nur wenig verdickt sind und deren Wand vollständig glatt ist. Während bei den normalen Nüßchen der Same eng von der Fruchtschale umschlossen ist, füllen die Samen der schlecht ausgebildeten Nüßchen den Raum der Fruchthöhle nur zum kleinsten Teil aus. Zwischen beiden Fruchtformen gibt es Übergänge, so daß es oft schwer fällt, schlecht oder gut ausgebildete Früchte zu unterscheiden. Wenn ich trotzdem versucht habe, die Nüßchen nach ihrer schlechten oder guten Entwicklung zu ordnen, so muß diese Einteilung als mehr oder weniger künstlich aufgefaßt werden. Tatsächlich zeigten die morphologischen

und anatomischen Untersuchungen, daß zumindest unter der Kategorie der « schlechten » Früchtchen Formen verschiedenster Entwicklungsstufen zusammengefaßt worden sind. Einige — die größeren — enthielten Embryonen mit Kotyledonen, die übrigen entweder keine oder dann nur unregelmäßig ausgebildete Keimlinge. Wahrscheinlich war bei den letzteren die Embryo- und Endospermentwicklung frühzeitig eingestellt worden. Physiologisch verhielten sich die schlecht entwickelten Früchte wesentlich anders als die voll entwickelten. Tabelle 6 gibt über die Keimfähigkeit der beiden Fruchtkategorien Aufschluß: Von 296 guten Früchten haben 221 gekeimt, von 133 schlecht entwickelten dagegen nur 2. Schlechte Früchte sind somit fast vollständig steril, die guten dagegen zu annähernd 75 Prozent keimfähig.

Tabelle 6.

Keimungsgeschichte der schlecht und gut entwickelten Früchte.
s = Samen schlecht entwickelter Früchte; g = Samen gut entwickelter Früchte.

Aussaat-nummer	Samenpflanze	Pollenpflanze	Datum der Aussaat	Zahl der Samen		Keimlinge erhalten aus	
				s	g	s	g
37/6	*P. verna* 4 . .	*P. verna* 4 . .	1.8.37	12	15	—	9
37/5	*P. verna* 4 . .	*P. verna* 10 . .	1.8.37	10	15	—	11
37/4	*P. verna* 4 . .	*P. verna* 15 . .	1.8.37	10	12	1	11
37/3	*P. verna* 10 . .	*P. verna* 10 . .	1.8.37	7	27	1	27
37/2	*P. verna* 10 . .	*P. verna* 4 . .	1.8.37	10	20	—	15
37/1	*P. verna* 10 . .	*P. verna* 15 . .	1.8.37	10	20	—	6
37/11	*P. verna* 18 . .	*P. verna* 18 . .	1.8.37	10	6	—	5
37/10	*P. verna* 18 . .	*P. verna* 4 . .	1.8.37	8	8	—	8
37/9	*P. verna* 18 . .	*P. verna* 10 . .	1.8.37	10	22	—	17
37/8	*P. verna* 18 . .	*P. verna* 15 . .	1.8.37	6	6	—	5
37/12	*P. praecox* . .	*P. praecox* . .	1.8.37	20	15	—	12
37/14	*P. praecox* . .	*P. argentea* . .	1.8.37	10	30	—	12
37/13	*P. praecox* . .	*P. canescens* .	1.8.37	10	30	—	25
				133	226	2	163

Daß eine apomiktische Pflanze schlechte, nicht keimfähige Samen ansetzt, ist schon wiederholt beobachtet worden. Å. Gustafsson (1935) hat z. B. bei verschiedenen *Hieracien* außer tauben auch volle, aber nicht keimfähige Früchte gefunden. Er führt die Erscheinung auf das verschiedene Alter der in reifen Samen vorkommenden Embryonen und dieses wieder auf die Unregelmäßigkeit in der Entwicklungszeit der EMZ zurück. Bei *Potentilla* müssen die Verhältnisse noch komplizierter sein, da hier nicht nur die unregelmäßige Entwicklung der Embryo-

säcke, sondern auch der Einfluß des zur Entwicklung des Endosperms notwendigen Pollens eine Rolle spielen kann. Zur Klärung der Frage, welcher der beiden Faktoren die schlechte Ausbildung der Nüßchen verursache, wurden die Früchte der verschiedenen Kreuzungskombinationen getrennt ausgezählt und auch die Zahl der Fruchtknoten bestimmt. Die Ergebnisse dieser an insgesamt 239 Blüten mit 11 458 Fruchtknoten durchgeführten Untersuchungen sind in der Tabelle 7 zusammengestellt. Da die Kreuzbestäubungen über 4 Jahre verteilt werden mußten, leiden die Tabellen unter dem Nachteil, daß hin und wieder Ergebnisse aus verschiedenen Versuchsjahren miteinander verglichen werden müssen. Der Fruchtansatz schwankt aber, wie nicht anders zu erwarten war, innerhalb gewisser Grenzen von Jahr zu Jahr.

Ein Vergleich der aus Selbstbestäubung erhaltenen Nüßchen ergibt zunächst, daß der Fruchtansatz der 8 Versuchspflanzen innerhalb weiter Grenzen variiert. Meist liegen die Zahlen zwischen 30 und 40 %. Sehr groß ist der Fruchtansatz von *P. praecox* mit 46,7 %. Es befinden sich aber bei dieser Pflanze unter der großen Zahl durch Selbstbestäubung erhaltener Früchte viele schlechte (26,8 %). Das gleiche gilt für *P. verna* 18. Hier ist aber auch der Gesamtfruchtansatz sehr klein, nur 15,1 %. Die geringe Samenfertilität von *P. verna* 18 rührt nicht von einer besonders ausgeprägten Selbststerilität her. Vergleiche mit andern Kreuzungskombinationen derselben Versuchspflanze zeigen, daß der Fruchtansatz nirgends über 26 % hinausgeht; die herabgesetzte Samenfertilität dürfte somit kaum in der Herkunft des verwendeten Pollens, sondern eher in den Samenanlagen selber ihre Ursache haben. Diese Erklärung stimmt gut mit den Ergebnissen der embryologischen Untersuchungen überein, die gezeigt haben, daß die Embryosackentwicklung von *P. verna* 18 stärker gestört ist als bei irgendeiner anderen Rasse von *P. verna*. Die Tatsache, daß gleichzeitig auch die Zahl der schlecht entwickelten Früchte sehr groß ist, macht es zumindest wahrscheinlich, daß Störungen in der Embryosackentwicklung die herabgesetzte Samenfertilität von *P. verna* 18 bedingen.

Wie Vergleiche mit andern Kombinationen ergeben, spielen aber noch andere Ursachen mit. Die an *P. verna* 4 ausgeführten Bestäubungen lassen deutlich erkennen, daß der Frucht- und Samenansatz auch von der Beschaffenheit des zugeführten Pollens abhängig ist. In den Rassenkreuzungen dieser Versuchspflanze schwankt der Gesamtfruchtansatz zwischen 42,8 und 62,4 %. Von diesen Früchten sind 27,9 bis 34,4 % normal ausgebildet, 14,9 bis 28 % schlecht entwickelt, also meist weniger als in den Selbstbestäubungen. Besonders gute Resultate — rund 62 % Fruchtansatz — hat dabei die Bestäubung mit Pollen von *P. verna* 18 ergeben, also gerade derjenigen Pflanze mit der prozentual geringsten Pollenfertilität. Die Pollenfertilität ist somit für den Fruchtansatz nicht bestimmend.

Tabelle 7.

Ergebnisse der Fertilitätsuntersuchungen.

s = schlecht entwickelte Früchte; g = gut entwickelte Früchte.

Versuchspflanze und Bestäubungsmodus	Versuchsjahr	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der Fruchtknoten	Zahl der Blüten mit Fruchtansatz	Fruchtansatz					
					total			in % der Fruchtknoten		
					s	g	s+g	s	g	s+g
P. verna 3 × *P. verna* 3 .	1940	2	70	2	17	31	48	24,3	44,3	68,6
P. verna 3 × *P. verna* 4 .	1940	2	60	2	3	2	5			
	1941	4	122	4	9	60	69			
		6	182	6	12	62	74	6,6	34,1	40,7
P. verna 3 × *P. praecox* .	1940	2	67	2	17	3	20	25,4	4,5	29,9
		10	319	10	46	96	142			
P. verna 4 × *P. verna* 4 .	1937	5	160	5	28	34	62			
	1938	1	30	1	6	7	13			
	1940	1	29	1	4	3	7			
		7	219	7	38	44	82	17,3	20,1	37,4
P. verna 4 × *P. verna* 3 .	1941	5	109	5	20	34	54	18,3	31,2	49,5
P. verna 4 × *P. verna* 10 .	1937	4	124	4	14	23	37			
	1938	3	98	3	19	39	58			
		7	222	7	33	62	95	14,9	27,9	42,8
P. verna 4 × *P. verna* 15 .	1937	2	68	2	26	19	45			
	1938	2	54	2	3	21	24			
		4	122	4	29	40	69	23,8	32,8	56,6
P. verna 4 × *P. verna* 18 .	1940	7	218	7	61	75	136	28,0	34,4	62,4
P. verna 4 × *P. praecox* .	1937	2	65	2	10	5	15			
	1938	6	137	5	17	2	19			
		8	202	7	27	7	34	13,4	3,5	16,8
P. verna 4 × *P. hept.* . .	1937	4	88	2	—	2	2	—	2,3	2,3
		42	1180	39	210	262	472			

Versuchspflanze und Bestäubungs-modus	Versuchsjahr	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der Fruchtknoten	Zahl der Blüten mit Fruchtansatz	Fruchtansatz					
					total			in % der Fruchtknoten		
					s	g	s+g	s	g	s+g
P. verna 10 × *P. verna* 10	1937 1938	5 1	158 31	5 1	17 —	40 3	57 3			
		6	189	6	17	43	60	9,0	22,7	31,7
P. verna 10 × *P. verna* 4 .	1937	6	204	6	22	43	65	10,8	21,1	31,9
P. verna 10 × *P. verna* 15	1937	5	167	5	24	42	66	14,4	25,1	39,5
P. verna 10 × *P. verna* 18	1938 1940	1 5	22 164	1 5	4 37	1 72	5 109			
		6	186	6	41	73	114	22,0	39,2	61,3
P. verna 10 × *P. praecox*	1938 1940	5 3	223 103	4 3	10 14	— 6	10 20			
		8	326	7	24	6	30	7,4	1,8	9,2
P. verna 10 × *P. hept.* .	1937 1938	5 1	157 48	2 1	— 2	2 3	2 5			
		6	205	3	2	5	7	1,0	2,4	3,4
		37	1277	33	130	212	342			
P. verna 15 × *P. verna* 15	1937 1938	3 7	86 247	3 7	11 45	2 75	13 120			
		10	333	10	56	77	133	16,8	23,1	39,9
P. verna 15 × *P. verna* 10	1937	2	51	2	20	9	29	39,2	17,6	56,9
P. verna 15 × *P. praecox*	1938	4	140	4	23	1	24	16,4	0,7	17,1
P. verna 15 × *P. hept.* .	1937 1938	1 2	31 62	— —	— —	— —	— —			
		3	93	—	—	—	—	0	0	0
		19	617	16	99	87	186			

Versuchspflanze und Bestäubungsmodus	Versuchsjahr	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der Fruchtknoten	Zahl der Blüten mit Fruchtansatz	Fruchtansatz total s	Fruchtansatz total g	Fruchtansatz total s+g	Fruchtansatz in % der Fruchtknoten s	Fruchtansatz in % der Fruchtknoten g	Fruchtansatz in % der Fruchtknoten s+g
P. verna 18 × *P. verna* 18	1937	4	161	4	23	8	31			
	1938	6	228	3	6	2	8			
	1939	3	107	3	20	16	36			
		13	496	10	49	26	75	9,9	5,2	15,1
P. verna 18 × *P. verna* 4 .	1937	3	113	3	11	11	22			
	1940	2	73	1	—	3	3			
		5	186	4	11	14	25	5,9	7,5	13,4
P. verna 18 × *P. verna* 10	1937	5	181	5	17	30	47			
	1938	4	132	4	21	13	34			
		9	313	9	38	43	81	12,1	13,7	25,9
P. verna 18 × *P. verna* 15	1937	2	81	2	11	6	17			
	1938	4	143	4	25	13	38			
		6	224	6	36	19	55	16,1	8,5	24,6
P. verna 18 × *P. praecox*	1938	5	263	5	34	16	50	12,9	6,1	19,0
P. verna 18 × *P. hept.* .	1937	5	166	—	—	—	—			
	1938	5	174	1	7	—	7			
		10	340	1	7	—	7	2,1	—	2,1
		48	1822	35	175	118	293			
P. praecox × *P. praecox* .	1937	3	166	3	73	33	106			
	1938	5	281	5	45	53	98			
	1939	1	52	1	10	11	21			
	1940	1	49	1	19	12	31			
		10	548	10	147	109	256	26,8	19,9	46,7
P. praecox × *P. verna* 3 .	1937	1	62	1	6	1	7	9,7	1,6	11,3
P. praecox × *P. verna* 4 .	1938	6	330	6	27	128	155	8,2	38,8	47,0
P. praecox × *P. verna* 10	1938	1	60	1	2	22	24			
	1940	3	163	3	26	83	109			
		4	223	4	28	105	133	12,6	47,1	59,6
P. praecox × *P. verna* 15	1938	6	329	6	21	115	136	6,4	34,9	41,3
P. praecox × *P. verna* 18	1938	4	219	4	44	62	106			
	1939	1	51	1	8	19	27			
	1940	1	56	1	6	37	43			
		6	326	6	58	118	176	17,8	36,2	54,0

Versuchspflanze und Bestäubungs-modus	Versuchsjahr	Zahl der bestäubten Blüten	Zahl der Fruchtknoten	Zahl der Blüten mit Fruchtansatz	Fruchtansatz					
					total			in % der Fruchtknoten		
					s	g	s+g	s	g	s+g
P. praecox × *P. hept.* . .	1938	3	174	1	10	1	11	5,7	0,6	6,3
P. praecox × *P. arg.* . .	1937	4	234	4	40	100	140			
	1938	3	162	3	24	29	53			
		7	396	7	64	129	193	16,2	32,6	48,7
P. praecox × *P. can.* . .	1937	4	202	4	17	81	98			
	1939	1	56	1	2	19	21			
		5	258	5	19	100	119	7,4	38,8	46,1
		48	2646	46	380	806	1186			
P. arg. × *P. arg.* . . .	1938	1	52	1	6	10	16	11,5	19,2	30,8
P. arg. × *P. verna* 3 . .	1938	2	109	2	10	17	27			
	1940	2	103	2	2	26	28			
		4	212	4	12	43	55	5,7	20,3	25,9
P. arg. × *P. praecox* . .	1938	3	165	3	6	32	38	3,6	19,4	23,0
P. arg. × *P. can.* . . .	1938	4	222	4	3	16	19	1,4	7,2	8,6
		12	651	12	27	91	115			
P. can. × *P. can.* . . .	1938	5	607	5	58	119	177			
	1939	2	229	2	21	85	106			
		7	836	7	79	204	283	9,4	24,4	33,8
P. can. × *P. verna* 3 . .	1938	5	668	5	9	96	105			
	1940	1	136	1	4	58	62			
		6	804	6	13	154	167	1,6	19,2	20,8
P. can. × *P. praecox* . .	1938	1	132	1	24	67	91			
	1940	4	541	4	98	145	243			
		5	673	5	122	212	334	18,1	31,5	49,6
P. can. × *P. arg.*	1938	5	633	5	34	178	212	5,4	28,1	33,5
		23	2946	23	248	748	996			

Auffallend gering ist aber gegenüber den Rassenkreuzungen der Fruchtansatz in den Artkreuzungen. 88 mit Pollen von *P. heptaphylla* bestäubte Fruchtknoten haben im ganzen nur zwei gute Früchte ergeben. In der Kombination *P. verna* 4 × *P. praecox* haben sich von 202 Fruchtknoten nur 34 (= 16,8 %) weiterentwickelt, nur 7 (= 3,5 %) waren normal gebaut. Die Zahl der schlechten Früchte ist also fast viermal so groß als die der guten, ein Verhältnis, das sonst in keiner anderen Kombination mehr wiederkehrt. Mit Pollen von *P. praecox* sind nur 8 Blüten bestäubt worden. Trotzdem betrachte ich die Ergebnisse als gesichert, um so mehr als auch alle andern Stammpflanzen von *P. verna* sich genau gleich verhalten. Stets ist der Fruchtansatz mit Pollen von *P. heptaphylla* sehr gering, etwas größer, aber immer noch sehr schlecht, mit Pollen von *P. praecox*. Bei allen Rassen von *P. verna* ist auch die Zahl guter Früchte aus der letzteren Kombination gering im Verhältnis zu den schlechten, und mit alleiniger Ausnahme von *P. verna* 18 übersteigt in den andern Kombinationen die Zahl der guten Früchte nie die der schlechten. Insgesamt sind 998 Fruchtknoten der verschiedenen Rassen von *P. verna* mit Pollen von *P. praecox* bestäubt worden: 158 Früchte, 33 gute und 125 schlechte, gingen aus den Bestäubungen hervor. Das Verhältnis gute Früchte zu schlechte Früchte beträgt also wieder fast 1 : 4.

Aus den mitgeteilten Versuchsergebnissen geht klar hervor, daß auch die Beschaffenheit des Pollens die Frucht- und Samenentwicklung der verschiedenen Rassen von *P. verna* beeinflußt. In welcher Art und Weise, kann natürlich aus der Samenzahl allein nicht geschlossen werden. Die Tatsache, daß nicht nur der Fruchtansatz kleiner ist, sondern auch eine besonders große Zahl schlechter Samen ausgebildet werden, spricht indessen dafür, daß nicht die Unfähigkeit den Griffel zu durchwachsen, sondern die Ungleichheit der Gameten, des generativen, männlichen Kernes einerseits und des sekundären Embryosackkernes anderseits, die Fertilität herabsetzt.

P. praecox scheint sich etwas anders zu verhalten. In der Kreuzung *P. praecox* × *P. heptaphylla* ist der Fruchtansatz zwar ebenfalls niedrig. Alle andern Kombinationen fallen aber durch gute Fertilität auf. Bemerkenswerterweise ergeben die Kreuzungen mit allen Stammpflanzen von *P. verna*, im Gegensatz zu den reziproken Kombinationen, nicht nur gleichviel, sondern eher mehr und bessere Früchte als die Selbstbestäubungen. 1270 mit Pollen von *P. verna* bestäubte Fruchtknoten entwickelten 607 (= 47,8 %) Früchte; davon waren 467 (= 36,8 %) gut und nur 140 (= 11 %) schlecht entwickelt; also gerade umgekehrt wie bei *P. verna*.

Über die Fertilität von *P. canescens* kann nur wenig ausgesagt werden. Diese Art scheint sich ähnlich wie *P. praecox* zu verhalten. In den meisten Kreuzungen war der Fruchtansatz gut; nur in der Kreu-

zung mit *P. verna* 3 als Pollenpflanze wurden etwas weniger Früchte entwickelt. Ein Einfluß der Pollenpflanze ist also auch in diesem Falle nicht zu verkennen.

E. Besprechung der Ergebnisse.

1. Somatische und generative Aposporie in der Familie der Rosaceen.

Die Embryosäcke apomiktischer Pflanzen entstehen entweder aus den Embryosackmutterzellen oder aus Zellen der dem Archespor benachbarten vegetativen Gewebe. Bei beiden Arten der Entwicklung wird die Chromosomenzahl nicht reduziert. Wegen dieses gemeinsamen Merkmales hat A. Chiarugi (1936) den Begriff Aposporie auf beide Fälle übertragen. Der genannte Forscher definiert «Aposporie» als Entwicklung eines Gametophyten ohne vorausgegangene Reduktionsteilung, gleichgültig aus welchem Gewebe der Embryosack hervorgegangen ist. Dabei wird die Entstehung eines Gametophyten aus generativen Zellen (EMZ) mit unterdrückter Reduktionsteilung als « *Aposporia goniale* », die Entwicklung eines diploiden Gametophyten aus somatischen Zellen als « *Aposporia somatica* » bezeichnet.

Der Inhalt des Begriffes Aposporie deckt sich nicht bei allen Embryologen mit der von Chiarugi vorgeschlagenen Definition. O. Rosenberg (1930) versteht unter *Aposporie* lediglich Gametophytenbildung aus einer somatischen Zelle des Sporophyten, was dem Terminus « Aposporia somatica » Chiarugis entsprechen würde, läßt aber, wie aus einer Bemerkung seiner Arbeit über Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen hervorgeht (vgl. O. Rosenberg, 1930, S. 4), auch die Auffassung Chiarugis gelten. O. Renner (1916) hat für das Ausbleiben der Reduktionsteilung den Ausdruck *Apomeiosis* vorgeschlagen und G. Edmann (1931), der ihm darin folgt, möchte den Terminus « Aposporia somatica » durch den Rosenbergschen Ausdruck *Aposporie,* den Terminus « Aposporia goniale » durch *Diplosporie* ersetzen. Wir werden uns im folgenden an die Terminologie Chiarugis halten, da diese unserer Ansicht nach das vorliegende Tatsachenmaterial am besten ordnen läßt, und verstehen deshalb unter *generativer Aposporie* (Aposporia goniale) die Entstehung eines Gametophyten aus generativen Zellen mit unterdrückter Reduktionsteilung, unter *somatischer Aposporie* die Entstehung eines diploiden Gametophyten aus somatischen Zellen.

Ich bin mir dabei wohl bewußt, daß es nicht in jedem Einzelfalle gelingt, zu entscheiden, ob generative oder somatische Aposporie vorliegt. Das gilt besonders für die mit vielzelligem Archespor ausgestatteten Rosaceen, wie *Alchemilla, Sorbus* und *Potentilla.* Nach meinen Beobachtungen an letzterer Gattung läßt sich nur während des Stadiums der Herausdifferenzierung der Embryosackzellen beurteilen, ob

der Embryosack aus generativen oder somatischen Zellen entstanden ist. Später verwischen sich die Grenzen zwischen beiden Gewebearten so sehr, daß über die Herkunft der Gametophyten nichts mehr ausgesagt werden kann.

Meine embryologischen Untersuchungen haben aber doch mit Sicherheit für *P. verna* generative Aposporie nachgewiesen. Nur *P. verna* 18 zeigt hin und wieder neben generativer auch somatische Aposporie. Der Embryosack kann aus allen Zellen des Archespors hervorgehen, nur nicht aus der obersten Zelle jeder Reihe, die ihrer Lage und Form nach am besten als Deckzelle bezeichnet wird. *P. verna* unterscheidet sich in dieser Hinsicht wesentlich von den andern apomiktischen Rosaceengattungen.

Nach Sv. Murbeck (1901) und G. Böös (1917) gibt das mehrzellige primäre Archespor aller apomiktischen *Alchemillen* zuerst, wie bei *P. verna,* einige Deckzellen ab. Dann aber wächst eine zentrale oder axile Archesporzelle stärker aus als die übrigen. Ihr Kern geht ins Synapsisstadium über, degeneriert aber bald und die EMZ wird darauf von den benachbarten Zellen verdrängt. Die ursprünglich aus dem primären Archespor stammenden seitlichen Zellen teilen sich mitotisch zweimal, so daß Reihen von drei bis vier Zellen auftreten. Aus einer von ihnen entwickelt sich später der Embryosack. Murbeck und Böös betrachten die beiden Teilungen der seitlichen Archesporzellen als Tetradenteilung ohne Reduktion der Chromosomenzahl. E. Strasburger (1905) dagegen faßt sie als rein vegetative Teilungen auf. Ein Vergleich mit *P. verna* ergibt eine auffallende Ähnlichkeit der ersten Entwicklungsstadien des Archespors (Abgliederung der Deckzellen) mit jenen von *Alchemilla.* Erst später, mit der Herausdifferenzierung der axilen EMZ machen sich Unterschiede geltend. Die seitlichen Zellreihen bekommen dann bei *Alchemilla* einen rein vegetativen Charakter, bei *Potentilla* dagegen behalten sie noch lange den Archesporcharakter bei. Nach G. Böös (1924) zeigen sich aber bei *Alchemilla arvensis,* einer nach seiner Meinung ebenfalls apomiktischen Art, in den seitlichen Zellreihen doch hin und wieder meiotische Prophasen und Plasma, das dem der axilen Zellen entspricht. Man wird also wohl der Wahrheit am nächsten kommen, wenn man die seitlichen Zellreihen der apomiktischen Alchemillen als vegetativ gewordene Archesporzellen auffaßt. Die beiden mitotischen Zellteilungen könnten dann am besten mit den Teilungen verglichen werden, die bei *P. verna* zum vielzelligen Archespor führen.

Ähnliche Verhältnisse hat A. Liljefors (1934) auch bei *Sorbus fennica* angetroffen. Wie bei *Alchemilla arvensis* kann die axile EMZ dieser Art die mit Reduktion der Chromosomenzahl verbundene Tetradenteilung durchführen. Die Makrosporen sterben aber dann ab, und die Zellen der lateralen Zellreihen, die manchmal Synapsis zeigen, über-

nehmen ihre Funktionen und bilden einen diploiden Embryosack. Nach Liljefors liegt bei *Sorbus fennica* Aposporie (im Sinne von somatischer Aposporie) vor. Er schreibt darüber (vgl. A. Liljefors, 1934, S. 296): « Nicht nur die Tatsache, daß die potentiellen Archesporeigenschaften der lateralen Zellen eine Homologisierung mit Makrosporen verhindern, sondern auch die Erkenntnis, eine Deckzelle kann zum Embryosack werden, sprechen für die Richtigkeit jener Auffassung. »

Wir können also feststellen, daß innerhalb der Rosaceen Übergänge von mehr- zu einzelligen Archesporen vorkommen. Mehrzellig sind die Archespore von *Rosa* (vgl. G. Täckholm, 1923) und *Potentilla*. Das Archespor von *Alchemilla* ist ursprünglich mehr-, später einzellig. Die seitlichen Zellen sind in den vegetativen Zustand übergegangen, zeigen aber manchmal noch Merkmale von Archesporzellen. Die Gattung *Sorbus* entwickelt ebenfalls nur einzellige Archespore mit sporadischem Rückfall der lateralen Zellen in den Archesporzustand. Wahrscheinlich hat der ganze Vorgang mit der apomiktischen Fortpflanzung nichts zu tun, d. h. er ist weder Ursache noch Folge davon; denn nach Liljefors verhält sich die sexuell normale Art *Sorbus aucuparia* in bezug auf den Bau des Archespors genau gleich wie die apospore Art *Sorbus fennica*. Das ist ein Grund mehr, die Ansicht von Murbeck und Böös über den morphologischen Wert der lateralen Zellreihen abzulehnen.

Da sich bei *Alchemilla* und *Sorbus fennica* nur die Zellen der lateralen Zellreihen zu diploiden Embryosäcken entwickeln, die eigentlichen EMZ aber zugrunde gehen, liegt für beide Gattungen in dem Sinne ein Übergang zwischen generativer und somatischer Aposporie vor, daß der Embryosack aus somatisch gewordenen Archesporzellen entsteht. *P. verna,* wahrscheinlich auch *P. hirta* (vgl. N. Shimotomai, 1935), sind meines Wissens die einzigen apomiktischen Rosaceen, für die generative Aposporie mit Sicherheit nachgewiesen worden ist.

Somatische Aposporie scheint in der Familie der Rosaceen viel verbreiteter zu sein. Nicht nur sind alle *Alchemilla*arten und *Sorbus fennica* als somatisch apospor zu betrachten, auch die Embryosäcke der meisten *Potentilla*arten, nämlich *P. canescens, P. argentea, P. praecox* und wahrscheinlich auch *P. erecta* (vgl. A. Fohrenbacher, 1914) entwickeln sich aus vegetativen Zellen. Die Initialzellen für die weiblichen Gametophyten werden aber bei allen genauer untersuchten Potentillen mit somatischer Aposporie im Gegensatz zu den Alchemillen und *Sorbus fennica,* nicht von den seitlich des Archespors gelegenen Zellreihen, sondern vom Chalazagewebe geliefert. Bemerkenswerterweise unterscheiden sich die Zellen dieses Gewebes schon in einem frühen Entwicklungszustand deutlich von den entsprechenden Zellen der gene-

rativ aposporen *P. verna* durch die Größe des Kernes, vor allem aber durch das dichte und stets stark färbbare Zytoplasma.

Das generative Gewebe der somatisch aposporen Potentillen erfährt, von seltenen Ausnahmen abgesehen, im Verlaufe der Embryosackentwicklung keinerlei Veränderung. Die Kerne der EMZ bleiben bis zur Auflösung oder vollständigen Degeneration im Synapsisstadium stecken. In einer einzigen Zelle von *P. argentea* konnte ein normales meiotisches Anaphasestadium der ersten Teilung wahrgenommen werden. Haploide Embryosäcke werden aber wohl bei allen von mir untersuchten Potentillen nicht oder nur noch sehr selten ausgebildet. Die EMZ haben also die Fähigkeit, sich generativ weiterzuentwickeln, fast vollständig verloren. Dagegen kann sich gelegentlich eine Archesporzelle, wie eine Beobachtung an *P. praecox* zeigt, zu einem diploiden Embryosack umwandeln. Der gegenteilige Fall — gelegentliche Ausbildung diploider Embryosäcke aus somatischen Zellen bei sonst generativ aposporen Pflanzen — ist ebenfalls, bei *P. verna* 18, gefunden worden. Diese Beobachtungen zeigen, daß manchmal beide Gewebe, das chalazale und das archesporiale, potentiell zur Entwicklung aposporer Embryosäcke befähigt sind. In der Regel wird aber eines der beiden Gewebe als Bildungszentrum für die diploiden weiblichen Gametophyten bevorzugt, bei *P. verna* das Archespor, bei *P. canescens, P. argentea* und *P. praecox* das Chalazagewebe.

Die Faktoren, die bei der Auslese der Embryosackzellen wirken, sind uns nicht bekannt. Die Unterschiede im Bau des Chalazagewebes zwischen Arten mit generativer Aposporie einerseits und somatischer Aposporie anderseits zeigen, daß die Tendenz, zu Embryosäcken auszuwachsen, in den Chalazazellen somatisch aposporer Arten schon in einem sehr frühen Entwicklungszustand vorhanden sein muß. Die Archesporzellen sind dann stets noch vollkommen normal und zeigen keinerlei Anzeichen von Degeneration. Nekrohormone (vgl. G. Haberlandt, 1921, 1922) können also in diesem Falle die somatischen Zellen nicht zur Entwicklung veranlaßt haben. Das gleiche gilt auch für Arten mit generativer Aposporie. Die Ansicht Strasburgers (1905), die apospore Entwicklung des Gametophyten beruhe auf einer Förderung der Nahrungszufuhr, kommt für die uns hier beschäftigende Frage ebenfalls nicht in Betracht. Es ist nicht einzusehen, warum bei gleichem morphologischem Bau der Samenanlagen das eine Mal das Archespor, das andere Mal das Chalazagewebe besser ernährt werden soll. Ob die somatischen oder generativen Zellen zu Embryosäcken auswachsen, hängt meiner Meinung nach eher von einer latenten, vermutlich erblich fixierten, Entwicklungstendenz ab, welche einem der beiden Gewebe immanent ist.

Auf die Entwicklung und den Bau der Embryosäcke hat die ursprüngliche Verschiedenheit der Ausgangszellen keinen Einfluß. In

beiden Fällen verläuft die Entwicklung vollkommen gleich. Nachdem die Kerne der generativen Zellen von *P. verna* das Synapsisstadium zurückgebildet haben und sich das Zytoplasma umgewandelt hat, unterscheiden sich die EMZ in keiner Weise von den aus dem Chalazagewebe stammenden Embryosackzellen. Ähnliche Beobachtungen haben auch A. Chiarugi und E. Francini (1930) an *Ochna serrulata* gemacht. Nach den beiden Autoren kann von einem bestimmten Entwicklungsstadium an nicht mehr beurteilt werden, ob die Zellen, die den diploiden Embryosack liefern, aus dem Archespor oder der Nuzellusepidermis hervorgegangen sind.

Bei andern apomiktischen Arten sind die Unterschiede zwischen beiden Entwicklungstypen größer. Vor allem erinnern die den Meiosen entsprechenden Kernteilungen generativ aposporer Pflanzen oft mehr an Reduktionsteilungen. Das ist bei allen Arten mit Restitutionskernbildung und pseudohomöotyper Teilung (vgl. Å. Gustafsson, 1935, 1938) der Fall. Offenbar ist bei diesen Arten die Tendenz, die Reduktionsteilung durchzuführen, stärker als bei *P. verna*. Die somatischen Embryosackzellen zeigen dagegen diese Erscheinung nie, wohl weil sie von Anfang an vegetativ orientiert sind. Die verschiedenen Teilungstypen der EMZ apomiktischer Pflanzen lassen sich aber nicht scharf voneinander abgrenzen. Es existieren zwischen ihnen Übergänge, besonders zwischen der pseudohomöotypischen und der « sogenannt somatischen » Teilung. Wir stimmen deshalb mit A. Chiarugi und E. Francini (1930, S. 53) überein, wenn sie mit Bezug auf die Embryosackentwicklung von *Ochna serrulata* schreiben : « che fra i due tipi di aposporia vi è un'innegabile parentela e un graduale passaggio ».

2. Die Embryosackentwicklung pseudogamer und autonom apomiktischer Pflanzen.

Pseudogam entstandene Pflanzen haben entweder die haploide oder die diploide Chromosomenzahl der Mutterpflanze. Im ersteren Falle hat sich eine haploide, im letzteren eine diploide Eizelle ohne Befruchtung, aber unter dem Einfluß des Pollenkornes, entwickelt. Pseudogamie mit haploider Nachkommenschaft ist verständlicherweise nie obligat, kommt aber als Ausnahmeerscheinung bei einer großen Zahl von sonst normal sexuellen Pflanzen vor (vgl. die Zusammenstellung von F. v. Wettstein in C. Correns, 1937, S. 89).

Pseudogamie mit diploider Nachkommenschaft, die uns hier ausschließlich beschäftigen soll, ist bisher nur für *Hypericum perforatum* (K. L. Noack, 1939), *Poa pratensis* (E. Åkerberg, 1942), einige Arten der Gattung *Rubus* (M. B. Crane, P. T. Thomas, 1940) und *Potentilla* einwandfrei nachgewiesen worden. Wahrscheinlich pflanzt sich auch *Atamasco texana* (L. Pace, 1913) pseudogam fort;

es sind aber für diese Pflanze die notwendigen Kastrations- und Kreuzungsversuche noch nicht durchgeführt worden. Ob auch *Zygopetalum Mackayi* pseudogam ist, scheint trotz der embryologischen Untersuchungen von K. Suessenguth (1923) noch nicht sicher zu sein; die ersten Entwicklungsstadien der weiblichen Gametophyten sind noch zu ungenügend bekannt; es besteht die Möglichkeit, daß nicht Pseudogamie, sondern stimulative Nuzellarembryonie vorliegt.

Nach den embryologischen Untersuchungen von K. L. Noack an *Hypericum perforatum* und von E. Åkerberg an *Poa pratensis* entwickeln sich die Embryosäcke dieser zwei Arten aus somatischen Zellen des Nuzellus. Die gleiche Beobachtung habe ich auch an *P. canescens*, *P. argentea* und *P. praecox* gemacht. Auch für *Rubus nitidioides* (P. T. Thomas, 1940) wurde apospore Embryosackentwicklung angegeben. Die Embryosäcke von *Potentilla verna* und wahrscheinlich auch jene von *P. hirta* (N. Shimotomai, 1935) entstehen hingegen fast ausschließlich aus den Zellen des Archespors. Damit ist erstmals auch für pseudogame Arten generative Aposporie nachgewiesen worden. Pseudogamie kann also sowohl im Anschluß an somatische, wie an generative Aposporie auftreten.

In bezug auf die Herkunft der weiblichen Gametophyten verhalten sich also die pseudogamen Pflanzen wie die apogamen und parthenogenetischen. Aber auch hinsichtlich der Entwicklung des Embryosackes sind keine wesentlichen Unterschiede vorhanden. Die Entwicklungsvorgänge, die in den Samenanlagen von *P. verna* nachgewiesen worden sind, können auch bei autonom apomiktischen Arten, wie *Antennaria alpina* (H. O. Juel, 1900) vorkommen. In beiden Fällen teilen sich die Kerne der Embryosackzellen nach dem somatischen Teilungstypus, ohne daß dabei eine Schwesterzelle abgegliedert wird. Es ist deshalb verständlich, daß auch in bezug auf den Bau des Embryosackes pseudogamer und autonom apomiktischer Pflanzen vollständige Übereinstimmung herrscht. Herkunft und Entwicklung üben somit auf die Art der apomiktischen Fortpflanzung keinen Einfluß aus. Die Eizellen aposporer Embryosäcke sind also nicht notwendigerweise dazu befähigt, normale Embryonen autonom zu entwickeln. Wahrscheinlich können sich zwar die Eizellen aller pseudogamen Arten ohne äußeren Anstoß teilen. Zur vollständigen Entwicklung eines Embryos ist aber der Einfluß des Pollenschlauches, vielleicht sogar Befruchtung des Embryosackkernes notwendig. *Apospore Entwicklung eines Embryosackes und autonome Entwicklung eines normalen, d. h. funktionsfähigen Embryos, sind also zwei voneinander unabhängige Teilprozesse der apogamen Fortpflanzung.*[1]

Die autonome Entwicklung der Eizellen apogamer (i. S. von A. Ernst, 1918) Pflanzen scheint gewöhnlich auch mit Befruchtungs-

[1] Vergl. auch Å. Gustafsson (1938).

unfähigkeit verbunden zu sein. Wenigstens sind bis jetzt noch keine Beobachtungen gemacht worden, die darauf schließen ließen, daß durch Befruchtung solcher Eizellen Bastarde entstanden sind. Bei pseudogamen Arten liegen die Dinge anders. Wie schon K. L. Noack (1939) für *Hypericum perforatum* festgestellt hat und wie ich nun auch für einige *Potentilla*arten bestätigen kann, sind die diploiden Eizellen aposporer Embryosäcke zwar nicht befruchtungsbedürftig, wohl aber befruchtungsfähig. Daraus geht aber hervor, daß Aposporie, generative so gut wie somatische, nicht notwendigerweise die Befruchtung der Eizelle verunmöglicht. Diese Tatsache ist für die Formenbildung pseudogamer Pflanzen von erheblicher Bedeutung und dürfte dort, wo Aposporie obligat ist, wie bei *Potentilla verna* 4, eine wichtige Quelle für die Entstehung der Formenmannigfaltigkeit sein.

3. Der Einfluß des Endosperms auf die Embryobildung.

Die vorausgegangenen Abschnitte haben gezeigt, daß die Embryosackentwicklung der pseudogamen und die der apogamen Pflanzen gleich verläuft. Unterschiede treten erst mit der Entwicklung der Eizellen zu Embryonen auf. Die diesbezüglichen Untersuchungen sind auf Seite 54 dargelegt und teilweise schon ausgewertet worden.

Festgehalten seien folgende Ergebnisse :

1. Die Eizellen entwickeln sich zum Teil autonom.
2. Die autonom entwickelten Embryonen sind anormal gebaut und nicht funktionsfähig.
3. Normale, d. h. funktionsfähige Embryonen werden nur in endospermhaltigen Samenanlagen ausgebildet.
4. Endosperm entwickelt sich nur nach erfolgter Bestäubung.

In der zweiten und vierten, vielleicht auch in der dritten Eigenschaft unterscheidet sich die pseudogame Fortpflanzung der Potentillen von der Fortpflanzung apogamer Arten. Während bei den letzteren alle Entwicklungsprozesse, die zur Bildung eines Samens führen, ohne jeden nachweisbaren äußeren Anstoß erfolgen, bedürfen die Samenanlagen der Potentillen und anderer pseudogamer Arten der Bestäubung, um ein im Verlauf der Embryoentwicklung auftretendes Hindernis zu überwinden. Bei den Potentillen wirkt sich also die Bestäubung nicht in der Weise aus, daß dadurch die Eizelle zur Entwicklung angeregt würde, sondern sie gewährleistet lediglich den geordneten Ablauf des Embryowachstums. Die Regulation der Embryoentwicklung geht aber nicht direkt vom Pollen aus. Wie bei der normal sexuellen Fortpflanzung wächst zwar der Pollenschlauch durch Griffel, Fruchtknotenhöhle und Mikropyle in den Nuzellus hinein. In fast allen bestäubten Samen-

anlagen können Reste des Pollenschlauches in der Nähe der Eizellen festgestellt werden. Leider entziehen sich die weiteren Vorgänge, wegen der schlechten Färbbarkeit der betreffenden Stadien, unserer Kenntnis. Wir wissen also nicht, ob der eine der generativen Kerne in die Eizelle eindringt, wie das bei der induzierten, haploiden Parthenogenesis von *Solanum nigrum* nach C. A. Jörgensen (1928) der Fall ist. Dagegen haben G. Gentscheff und Å. Gustafsson (1940) durch Auszählen der Chromosomen sich teilender Endospermkerne je einer Rasse von *P. collina* und *P. argentea* festgestellt, daß der eine der beiden generativen Kerne mit dem sekundären Embryosackkern verschmilzt. Diese Beobachtung ergänzt die Ergebnisse der Kastrationsversuche und zeigt, daß durch die Bestäubung in erster Linie der Embryosackkern zur Entwicklung angeregt wird. Erst nachträglich macht sich auch ein Einfluß auf das Embryowachstum bemerkbar. Morphologisch normale Embryonen werden nur in solchen Samenanlagen gefunden, die Endosperm enthalten. Es besteht also offensichtlich zwischen Endosperm- und Embryobildung ein Abhängigkeitsverhältnis derart, daß sich normale, funktionsfähige Embryonen nur dann entwickeln, wenn auch Endosperm zur Ausbildung kommt. Ist dies aber der Fall, so hat das Endosperm nicht nur trophische Funktionen, sondern übt irgendwie, vielleicht durch Hormone, auch einen organisatorischen Einfluß auf den Embryo aus.

Beobachtungen über die Beeinflussung der Embryobildung durch das Endosperm sind auch bei andern pseudogamen Pflanzen gemacht worden, unseres Wissens die erste von L. Pace (1913) an *Atamasco texana*. Die genannte Pflanze entwickelt ausschließlich diploide Embryosäcke. Die Pollenkörner dagegen sind haploid und voll funktionsfähig. Sie treiben Keimschläuche aus, die in die Embryosäcke eindringen, wobei der erste generative Kern zwar in die Eizelle einwandert, aber nie mit dem Eikern verschmilzt. Der zweite generative Kern vereinigt sich dagegen mit dem sekundären Embryosackkern, worauf ein befruchtetes Endosperm entsteht. Leider hat es die Autorin unterlassen, Kastrations- und Kreuzungsversuche auszuführen, so daß nicht mit Sicherheit gesagt werden kann, ob *Atamasco texana* nur nach stattgefundener Bestäubung Samen ansetzt. Auch ist uns über das Verhalten der Eizelle in unbestäubten Blüten nichts Näheres bekannt. Immerhin ist es aber wahrscheinlich, daß sich auch in diesem Falle die Samen ähnlich entwickeln wie bei *Potentilla*.

Etwas komplizierter scheinen die Verhältnisse bei der tetraploiden Form von *Allium odorum* zu liegen. Nach J. Modilewski (1930) entwickeln kastrierte Blüten dieser Pflanze keine Samen. Trotzdem aber können in fünf bis elf Tage nach der Kastration untersuchten Blüten Embryonen nachgewiesen werden. Diese gehen meist aus den Eizellen

hervor, häufig aber auch aus den Antipoden und seltener aus den Synergiden. Einer Mitteilung G. Haberlandts (1925) zufolge dürften auch hier die Embryonen nicht normal gebaut sein. Der Autor spricht von unregelmäßigen Zellkörpern, deren Embryocharakter früher von Modilewski bestritten worden sei. Endospermbildung unterbleibt nach Modilewski ähnlich wie bei den pseudogamen Potentillen in kastrierten Blüten. Da sowohl die Samenanlagen wie auch der Fruchtknoten, sofern keine Bestäubung erfolgt, degenerieren, zieht Modilewski den Schluß, daß zwischen der Degeneration des Fruchtknotens und dem Ausbleiben der Endospermbildung irgendein Zusammenhang bestehen müsse und fährt fort (vgl. J. Modilewski, 1930, S. 290): « Es entsteht unwillkürlich der Gedanke, daß wenigstens bei *Allium odorum* das Endosperm mit dem umgebenden Plasma einen gewissen Einfluß auf die weitere Entwicklung der Samenanlage und des Fruchtknotens ausübt. » Im Gegensatz zu der Ansicht Haberlandts und in Übereinstimmung mit unserer eigenen soll nach Modilewski die Embryobildung nicht einfach von der Bestäubung oder dem wachsenden Pollenschlauch direkt ausgehen, sondern indirekt vom befruchteten oder mindestens in Entwicklung begriffenen Endosperm aus.

Zur gleichen Auffassung ist auch K. L. Noack (1939) auf Grund seiner an *Hypericum perforatum* gemachten Erfahrungen gelangt. Diese tetraploide Pflanze liefert nach Kreuzbestäubung mit andern *Hypericum*-arten neben triploiden und pentaploiden Bastarden auch eine große Zahl rein mütterlicher F_1-Pflanzen. Die metromorphen Nachkommen entstehen aus unbefruchteten, diploiden Eizellen somatisch aposporer Embryosäcke. Wie umfangreiche Auszählungen an sich teilenden Embryo- und Endospermkernen ergeben haben, ist in Samen mit tetraploiden, parthenogenetisch entstandenen Embryonen das Endosperm stets befruchtet. K. L. Noack schließt aus diesen Beobachtungen, daß parthenogenetische Entwicklung der Eizellen notwendig Entwicklung des Endosperms zur Voraussetzung habe. Leider sind Samenanlagen kastrierter Blüten nicht untersucht worden. Wir wissen in diesem Falle also nicht, ob durch das Endosperm die Eizellen zur Entwicklung angeregt oder wie bei *Potentilla* nur der Ablauf der Embryoentwicklung geregelt wird. Möglicherweise besteht aber doch Übereinstimmung mit unsern eigenen Beobachtungen.

Die Tatsache, daß die Samenanlagen bei allen embryologisch untersuchten Arten mit pseudogamer Fortpflanzung sich ähnlich entwickeln, macht es jedenfalls wahrscheinlich, daß die hier nachgewiesenen Beziehungen zwischen Endosperm- und Embryoentwicklung pseudogamer Pflanzen nicht vereinzelte Erscheinungen darstellen, sondern Gesetzmäßigkeiten, die bei allen pseudogamen Arten zu finden sind.

4. Der Einfluß der Pollenpflanze auf die Fertilität pseudogamer Potentillen.

Auf S. 63 ist nachgewiesen worden, daß der Samenansatz pseudogamer Potentillen, obgleich Befruchtung der Eizelle in der Regel unterbleibt, häufig verringert ist. Außerdem werden neben voll ausgebildeten, normal gebauten Früchten stets in wechselnder Zahl auch schlecht entwickelte, keimungsunfähige Nüßchen gewonnen. Die Ursachen dafür liegen, wie bei *Archhieracium* (vgl. Å. Gustaffson, 1935), zum Teil in der unregelmäßigen Embryosackentwicklung. Das geht schon daraus hervor, daß gerade diejenige Versuchspflanze, *P. verna* 18, mit der am stärksten gestörten Embryosackentwicklung auch die niederste Samenfertilität aufweist.

Daneben spielt aber bei den Potentillen auch ein zweiter Faktor, nämlich die Herkunft des zur Bestäubung verwendeten Pollens eine Rolle. Wiewohl die Eizellen selbst nicht befruchtet werden, verhalten sich also die verschiedenen Rassen von *Potentilla* bezüglich der Samenfertilität wie normal sexuelle Pflanzen. Dieses merkwürdige Phänomen kann hier aber nicht auf eine Hemmung der Embryoentwicklung infolge Unverträglichkeit der in der Eizelle verschmolzenen Chromosomensätze zweier verschiedenartiger Elternpflanzen zurückgeführt werden. Weit eher ist eine Hemmung der Endospermentwicklung infolge Unverträglichkeit des männlichen generativen Kernes mit dem sekundären Embryosackkern oder dem Plasma des Embryosackes denkbar. Verkümmerte Samenanlagen aus solchen Kreuzungen zeigen tatsächlich in manchen Fällen ein wenigzelliges, in Degeneration begriffenes Endosperm. Da aber Endospermentwicklung zur Embryo- und Fruchtbildung unerläßlich ist, gewinnt die Ansicht an Wahrscheinlichkeit, daß durch die Wachstumshemmung des Endosperms auch der Embryo in seiner Entwicklung gehemmt und gestört wird. Dann wäre es auch verständlich, daß der Samenansatz bei Bestäubung mit artfremdem Pollen nicht nur kleiner ist, sondern daß auch verhältnismäßig mehr schlechte Früchte ausgebildet werden als bei Rassenkreuzungen.

5. Die Formenbildung pseudogamer Potentillen.

Wie schon B. Lidforss (1914) für einige *Rubus*arten nachwies, schließt induziert apomiktische Fortpflanzung die Bildung von Bastarden nicht aus. Der genannte Forscher erhielt aus Art- und Rassenkreuzungen entweder nur metromorphe Nachkommen (z. B. aus der Kreuzung *Rubus polyanthemus Lindeb.* × *Rubus caesius*) oder es entstanden echte Bastarde und metromorphe Nachkommen in ungefähr gleicher Zahl (z. B. aus der Kreuzung *Rubus nemoralis var. acuminatus* × *Rubus caesius*). Die letzteren erwiesen sich als völlig konstant, die ersteren dagegen spalteten in der F_2-Generation auf. Kastrierte, aber

nicht bestäubte Blüten setzten keinen Samen an. Wahrscheinlich lag also bei diesen *Rubus*arten partielle Pseudogamie vor. Leider sind von Lidforss keine cytologischen Untersuchungen vorgenommen worden. Wir wissen also nicht, ob bei der Entstehung echter Bastarde diploide oder haploide Eizellen befruchtet worden sind. E. Baur (1914) nahm an, daß, wie bei *Hieracium excellens,* zweierlei Eizellen gebildet wurden, nämlich normale, befruchtungsbedürftige und parthenogenetische, die sich erst auf den Bestäubungsreiz hin entwickeln. Später sind von M. B. Crane, C. D. Darlington und P. T. Thomas (1927, 1940) etliche kultivierte und wilde Rubusformen untersucht worden, wobei die Existenz haploider Embryosäcke und deren Befruchtungsfähigkeit nachgewiesen werden konnte. Das gleiche Phänomen ist neuerdings auch von K. L. Noack (1939) für *Hypericum perforatum* und von A. Müntzing (1940) und E. Åkerberg (1942) für mehrere Arten der Gattung *Poa* beschrieben worden. In einer kürzlich erschienenen Arbeit teilen A. und G. Müntzing (1941, 1942) mit, daß sich auch einige apomiktische Potentillen ähnlich fortpflanzen. Unter einer großen Zahl diploider Rassen von *P. argentea* wurden Formen aufgefunden, die in Kreuzungen mit andern diploiden Vertretern der Art fast ausschließlich Bastarde entwickelten, deren Chromosomenzahl jener der beiden Eltern entsprach. Obschon keine embryologischen Untersuchungen vorgenommen worden sind, nehmen A. und G. Müntzing an, diese teilweise sexuellen Rassen vermöchten funktionsfähige, haploide Eizellen auszubilden. Ähnliche Resultate haben auch Kreuzungsversuche zwischen einer dodecaploiden und einer hexaploiden Rasse von *P. verna* (= *P. Tabernaemontani*) ergeben. Die wenigen Nachkommen waren zum Teil metromorph, zum andern Teil aber echte Hybriden mit der Chromosomenzahl $2n = 63$. Da die dodecaploide Form als Samenpflanze diente, muß angenommen werden, daß auch in diesem Falle die reduzierte Eizelle durch den generativen Kern eines ebenfalls reduzierten Pollenkornes befruchtet worden war.

Aus den genetischen und cytologischen Untersuchungen pseudogamer Pflanzen geht also hervor, daß die Eigenschaft, auf sexuellem Wege Bastarde zu erzeugen, einer großen Zahl pseudogamer Pflanzen zukommt. Ein überraschendes Resultat der Pseudogamieforschung der letzten Jahre war aber die Entdeckung, daß auch die Eizellen aposporer Embryosäcke pseudogamer Pflanzen befruchtungsfähig sind. K. L. Noack (1939) konnte als erster zeigen, daß eine solche Art, *Hypericum perforatum,* wenn mit Pollen anderer *Hypericum*arten bestäubt, nicht nur triploide, durch Befruchtung von Eizellen reduzierter Embryosäcke entstandene Bastarde, sondern in großer Zahl auch pentaploide Hybriden hervorbrachte, die sich aus unreduzierten befruchteten Eizellen entwickelt haben müssen. Ähnliches haben auch A. Müntzing (1940) und E. Åkerberg (1942) an einigen Arten der Gat-

tung *Poa*, z. B. *Poa pratensis*, festgestellt. Daß sich auch die apomiktischen Potentillen zum Teil gleich verhalten, zeigen Untersuchungen von A. und G. Müntzing (1941, 1942). Dieselben diploiden Rassen von *P. argentea*, für welche normal sexuelle Fortpflanzung nachgewiesen wurde, entwickeln in Kreuzungen mit *P. heptaphylla* (= *P. opaca*) auch triploide, mit Pollen hexaploider *Argentea*formen bestäubt, pentaploide Bastarde.

Schon bevor mir die Arbeit von Noack bekannt war, habe ich an meinem *Potentilla*material ähnliche Beobachtungen machen können. Sowohl aus Rassen- wie aus Artkreuzungen gingen neben einer großen Zahl metromorpher F_1-Pflanzen auch Individuen hervor, die sich morphologisch deutlich wie Bastarde zwischen den beiden benützten Elternpflanzen verhielten. Cytologische Untersuchungen ergaben dann, daß einige von ihnen auf gleichem Wege entstanden sein mußten, wie die pentaploiden Bastarde von *Hypericum perforatum* und *Potentilla argentea*, nämlich durch Befruchtung unreduzierter, in unserem Falle hexaploider Eizellen mit einem reduzierten, triploiden Pollenkorn. Gegenüber *Hypericum perforatum* und *P. argentea* bestehen aber auch Unterschiede. Wie schon auf S. 23 ausgeführt wurde, sind alle Bastarde von *P. verna* 4 aus der Kreuzung mit *P. verna* 10 enneaploid; hexaploide, durch Befruchtung reduzierter Eizellen entstandene Hybriden ließen sich bisher nicht nachweisen. Haploide Embryosäcke werden also nicht ausgebildet, was eindeutig auch aus den embryologischen Untersuchungen hervorgeht. Soweit wir bis jetzt beurteilen können, entwickeln sich Bastarde bei *P. verna* 4 nur durch Befruchtung diploider Eizellen. *Pseudogamie ist also innerhalb dieser Rasse nicht obligat. Obligat ist hingegen die apospore Entwicklung des Embryosackes.*

In bezug auf die Fortpflanzung weichen die verschiedenen Potentillahybriden wesentlich voneinander ab. Obschon die Blüten der partiell sexuellen Rassen von *P. argentea* mit Pollen total apomiktischer Formen bestäubt wurden, sind die aus diesen Kreuzungen hervorgegangenen Bastarde durchaus sexuell. A. und G. Müntzing erklären dieses auffallende Resultat so, daß durch die Verschmelzung zweier Gameten von abweichender erblicher Konstitution das labile genetische System, welches die Pseudogamie bedingen soll, gestört worden ist. Gegen diese Auffassung spricht allerdings der Umstand, daß die aus der Kreuzung zweier verschiedenchromosomiger *Verna*rassen hervorgegangenen F_1-Nachkommen, obwohl auch hier die eine Pflanze reduzierte Embryosäcke entwickelte, doch konstant ist. Die beiden Forscher vermuten, es sei in diesem Falle die Differenz zwischen den beiden Eltern kleiner als bei den *Argentea*rassen.

Die in meinen eigenen Versuchen aufgetretenen Bastarde zwischen verschiedenen Rassen von *P. verna* gehen, im Gegensatz zu den oben besprochenen, auf die Befruchtung diploider Eizellen zurück. Beide

Elternpflanzen erwiesen sich als obligat apospor. Ihre genetische Konstitution dürfte also wahrscheinlich die gleiche sein. Es wäre in diesem Falle somit eher zu erwarten, daß auch die F_1-Nachkommenschaft apomiktisch ist. Die diesbezüglichen Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen. Einstweilen kann aber mitgeteilt werden, daß wirklich schon die erste Bastardgeneration konstant zu sein scheint. Jedenfalls sind die Bastarde aus der Kreuzung *P. verna* 4 × *P. verna* 10 fertil und die im Rosettenstadium befindliche F_2-Generation durchaus uniform. Eine aus Selbstbestäubung erhaltene F_2-Pflanze hatte die Chromosomenzahl $2n = 63$; der als Samenpflanze verwendete F_1-Bastard ist also ziemlich sicher apomiktisch.

Die an verschiedenen apomiktischen Potentillen ausgeführten genetischen und cytologischen Untersuchungen haben also gezeigt, daß in der Nachkommenschaft fakultativ und obligat aposporer Formen tatsächlich, wenn auch selten, neue, durch Apomixis konstant gewordene Rassen auftreten. Ihre somatische Chromosomenzahl ist von jener der Mutterpflanze verschieden, wenn haploide Eizellen verschiedenchromosomiger Pflanzen befruchtet wurden, oder wenn sich die Bastarde durch Befruchtung diploider Eizellen gebildet haben.

Diese Tatsachen sind von großer Bedeutung für die Neubildung polyploider Rassen und Arten und ermöglichen es, die Entstehung der Formenmannigfaltigkeit in der Gattung *Potentilla* von einem neuen Gesichtspunkt aus zu betrachten. Wie A. Müntzing (1928, 1931) erstmals feststellen konnte, sind die meisten apomiktischen Potentillen polyploid; Pseudogamie kann aber auch bei 14-chromosomigen Formen auftreten. Daraus geht hervor, daß Polyploidie nicht notwendige Voraussetzung für pseudogame Fortpflanzung ist. Die gleiche Meinung hat auch A. Ernst (1918) bezüglich der Chromosomenzahl autonom apomiktischer Pflanzen geäußert. Seiner Ansicht nach ist Polyploidie nur eine Begleiterscheinung und nicht Ursache der Apogamie. Die Erhöhung der Chromosomenzahl wird von ihm als direkte Folge des Bastardierungsprozesses betrachtet, der auch zur Entstehung der apomiktischen Fortpflanzung geführt habe.

Der Ursprung der polyploiden Potentillarassen ist wahrscheinlich durch andere Ursachen bedingt. Wie meine Versuche gezeigt haben, können auch bei obligat aposporer Embryosackentwicklung Bastarde mit erhöhten Chromosomenzahlen durch Befruchtung diploider Eizellen gebildet werden. Es ist also, vorausgesetzt, daß diese Bastarde konstant sind, sehr wohl möglich, daß die polyploiden Rassen und Arten der Gattung *Potentilla* erst *nach* dem Auftreten der pseudogamen Fortpflanzung entstanden sind. Für diese Annahme spricht der Umstand, daß gerade bei pseudogamen Arten, wie *P. argentea,* häufig verschiedenchromosomige Rassen gefunden werden. Es ist kaum anzunehmen, daß alle diese polyploiden Formen durch einen unabhängigen Bastardie-

rungsprozeß pseudogam geworden sind. Näher dürfte die Vorstellung liegen, daß, nachdem einmal auf irgendeinem Wege Pseudogamie aufgetreten ist, *die höherchromosomigen Formen sich durch gelegentliche Befruchtung diploider Eizellen aus solchen mit niederer Chromosomenzahl entwickelt haben.*

Wahrscheinlich haben dabei Kreuzungen zwischen wenig voneinander abweichenden Pflanzen, vielleicht sogar Selbstbestäubungen, eine wichtige Rolle gespielt. Das ergibt sich schon aus den Ergebnissen meiner Kreuzungsversuche, in denen höherchromosomige Nachkommen hauptsächlich aus Rassenkreuzungen entstanden sind. Auch die cytologischen Untersuchungen stützen eine solche Annahme; sowohl in den Meiosen von *P. verna* wie auch in jenen von *P. canescens* treten häufig Multivalente auf. Gelegentlich läßt sich auch « secondary pairing » nachweisen. Beide Erscheinungen deuten aber darauf hin, daß die sechs Genome von *P. verna* und *P. canescens* wenigstens zum Teil homolog sind. Die betreffenden polyploiden Pflanzen dürften also eher aus Rassen- als aus Artkreuzungen hervorgegangen sein.

Kreuzungen zwischen sonst apomiktischen Potentillen liefern aber auch Artbastarde. Eine solche Hybride ist in meinen Versuchen aufgetreten. Die aus der Kombination *P. canescens* × *P. verna* stammende Pflanze glich, wie schon auf Seite 20 dargetan worden ist, den Arten der Gruppe *Collinae,* die ja ebenfalls als Kreuzungsprodukte zwischen Arten der Gruppen *Argenteae* und *Vernae* aufgefaßt werden. Ob dieser Bastard ebenfalls konstant ist, wird die noch ausstehende Untersuchung der F_2-Generation zeigen.

Hinweise, daß in der Natur tatsächlich durch Apomixis konstant gewordene Artbastarde vorkommen, sind bereits vorhanden.

So hat Th. Wolf (1908) einige Bastarde zwischen *P. canescens* und *P. argentea* beschrieben, die, obwohl die Eltern an dem betreffenden Standort fehlen, in ganzen Gruppen und offenbar in derartiger Uniformität auftraten, daß Wolf sie für konstant gewordene oder sekundäre Bastarde betrachtete. Nun hat sich aber sowohl *P. canescens* als auch *P. argentea* als pseudogam erwiesen. Es ist deshalb nicht ausgeschlossen, daß wir es auch hier mit Bastarden zu tun haben, die durch Apomixis konstant geworden sind.

Eine weitere, allerdings unsichere Hybride, vermutlich aus der Kreuzung *P. praecox* × *P. verna* hervorgegangen, habe ich selbst embryologisch untersuchen können. Es ergab sich, daß diese Pflanze tatsächlich, genau wie *P. praecox,* somatisch apospor war. Sie bildete, ähnlich wie die im Experiment entstandenen Bastarde zwischen *P. verna* 4 und *P. verna* 10 fast vollständig sterilen Pollen aus. In zwei Blüten habe ich eine Pollenfertilität von nur 1 Prozent feststellen können. Kreuzungen zwischen *P. praecox* und *P. verna* sind in der Umgebung von Schaffhausen schon mehrfach und an verschiedenen Stellen ge-

funden worden. Es ist deshalb nicht ausgeschlossen, daß sie immer wieder neu entstanden sind, zumal die Elternpflanzen nahe beisammen wachsen, Kreuzbestäubung also sehr wohl möglich ist.

Konstante Bastarde treten wahrscheinlich auch in Kreuzungen zwischen *P. verna* und *P. arenaria* auf. Die Nachkommen einiger Bastarde dieser Kreuzungskombination, die in der Umgebung von Wettingen eingesammelt wurden[1], waren in meinen Versuchen vollständig metromorph. Kastrierte und nicht bestäubte Blüten setzten keine Samen an. Wahrscheinlich pflanzen sich also auch diese Bastarde pseudogam fort.

Unsere Annahme, daß durch Apomixis konstant gewordene Bastarde mitgeholfen haben, die Formenmannigfaltigkeit der Potentillen zu vermehren, stößt auch auf einige Schwierigkeiten. Neubildung von Formen allein genügt natürlich nicht, die Polymorphie einer Art oder Gattung zu vergrößern. Die neugebildeten Formen müssen auch konkurrenzfähig sein. Dies ist jedoch bei den von mir erhaltenen, aber auch bei vielen in der Natur vorkommenden Bastarden nicht der Fall. Ähnlich wie bei Bastarden, die aus Kreuzungen zwischen verschiedenchromosomigen, normal sexuellen Elternpflanzen hervorgegangen sind, erweisen sich auch die Rassenbastarde zwischen *P. verna* 4 und *P. verna* 10 als hochgradig pollensteril. Es werden im Maximum 9,4 % gut entwickelte Pollenkörner ausgebildet, also weniger als bei der Elternpflanze mit kleinster Pollenfertilität. Diese Eigenschaft muß sich aber auf die Samenfertilität der Bastarde ungünstig auswirken und kann sehr wohl die Konkurrenzfähigkeit einer Pflanze mindern. Es ist also nicht gesagt, daß alle apomiktischen Bastarde auch konkurrenzfähig sind. In dieser Hinsicht verhalten sich die pseudogamen Arten, wenn auch nicht gleich, so doch ähnlich wie sexuelle Pflanzen. Es ist somit zu erwarten, daß nur ein kleiner Teil konstanter Bastarde auch weiterbestehen bleiben wird.

F. Zusammenfassung der Untersuchungsresultate.

1. Die somatische Chromosomenzahl von 4 Rassen von *Potentilla verna* und je einer Rasse von *P. canescens, P. argentea* und *P. praecox* wurde zu $2n = 42$ bestimmt. Ein Exemplar von *P. heptaphylla* hatte die Chromosomenzahl $2n = 14$.
2. In den Meiosen von *P. verna* und *P. canescens* traten neben vielen Bivalenten in wechselnder Anzahl auch Uni-, Tri- und Quadrivalente auf. Bei *P. verna* sind vereinzelt auch Fälle von « secondary pairing » beobachtet worden.

---

[1] Ich verdanke das Material Herrn Dr. E. Sulger-Büel, Zürich.

3. Sämtliche Rassen von *P. verna, P. canescens, P. argentea* und *P. praecox* pflanzen sich apomiktisch fort. Zwei Versuchspflanzen, *P. verna* 4 und *P. canescens,* bildeten neben einer großen Zahl metromorpher Nachkommen auch Art- und Rassenbastarde aus. Die aus der Kreuzung zwischen zwei Rassen von *P. verna* hervorgegangenen Hybriden wiesen die Chromosomenzahl $2n = 63$ auf. Wahrscheinlich haben sich diese Bastarde aus befruchteten, unreduzierten Eizellen entwickelt.
4. Für *P. canescens, P. argentea* und *P. praecox* ist somatische, für *P. verna* generative Aposporie nachgewiesen worden. Bei allen Rassen von *P. verna* scheint die apospore Entwicklung des Embryosackes obligat zu sein. Die Kerne der Embryosackzellen teilen sich nach dem somatischen Teilungstypus. Die Embryosackentwicklung folgt dem *Antennaria*schema.
5. Die Embryonen entwickeln sich parthenogenetisch aus den Eizellen, sind aber, sofern keine Befruchtung stattgefunden hat, abnormal gebaut und nicht funktionsfähig. Das Endosperm entwickelt sich nur nach erfolgter Bestäubung. Die Embryonen endospermhaltiger Samenanlagen sind morphologisch normal und meist funktionsfähig. Es wird angenommen, daß der Ablauf des Embryowachstums durch das sich entwickelnde Nährgewebe reguliert wird.
6. Der Samenansatz und das Verhältnis gut- zu schlechtentwickelter Früchte schwankt bei den verschiedenen Versuchspflanzen innerhalb weiter Grenzen. Schlechte Samenfertilität wird einerseits auf Störungen der Embryosackentwicklung, anderseits auf die Beschaffenheit des zur Bestäubung verwendeten Pollens zurückgeführt. In der Regel ist die Samenfertilität nach Rassenkreuzungen besser als wenn mit artfremdem Pollen bestäubt wurde.
7. Die Beziehungen zwischen der pseudogamen und der autonom apomiktischen Fortpflanzung sind o. S. 68 ff. zusammenfassend dargestellt. Auf die Bedeutung der Bastardierung für die Formenbildung der *Potentillen* ist auf S. 78 f. hingewiesen.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. A. Ernst für mannigfaltige Ratschläge und das Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, herzlich zu danken. Dank schulde ich auch den Herren Dr. W. Burkhart und G. Kummer, Schulinspektor, Schaffhausen.

Der Stiftung Dr. Joachim de Giacomi der SNG bin ich für Übernahme eines Teiles der Druckkosten zu großem Dank verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

Afzelius, K. Die Embryobildung bei Nigritella nigra. Svensk. Bot. Tidskr. 22, 1928, S. 82—91.

— Apomixis in der Gattung Arnica. Svensk. Bot. Tidskr. 30, 1936, S. 572—579.

Åkerberg, E. Studien über die Samenbildung bei Poa pratensis. Bot. Not. 1936, S. 213—280.

— Cytogenetic Studies in Poa pratensis and its Hybrids with Poa alpina. Hereditas, Bd. 28, 1942, S. 1—126.

Andersson-Kottö, J. Observations on the inheritance of apospory and alternation of generations. Svensk. Bot. Tidskr. 26, 1932, S. 99—106.

Araki, S. Karyologische Studien über einen Artbastard zwischen Pot. chinensis und Pot. nipponica. J. Sci. Hiroshima Univ. B. 2, 1932, S. 103—116.

Ascherson, P. und Gräbner, P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Bd. 16, 1. Abt., 1900—1905, S. 664—872.

Baur, E. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, 1914, 2. Aufl., 401 S.

Belar, K. Die cytolog. Grundlagen der Vererbung. Handbuch der Vererbungswissensch. Bd. I, 1928, 412 S. und 280 Abb.

Bergmann, B. Zytolog. Studien über sex. und asex. Hieracium umbellatum. Hereditas, Bd. 20, 1935, S. 47—64.

— Zur Kenntnis der Zytologie der skand. Antennaria-Arten. Hereditas, Bd. 20, 1935, S. 214—226.

— Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen Leontodon und Picris. Svensk. Bot. Tidskr. 29, 1935, S. 155—301.

Böös, G. Über Parthenogenesis in der Gruppe Aphanes der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Bd. 13, S. 1—37.

— Neue embryologische Studien über Alchemilla arvensis. Bot. Not. 1924, S. 209—250.

Chiarugi, A. Aposporia e apogamia in Artemisia nitida. Nuovo Giorn. Bot. ital. Bd. 33, 1926, S. 501—626.

— und Francini, E. Apomissia in Ochna serrulata. Nuovo Giorn. Bot. ital. N. S. Bd. 37, 1930, S. 1—250.

Correns, C. Nicht mendelnde Vererbung. Handb. der Vererbungswiss. Bd. II, 1937, 159 S., 58 Abb. und 22 Tabellen.

Crane, M. B. Reproductive Versatility in Rubus. I. Morphology and Inheritance. J. Genet. V. 40, 1940, S. 109—118.

— and Darlington, C. D. The Origin of New Forms in Rubus. Genetica, 9, 1927, S. 241—278.

Darlington, C. D. Recent Advances in Cytology. London, 1937, 671 S., 16 Tafeln, 160 Abb. und 81 Tabellen.

— and Moffett, A. A. Primary and Secondary Chromosome Balance in Pyrus. J. Genet. 22, 1930, S. 129—151.

Edmann, G. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Oxyria. Acta Horti Bergiani, Bd. 9, Nr. 7, 1929, S. 165—291.

— Apomeiosis und Apomixis bei Atraphaxis fructescens. Acta Horti Bergiani, Bd. 11, Nr. 2, 1931, S. 13—66.

Erlanson, E. W. Cytological conditions and evidences for hybridity in North American wild roses. Bot. Gaz. 87, 1929, S. 443—506.

— Chromosomes pairing, structural hybridity and fragmentation in Rosa. Bot. Gaz. 94, 1932, S. 551—566.

Ernst, A. Apogamie bei Burmannia coelestis. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 27, 1909, S. 157—168.

— Embryobildung bei Balanophora. Flora, Bd. 6, 1913, S. 129—159.

Ernst, A. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918, 665 S., 172 Abb. und 2 Tafeln.
— und Bernard, Ch. Embryologie von Thismia javanica. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, 2. Ser., Bd. 8, 1909, S. 48—61.
— und Bernard, Ch. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von Burmannia coelestis. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, 2. Ser., Bd. 11, 1912, S. 234—257.
Focke, W. O. Die Pflanzen-Mischlinge. Ein Beitrag zur Biologie der Gewächse. Berlin 1881, 569 S.
Fohrenbacher, A. Rasplodice prilike u roda Potentilla. Rad. ac. sci. et arts Slaves du Sud de Zagreb. 1913, S. 132—160. Referat in Bot. Zentralbl., Bd. 125, 1914, S. 611.
Gelin, O. E. V. Embryologische und cytologische Studien in Heliantheae-Coreopsidinae. Acta Horti Bergiani, Bd. 11, Nr. 6, 1934, S. 99—128.
Gentscheff, G. Über die pseudogame Fortpflanzung bei Potentilla. Genetica, Bd. 20, 1938, S. 398—408.
— und Gustafsson, Å. Parthenogenesis and pseudogamy in Potentilla. Bot. Not. 1940, S. 109—132.
Gustafson, A. H. Cytological studies in the genus Hieracium. Bot. Gaz., Vol. 94, 1932, S. 512—530.
Gustafsson, Å. Kastrierungen und Pseudogamie bei Rubus. Bot. Not. 1930, S. 477—494.
— Weitere Kastrierungsversuche in der Gattung Rosa. Bot. Not. 1931, S. 350 bis 354.
— Spontane Chromosomenzahlerhöhung und die damit verbundene Geminibildung. Hereditas, Bd. 17, 1932, S. 100—114.
— Die Formenbildung der Totalapomikten. Hereditas, Bd. 19, 1934, S. 259 bis 283.
— Studies on the mechanism of Parthenogenesis. Hereditas, Bd. 21, 1935, S. 1—118.
— The Cytological Differentiation of Male and Female Organs in Parthenogenetic Species. Biol. Zentralbl. 58, 1938, S. 608—616.
Haberlandt, G. Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei Oenothera Lamarckiana. Sitzber. preuß. Ak. Wiss. 40, 1921, S. 695—724.
— Die Entwicklungserregung der Eizellen einiger parthenogenetischer Kompositen. Sitzber. preuß. Ak. Wiss., 1921, S. 861—881.
— Die Entwicklungserregung der parthenogenet. Eizelle von Marsilia Drummondi. Sitzb. preuß. Ak. Wiss., 1922, S. 4—16.
— Über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenesis und Adventivembryonie. Biol. Zentralbl. 42, 1922, S. 145—172.
— Zur Embryologie und Cytologie von Allium odorum. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 43, 1925, S. 559—564.
Hegi, G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa, Bd. 4, 2. Hälfte, München, 1906—1915.
Holmgren, J. Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen Erigeron und Eupatorium. K. Svenska Vet. Ak. Handl. Bd. 59, 1919, S. 1—118.
Jörgensen, C. A. The experimental formation of heteroploid plants in the genus Solanum. J. Genet. Vol. 19, 1928, S. 133—211.
Juel, H. O. Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenet. Fortpflanzung in der Gattung Alchemilla. K. Svenska Vet. Ak. Handl. Bd. 33, 1900, S. 1—59.
Kiellander, C. L. Apomixis bei Poa serotina. Bot. Not. 1935, S. 87—95.

Kuhn, E. Pseudogamie und Androgenesis bei Pflanzen. Züchter, 2. Jahrg., 1930, S. 124—134.

Kuwada, Y. An Ocurrence of Restitutions-Nuclei in the formation of the embryosacs in Balanophora japonica. Bot. Mag. Tokyo, 42, S. 117—129.

Lidforss, B. Resumé seiner Arbeiten über Rubus. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre, Bd. 12, 1914, S. 1—13.

Liljefors, A. Über normale und apospore Embryosackentwicklung in der Gattung Sorbus. Svensk. Bot. Tidskr. Bd. 28, 1934, S. 290—299.

Mauritzon, J. Ein Beitrag zur Embryologie der Phytolaccaceen und Cactaceen. Bot. Not. 1934, S. 111—135.

Meyer, K. J. Parthenogenesis bei Thismia javanica im Lichte der Haberlandtschen Anschauung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 43, 1925, S. 193—197.

Modilewski, J. Neue Beiträge zur Polyembryonie von Allium odorum. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 48, 1930, S. 285—294.

Müntzing, A. Pseudogamie in der Gattung Potentilla. Hereditas, Bd. 11, 1928, S. 267—283.

— Note on the cytology of some apomictic Potentilla Species. Hereditas, Bd. 15, 1931, S. 166—178.

— The Evolutionary significance of autopolyploidie. Hereditas, Bd. 21, 1935, S. 263—378.

— Further studies on apomixis and sexuality in Poa. Hereditas, Bd. 26, 1940, S. 115—190.

Müntzing, A. und G. Some new results concerning apomixis, sexuality and polymorphism in Potentilla. Bot. Not. 1941, S. 237—278.

— Recent results in Potentilla. Hereditas, Bd. 28, 1942, S. 232—235.

Murbeck, Sv. Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Arsskr., Bd. 36, 1901, 45 S.

— Über Anomalien im Baue des Nucellus usw. Lunds Univ. Arsskr., Bd. 38, 1902.

Noack, K. L. Über Hypericumkreuzungen. VI. Fortpflanzungsverhältnisse und Bastarde von Hypericum perforatum. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre, Bd. 76, 1939, S. 569—601.

Okabe, S. Parthenogenesis bei Ixeris dentata. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 46, 1932, S. 518—523.

Osawa, J. Studies on the cytology of some species of Taraxacum. Arch. f. Zellforschung, Bd. 10, 1913, S. 450—469.

Ostenfeld, C. H. Castration and hybridisation experiments with some species of Hieracia. Bot. Tidskr. Bd. 27, 1906, S. 225—248.

— Further studies on the apogamy and hybridisation of the Hieracia. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre, Bd. 3, 1910, S. 241—285.

— Some experiments on the origin of new forms in the genus Hieracium. J. Genet. Vol. 11, 1921, S. 117—122.

Pace, L. Apogamy in Atamasco. Bot. Gaz., Vol. 56, 1913, S. 376—394.

Poddubnaja-Arnoldi, W. A. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung bei einigen Chondrilla-Arten. Planta, Bd. 19, 1933, S. 46—86.

Popoff, A. Über die Fortpflanzungsverhältnisse der Gattung Potentilla. Planta, Bd. 24, 1935, S. 510—522.

Prell, H. Der vererbungstheoretische Charakter der Parthenogenese. Genetica, Bd. 5, 1923, S. 191—208.

Renner, O. Artbastarde bei Pflanzen. Handb. d. Vererbungslehre, Bd. II, 1929, 161 S., 83 Abb.

— Zur Terminologie des Generationswechsels. Biol. Zentralbl. 36, 1916, S. 337.

Rosén, W. Notes on the embryology of Globularia vulgaris. Bot. Not. 1940, S. 253 ff.

Rosenberg, O. Cytological studies on the apogamy in Hieracium. Bot. Tidskr., Bd. 28, 1908, S. 143—170.
— Über die Apogamie bei Chondrilla juncea. Svensk. Bot. Tidskr., Bd. 6, 1912, S. 915—919.
— Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in Hieracium. Svensk. Bot. Tidskr., Bd. 11, 1917, S. 145—206.
— Die semiheterotype Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. Hereditas, Bd. 8, 1927, S. 305—308.
— Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen. Handb. d. Vererbungswiss., Bd. II, 1930, 66 S., 32 Abb.
Rutishauser, A. Zur Embryologie pseudogamer Potentillen. Mitt. d. Nat. Ges. Schaffhausen, Bd. 15, 1939, S. 203—215.
Schnarf, K. Vergleichende Embryologie der Angiospermen, 1931, 354 S., 508 Textfig.
Shimotomai, N. Chromosomenzahlen und Phylogenie bei der Gattung Potentilla. J. Sci. Hiroshima Univ., Bd. 2, 1930, S. 1—11.
— Zur Kenntnis der Pseudogamie bei Potentilla. Proc. Imper. Acad. Tokyo, 11, 1935, S. 338—339.
Stebbins, G. L. Cytology of Antennaria. I. Normal Species. Bot. Gaz., Vol. 94, 1932, S. 134—149.
— Cytology of Antennaria. II. Parthenogenetic Species. Bot. Gaz., Vol. 94, 1932, S. 322—344.
Strasburger, E. Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei den Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 47, 1910, S. 245—288.
— Die Apogamie der Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, 1905, S. 88—164.
Suessenguth, K. Über die Pseudogamie bei Zygopetalum Mackayi. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 41, S. 16—23.
Täckholm, G. Zytologische Studien über die Gattung Rosa. Acta Horti Bergiani, Bd. 7, Nr. 3, 1923, S. 97—381.
Thomas, P. T. Reproductive versatility in Rubus. II. The chromosomes and development. J. Genet., Vol. 40, 1940, S. 119—128.
Tischler, G. Revisionen früherer Chromosomenzählungen und anschließende Untersuchungen. Planta, Bd. 8, 1929, S. 685—697.
Treub, M. L'apogamie de l'Elatostema acuminatum. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, Vol. 5, 2. Sér., 1906, S. 141—152.
Winkler, H. Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, Vol. 5, 2. Sér., 1906, S. 208—274.
— Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena 1920, 231 S.
Wolf, Th. Monographie der Gattung Potentilla. Bibliotheca Botanica, Heft 71, 1908, 714 S.