

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 55 (1945)

Artikel: Zur Embryologie amphimiktischer Potentillen
Autor: Rutishauser, A.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-39177>

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: 11.01.2026

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

Zur Embryologie amphimiktischer Potentillen.

Von A. Rutishauser.

Mit 4 Abbildungen im Text und 1 Tabelle.

Eingegangen am 6. Februar 1945.

Die Embryologie apomiktischer Potentillen ist in den letzten Jahren eingehend untersucht worden, da ihr für das Verständnis des Pseudogamieproblems eine besondere Bedeutung zukommt. Dagegen sind wir über die Embryosack- und Embryoentwicklung sexueller (amphimiktischer) Arten der Gattung noch ungenügend unterrichtet. Außer einer Arbeit von A. Föhrenbacher (1913), welche schwer zugänglich ist und zudem, nach K. Schnarf (1931), einer Nachprüfung bedarf, existieren darüber meines Wissens nur vereinzelte und unvollständige Angaben (G. Gentscheff, 1938, M. Christoff und G. Papasova, 1943). Unter diesen Umständen erschien es mir angebracht, die Embryologie amphimiktischer Potentillen erneut zu untersuchen. Als Versuchspflanze diente in erster Linie eine stark drüsenhaarige Form von *P. heptaphylla* L. (= *P. rubens* Zimmeter = *P. opaca* L.), ferner ein Tripelbastard *P. heptaphylla* × *arenaria* × *verna* und schließlich der schon in einer früheren Arbeit (A. Rutishauser, 1945) beschriebene Artbastard *P. canescens* × *verna*. Das von mir untersuchte Exemplar von *P. heptaphylla* stammt aus der näheren Umgebung von Schaffhausen (Griesbach), wo die Form, zusammen mit *P. verna* und auch Bastarden zwischen den beiden Arten (vgl. W. Koch und G. Kummer, 1925) in großer Menge wächst. Die beiden andern Versuchspflanzen sind in unsern Kreuzungsexperimenten entstanden.

1. Kastrations- und Kreuzungsversuche.

In den Jahren 1937—1942 sind mit *P. heptaphylla* als Samenpflanze eine Anzahl Kreuzbestäubungen durchgeführt worden. Da nach Th. Wolf (1908) der Artbastard *P. heptaphylla* × *verna* dort, wo die Eltern zusammenleben, nicht selten ist, hoffte ich, die Hybride auch experimentell herstellen zu können. Leider gingen aber meine Erwartungen nicht in Erfüllung. Wie aus Tabelle 1 ersichtlich ist, entwickelt *P. heptaphylla*, bestäubt mit Pollen verschiedener *Verna*-Rassen, nur eine geringe Anzahl von Samen, 3,4 % mit *P. verna* 10, mit *P. verna* 4 sogar nur 1 %. Zum gleichen Resultat führten auch einige in der Tabelle nicht aufgeführte Bestäubungsversuche mit andern Rassen von

P. verna. Daß der Samenansatz auch in den reziproken Kreuzungen sehr schlecht war, ist in einer früheren Arbeit (A. Rutishauser, 1943) schon dargetan worden. So ergab die Bestäubungskombination *P. verna* 10 \times *P. heptaphylla* zufälligerweise wieder 3,4 %, die Kombination *P. verna* 4 \times *P. heptaphylla* nur 2,3 % Früchte. Da stets auch die Keimfähigkeit der aus der Bestäubung mit *P. verna* abstammenden Samen sehr schlecht war, ist es mir bis jetzt nicht gelungen, den Artbastard *P. heptaphylla* \times *verna* aufzuziehen.

Tabelle 1.

Kastrations- und Kreuzungsversuche mit *P. heptaphylla* und dem Bastard 39/36,4 = *P. heptaphylla* \times *P. arenaria* 33 a.

Samenpflanze	Pollenpflanze	Versuchsjahr	Zahl der kastr. Blüten	Zahl der Fruchtnoten	Zahl der Blüten mit Früchten	Samenansatz		Aussaatnummer	Zur Keimung ausgelegte Samen		Zahl der Keimlinge		Zahl der blühenden Pflanzen
						total	in %		total		total	in %	
<i>P. heptaph.</i>	n. best	1937—1941	23	434	—	—	—						
<i>P. heptaph.</i>	<i>P. heptaph.</i>	1937—1941	15	321	15	75	23,4	38, 39/35	48	25	52,1		5
<i>P. heptaph.</i>	<i>P. verna</i> 4	1937/38	5	104	1	1	1,0		1	—	—		—
<i>P. heptaph.</i>	<i>P. verna</i> 10	1937/38	6	119	3	4	3,4		4	—	—		—
<i>P. heptaph.</i>	<i>P. praecox</i>	1938/39	6	147	2	7	4,8		7	—	—		—
<i>P. heptaph.</i>	<i>P. arenaria</i> 33 a	1939	5	109	4	35	32,1	39/36	29	13	44,8		9
<i>P. heptaph.</i>	<i>P. arenaria</i> 37	1941/42	11	268	9	14	5,2						
39/36,4	<i>P. heptaph.</i>	1941	5	228	4	16	7,0	41/52	9	3	33,3		2

Gleichfalls schlechten Fruchtansatz ergaben die Bestäubungen mit *P. praecox*. Zu meiner Überraschung hatte ich hingegen einen relativ guten Erfolg mit der Pollenpflanze *P. arenaria* 33 a. Diese Pflanze ist von E. Sulger-Büel zwischen *Sirnach* und *Glöten* (Kt. Thurgau) aufgefunden und von W. Koch als Bastard *P. arenaria* \times *verna* bezeichnet worden (A. Becherer, 1936, S. 277). Vom Standort *Sirnach* erhielt ich im Jahre 1939 zwei verschiedene Exemplare¹. Das eine — *P. arenaria* 33 — gleicht im Habitus und besonders in der Behaarung mehr *P. arenaria*. Nach noch unveröffentlichten Untersuchungen ist die Pflanze, deren Chromosomenzahl $2n = 42$ beträgt, hochgradig, vielleicht sogar obligat pseudogam. Das zweite Exemplar — *P. arenaria* 33 a — hatte einen spärlicheren Besatz mit Sternhaaren und näherte sich daher mehr *P. verna*. Leider ging gerade diese, in unsern Versuchen als Pollenpflanze verwendete Form ein, bevor sie zytologisch untersucht

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

worden war. Bestäubt mit Pollen von *P. arenaria* 33 a, hat *P. heptaphylla* 32,1 % Früchte entwickelt, während die Selbstbestäubung nur einen Fruchtansatz von 23,4 % ergeben hat. Ein weiterer, ebenfalls *verna*-ähnlicher *Arenaria*-Bastard — *P. arenaria* 37 — hat indessen fast

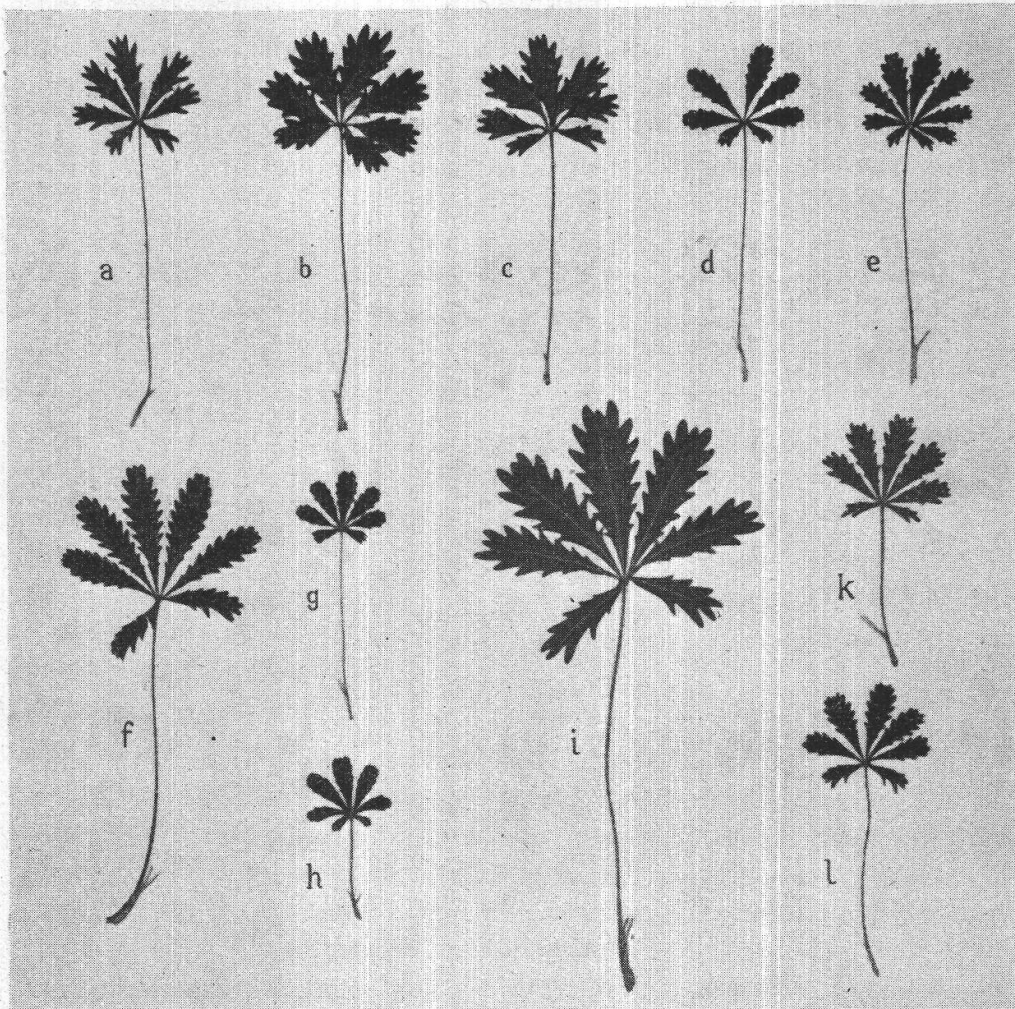


Abbildung 1.

Grundständige Blätter: a—c von 39/35, 3—5, F_1 — Individuen selbstbestäubter Blüten von *P. heptaphylla*. d von 41/52, 2, Rückkreuzung des Bastardes *P. heptaphylla* \times *P. arenaria* 33 a mit *P. heptaphylla*. e—l von 39/36, 1—6 und 39/36, 8, F_1 — Individuen der Kreuzung *P. heptaphylla* \times *P. arenaria* 33 a. (Verkl. 2 : 1.)

ebenso schlechte Ergebnisse gezeitigt wie die Kreuzungen mit *P. verna* und *P. praecox*.

Von den bisher durchgeführten Kreuzungskombinationen konnten nur zwei kleine F_1 -Generationen aufgezogen werden. Die eine Nachkommenschaft, hervorgegangen aus Samen selbstbestäubter Blüten, zählt 5 Individuen, wovon 3 zytologisch untersucht worden sind. Sie hatten wie die Samenpflanze *P. heptaphylla* $2n = 14$ Chromosomen (Abb. 2 a).

Obschon sie unter möglichst gleichen Bedingungen aufgezogen wurden, wichen sie morphologisch doch merklich voneinander ab, müssen somit auf sexuellem Wege von einer heterozygoten Pflanze gebildet worden sein. Wie Abbildung 1 a—c zeigt, sind besonders die Blätter in Form und Größe verschieden; weniger groß sind dagegen die Unterschiede in bezug auf Größe und Farbe der Blüten.

Daß *P. heptaphylla* tatsächlich amphimiktisch ist, geht eindeutig auch aus der sehr starken Variabilität der 9 Individuen zählenden F_1 -Generation *P. heptaphylla* \times *P. arenaria* 33 a hervor. Die in Abbildung 1 e—l zusammengestellten größten grundständigen Blätter von

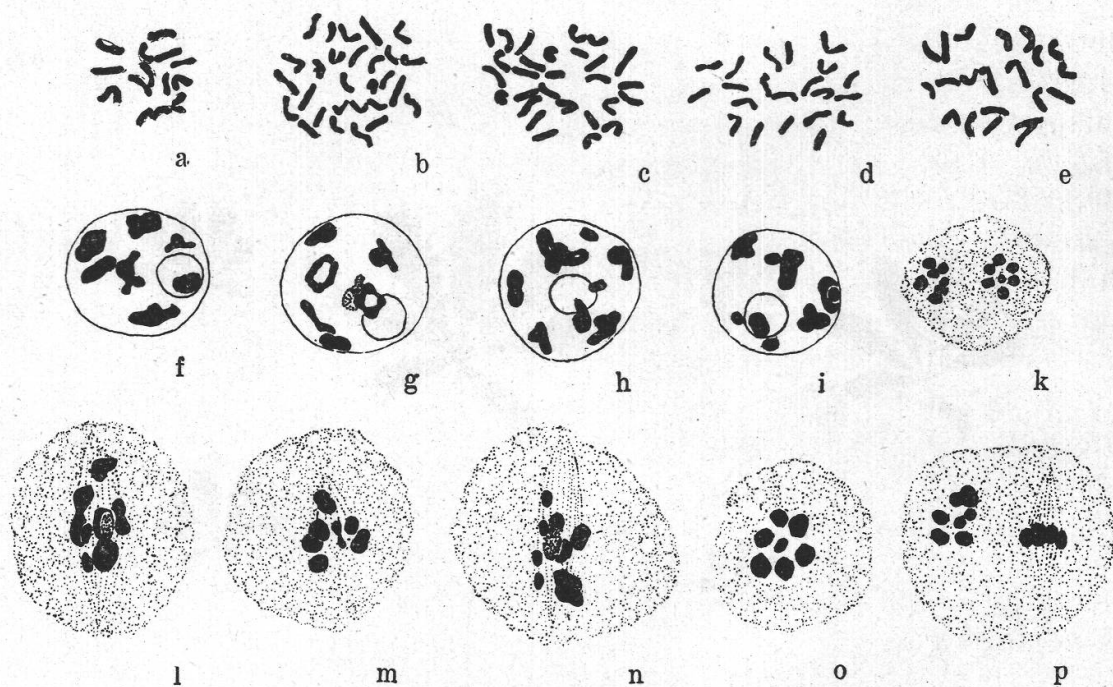


Abbildung 2.

a—e Mitosen. a *P. heptaphylla* ($2n = 14$). b, c 39/36,1,2 *P. heptaphylla* \times *P. arenaria* 33 a ($2n = 28$). d, e 41/52,1,2 = 39/36,4 \times *P. heptaphylla* ($2n = 21$). f—p Meiosen der PMZ von *P. heptaphylla*. f—i Diakinesen. Chromosomenkonfigurationen: f, g 7_{II} , h $6_{II} + 2_I$, i $5_{II} + 4_I$, k 2. Metaphaseplatten. l—n frühe 1. Metaphasen. l $6_{II} + 2_I$, m 7_{II} , n $5_{II} + 4_I$. o 1. Metaphaseplatte. p 2. Metaphase. (Vergr.: 1 : 2000.)

7 Tochterpflanzen vermitteln einen guten Eindruck von den sehr beträchtlichen Unterschieden zwischen den einzelnen F_1 -Pflanzen dieser Kombination. Interessanterweise waren die Bastarde auch in der Behaarung nicht einheitlich. Von 8 auf diese Eigenschaft hin untersuchten Pflanzen entwickelten 4 lediglich Drüsen- und Striegelhaare, die übrigen 4 daneben aber auch vereinzelte Zackenhaare. Besonders auffällig waren schließlich die Differenzen in bezug auf Länge und Verzweigung der Stengel sowie Größe und Farbe der Blüten. Aus all diesen Beobachtungen geht eindeutig hervor, daß nicht nur die Samenpflanze, sondern vor

allem auch die Pollenpflanze hochgradig heterozygot sein muß. *P. arenaria* 33 a scheint also tatsächlich, wie auf Grund vergleichend-morphologischer Untersuchungen angenommen wurde, ein Artbastard zu sein. Die Individuen der oben besprochenen F_1 -Nachkommenschaft dürfen somit als Tripelbastarde der Kombination *P. heptaphylla* \times *arenaria* \times *verna* aufgefaßt werden.

Die somatische Chromosomenzahl wurde von 7 der 9 Tripelbastarde bestimmt. Sie betrug ausnahmslos $2n=28$ (Abb. 2 b, c). *P. arenaria* 33 a muß also, wie die vom selben Standort stammende *P. arenaria* 33, hexaploid gewesen sein ($2n=42$).

Die Pollenfertilität des Bastardes war, wohl wegen der starken Heterozygotie, erheblich herabgesetzt. Während *P. heptaphylla* noch 61,8 % morphologisch normale Pollenkörner ausbildete, variieren die entsprechenden Zahlen für die Tripelbastarde zwischen 16,8 % und 25,7 %. Kreuzungen, die im Jahre 1941 mit einer dieser Pflanzen, 39/36,4, durchgeführt worden waren, haben gezeigt, daß auch die Samenfertilität sehr gering ist (vgl. Tabelle 1). 39/36,4 erzeugte, bestäubt mit Pollen von *P. heptaphylla*, noch 16 (= 7 %) Samen, wovon allerdings nur 9 morphologisch normal waren. Es gelang, daraus eine kleine F_2 -Generation von nur 2 Individuen aufzuziehen. Beide Tochterpflanzen waren klein und schwächlich. Die eine ging ein, bevor die gelblichen Knospen sich geöffnet hatten, die andere entwickelte Blüten, deren winzige Antheren kein einziges normales Pollenkorn enthielten. Da die Chromosomenzahl der beiden F_2 -Individuen $2n=21$ beträgt (Abb. 2 d, e), müssen sie aus befruchteten, reduzierten Eizellen hervorgegangen sein. Der Tripelbastard 39/36,4 ist somit wieder sexuell wie die Samenpflanze *P. heptaphylla*.

2. Die Reduktionsteilung von *P. heptaphylla*.

Die Meiosen der PMZ von *P. heptaphylla* weisen weniger Störungen auf, als wegen der relativ geringen Zahl morphologisch gut ausgebildeter Pollenkörner (61,8 %) erwartet werden durfte. In den meisten PMZ waren die Diakinesen vollkommen normal. In Übereinstimmung mit der somatischen Chromosomenzahl $2n=14$ (Abb. 2 a) konnten gewöhnlich 7 Gemini — 6 große und ein kleines — beobachtet werden (Abb. 2 f, g). Die 6 großen scheinen in der Regel mehrere Chiasmata auszubilden, das kleinere dagegen mit wenig Ausnahmen nur ein terminales (Abb. 2 g, m). Nicht selten fällt überhaupt jede Bindung zwischen den beiden kleinen Chromosomen weg, und die betreffenden Diakinesen lassen infolgedessen neben 6 Bi- noch 2 Univalente erkennen (Abb. 2 h). In einem einzigen Diakinesekern haben wir außerdem noch ein zweites Univalentenpaar beobachtet (Abb. 2 i). Zur Feststellung der Frequenz der Univalenten sind in zwei gleichzeitig fixierten Blütenknospen 57 bzw.

64 Diakinesekerne untersucht worden. Wir erhielten dabei folgende Werte :

	Zahl der Univalente in Diakinesezellen			Zahl der PMZ	Zahl der PMZ mit Univalenten in %
	0	2	4		
1. Blütenknospe . .	44	12	1	57	22,8
2. » . .	51	13	—	64	20,3
Total	95	25	1	121	21,5

Obschon nun aber in einer relativ großen Zahl von Diakinesezellen nicht gepaarte Chromosomen vorkommen, verlaufen die Teilungen in der Regel doch ganz normal. Die Univalente, welche in den frühen Metaphasen einander genau gegenüberliegen (Abb. 2 l, n), werden fast immer gleichmäßig auf die beiden Tochterkerne verteilt. Metaphaseplatten der homöotypischen Teilung (Abb. 2 k, p) lassen deshalb stets 7 Chromosomen erkennen. Es ist daher begreiflich, daß sowohl die Tetraden wie auch die jungen, einkernigen Pollenkörner ganz normales Aussehen haben. Mit dem Auswachsen der männlichen Gametophyten treten aber dann doch Entwicklungsstörungen auf. Nur 61,8 % aller Pollenkörner einiger im Jahre 1944 untersuchter Blüten schienen morphologisch normal zu sein. Alle übrigen waren bedeutend kleiner und wiesen degenerierten Inhalt auf. Das Pollenbild von *P. heptaphylla* unterscheidet sich infolgedessen nicht wesentlich von jenem apomiktischer *Potentilla*-arten.

3. Embryologische Untersuchungen.

Das Archespor. von *P. heptaphylla* besteht wie bei allen *Potentilla* aus mehreren Reihen generativer Zellen, von welchen die chalazalen meist länger sind als die übrigen und als eigentliche EMZ bezeichnet werden können. Die darüberliegenden, kürzeren « Schichtzellen » verhalten sich aber häufig auch wie EMZ, denn nicht selten lassen sich auch in ihren Kernen meiotische Teilungsstadien beobachten (Abb. 3 a). Sowohl in den EMZ, wie in den « Schichtzellen » verlaufen die RT in der Regel normal. Wie aus Abb. 3 a und d hervorgeht, werden gewöhnlich 7 Bivalente ausgebildet. Nach der ersten Teilung spaltet sich die EMZ durch eine Querwand in zwei übereinanderliegende Zellen auf, in welchen dann simultan die homöotypische Teilung durchgeführt wird. Die Achsen der beiden Teilungsspindeln bilden dabei einen mehr oder weniger stumpfen Winkel (Abb. 3 e), von dessen Größe zweifellos die gegenseitige Lage der beiden zweiten Teilungswände abhängt. Liegen z. B. die Spindeln annähernd in einer Geraden, dann entstehen wohl stets 4 reihenförmig angeordnete Makrosporen, bilden sie dagegen einen Winkel von annähernd 90 Grad, so sind auch die beiden Zellpaare senkrecht zueinander gestellt. Es entstehen also sowohl Tetraden mit linearer (Abb. 3 f) wie auch solche mit T-förmiger Anordnung der Zellen (Abb. 3 b).

Die vier Makrosporen sind in der Regel nicht gleichwertig. Während nämlich die beiden chalazalen schon früh auszuwachsen pflegen, degenerieren die mikropylaren oft schon kurz nach ihrer Bildung. Die Embryosäcke gehen daher meistens aus den chalazalen Makrosporen hervor. Daß aber auch gelegentlich eine der oberen Tetradenzellen zum weiblichen Gametophyten umgewandelt werden kann, zeigt die in Abbildung 3 c dargestellte Samenanlage: Im Zentrum derselben fallen vier linear angeordnete Zellen auf, die oben von einer degenerierten Schichtzelle begrenzt sind und unten an das Chalazagewebe anstoßen. Eine davon, die zweitoberste, ist eben im Begriffe, zum einkernigen Embryosack auszuwachsen. Zweifellos handelt es sich bei diesen vier Zellen um Makrosporen, die der gleichen Tetrade angehören. Nach der Größe der Kerne zu urteilen, ist aber wahrscheinlich nur noch die zweite und die dritte Zelle wachstumsfähig. Die sehr kleinen Kerne der untersten und obersten Makrospore scheinen dagegen in Degeneration begriffen zu sein.

Wie Abbildung 3 c ferner zeigt, wachsen die Embryosäcke nicht direkt gegen die Mikropyle zu, sondern zunächst seitwärts aus, um erst dann nach oben umzubiegen. Die auf diese Weise entstehenden weiblichen Gametophyten sind daher anfänglich J-förmig. Ein solcher J-förmig gebogener, zweikerniger Embryosack, der sehr wahrscheinlich von einer chalazalen Makrospore abstammt, ist in Abbildung 3 h dargestellt. Von den drei Schwesterzellen hat auch die oberste eine leichte Volumvergrößerung erfahren. Vermutlich ist auch der in Abbildung 3 g gezeichnete zweikernige Embryosack aus der untersten, chalazalen Makrospore hervorgegangen, da die über seiner Basis liegende, stark vakuolisierte Zelle, sowie die beiden darauffolgenden degenerierten Zellen wohl als zusammengehörende Teile einer T-förmigen Tetrade betrachtet werden dürfen.

Zusammenfassend stellen wir also fest, daß sich die weiblichen Gametophyten von *P. heptaphylla* in der Regel aus den chalazalen Makrosporen herleiten, daß aber gelegentlich auch die mikropylaren Schwesterzellen zu Embryosäcken auswachsen können. Die Zahl der Embryosäcke ist daher in ein und derselben Samenanlage oft sehr groß. In einigen Fällen haben wir bis 9 Gametophyten gezählt. Gewöhnlich entwickeln sich aber nur wenige bis zur vollen Reife. Ausgewachsene Embryosäcke (Abb. 3 i, k) sind normal gebaut, d. h., sie besitzen einen aus einer Eizelle und zwei Synergiden zusammengesetzten Eiapparat, einen sekundären Embryosackkern und drei kleine Antipoden.

Abweichungen von dem oben beschriebenen Entwicklungsablauf der weiblichen Gametophyten von *P. heptaphylla* sind relativ selten. Besonders auffallend ist aber die Tatsache, daß die Meiosen in den EMZ während ganz verschiedener Entwicklungsstadien der Samenanlagen aufzutreten scheinen. So stammt z. B. die in Abb. 3 d gezeichnete Diakinese aus einer Blüte, in welcher die übrigen EMZ noch nicht einmal voll

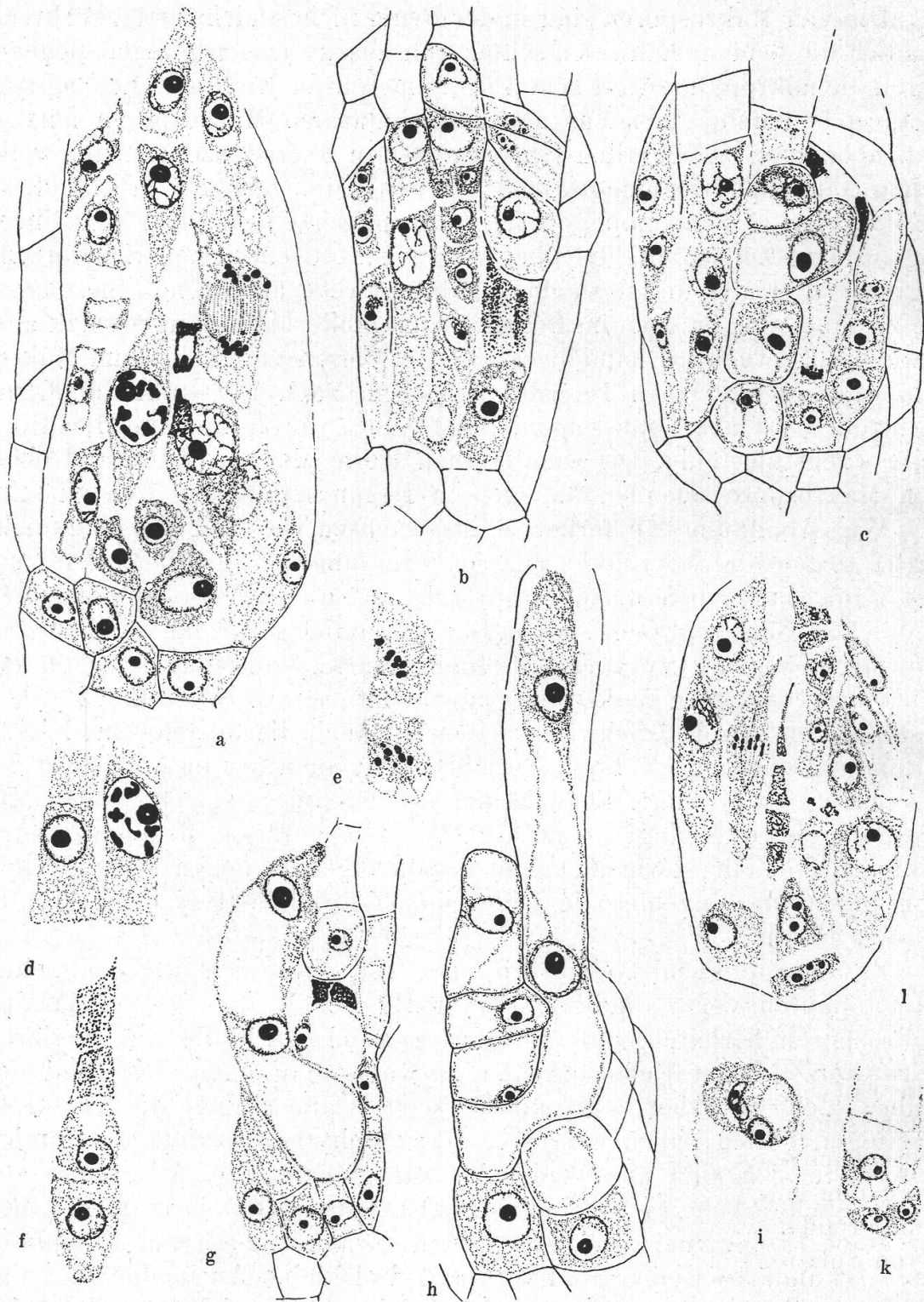


Abbildung 3.

Embryosackentwicklung von *P. heptaphylla*. a Archespor; Kern einer EMZ in Diakinese (7_{II}), rechts daneben «Schichtzelle» in 1. Anaphase. Unter den EMZ einige Chalazazellen. b Archespor mit Tetrade (mittlere Zellreihe), rechts unten wahrscheinlich apospore Embryosackzelle. c Archespor mit auswachsenden Embryosackzellen. d EMZ in Diakinese (7_{II}), daneben EMZ mit Ruhekern. e 2. Meta-

ausgewachsen sind und keine Spur von meiotischen Prophasestadien erkennen lassen.

Andere Beobachtungen deuten darauf hin, daß bei *P. heptaphylla* vielleicht auch eine gewisse Tendenz zu aposporer Embryosackentwicklung vorhanden ist. Als Initialzelle eines aposporen Embryosacks kann unserer Ansicht nach z. B. die in Abbildung 3 b dargestellte unterste Zelle der Zellreihe rechts aufgefaßt werden. Bei der darüberliegenden degenerierten Zelle handelt es sich wohl kaum um eine Makrospore, sondern eher um eine degenerierte EMZ oder Schichtzelle. Ob die mit dichtem, dunkel gefärbtem Plasma und auffallend großem Kern versehenen Chalazazellen, wie wir sie z. B. in Abbildung 3 a wiedergegeben haben, ebenfalls als Anzeichen für apospore Embryosackentwicklung zu bewerten sind, können wir vorläufig noch nicht entscheiden. Es soll aber doch hervorgehoben werden, daß sie mit den Zellgruppen, welche bei somatisch aposporen Pflanzen, z. B. *P. canescens*, *P. argentea* und *P. praecox*, zu unreduzierten Embryosäcken auswachsen, große Ähnlichkeit haben.

Noch stärker treten diese dunkel gefärbten Zellen in den Samenanlagen des Artbastardes 39/36,2, einer F_1 -Pflanze der Kreuzung *P. heptaphylla* \times *arenaria* 33 a, hervor (Abb. 4 a), wo sie in Form eines spindelförmigen Körpers oft tief in das Archesporgewebe hineindringen können (Abb. 4 b). Die weiblichen Gametophyten werden aber auch hier nicht vom Chalazagewebe, sondern in gleicher Weise wie bei *P. heptaphylla* von den EMZ und « Schichtzellen » gebildet, die beide eine RT durchzuführen vermögen (Abb. 4 b). Wie aus Abbildung 4 c ersichtlich ist, entwickeln sich dabei wieder zweierlei Tetraden, nämlich solche mit linearer und solche mit T-förmiger Anordnung. In der Regel geht auch bei diesem Bastard der Embryosack aus der chalazalen Makrospore hervor, während die mikropylaren schon früh degenerieren. Obschon die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Gametophyten von *P. heptaphylla* \times *P. arenaria* 33 a noch nicht lückenlos bekannt ist — die älteren Entwicklungsstadien sind nicht untersucht worden — darf doch jetzt schon angenommen werden, daß sich dieser Artbastard nicht wesentlich anders als *P. heptaphylla* verhält, daß also durch die Einkreuzung einer sehr wahrscheinlich zu apomiktischer Fortpflanzung tendierenden Pollenpflanze keine tiefgreifende Änderung in der generativen Sphäre des Bastardes hervorgerufen worden ist.

phase einer EMZ. f Tetrade. g Auswachsener zweikerniger Embryosack, darüber drei Schwesterzellen einer T-förmigen Tetrade. h Vier auswachsende Makrosporen; die unterste hat einen zweikernigen Embryosack gebildet. i Eiapparat. k Antipoden. l Archespor des Artbastardes *P. canescens* \times *verna*. Mitte, EMZ in 1. Anaphase, rechts daneben 4 degenerierte Makrosporen, oben, vierzellige Tetrade mit 2 degenerierten Schwesterzellen. (Vergr.: a, d-f 1 : 1200, h 1 : 930, b, c, g, l 1 : 700, i, k 1 : 465.)

Bemerkenswerterweise stimmt aber auch der Entwicklungsablauf in den Samenanlagen des Artbastards *P. canescens* \times *verna* mit jener von *P. heptaphylla* fast vollständig überein. Wie in einer früheren Arbeit schon ausgeführt worden ist (A. Rutishauser, 1945), vermögen die EMZ dieser Hybride die RT durchzuführen. Neuere Untersuchungen haben nun ergeben, daß, wie vermutet, tatsächlich 4 Makrosporen ent-

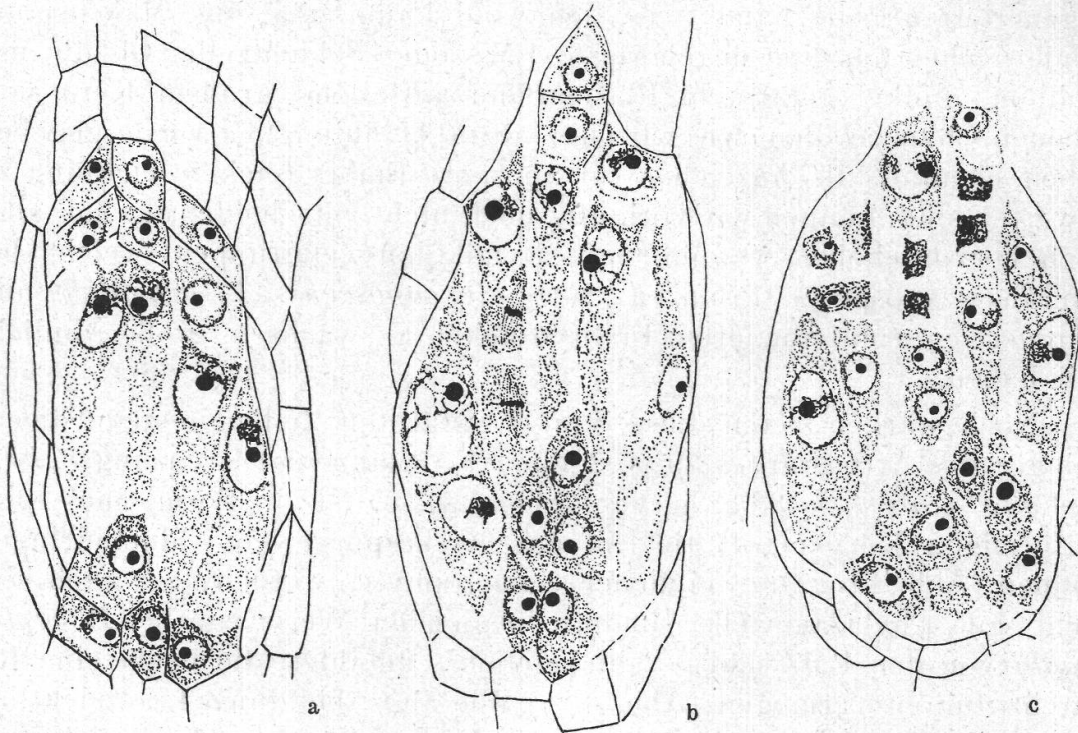


Abbildung 4.

Embryosackentwicklung des Bastards *P. heptaphylla* \times *P. arenaria* 33 a. a Archespor, darunter Chalazazellen. b Archespor mit Gruppe von Chalazazellen; eine EMZ mit 2. Metaphase. c Archespor mit Tetraden. (Vergr.: 1 : 700.)

stehen. Zwei solche Tetraden sind in Abbildung 31 dargestellt. Die eine ist zusammengesetzt aus vier degenerierten Makrosporen, die andere besteht aus zwei chalazalen Embryosack- und zwei degenerierten Schwesterzellen.

4. Besprechung der Ergebnisse.

Als wichtigstes Resultat der vorliegenden Untersuchungen hat sich ergeben, daß die von mir in der Umgebung von Schaffhausen gesammelte diploide Rasse von *P. heptaphylla* amphimiktisch ist. Da sich ferner auch zwei schwedische, von A. und G. Müntzing (1944) untersuchte Sippen der Art als normal sexuell erwiesen haben, scheint *P. heptaphylla* tatsächlich, wie A. Müntzing (1928, S. 281) in seiner

ersten *Potentilla*-Arbeit schon angenommen hat, vorwiegend oder total amphimiktisch zu sein. Es ist daher wahrscheinlich, daß die große Zahl von Bastarden zwischen dieser und apomiktischer Arten der Gattung mit *P. heptaphylla* als Samenpflanze zustandegekommen ist. Wie unsere Kreuzungsversuche gezeigt haben, stellen sich allerdings der Verbindung zwischen *P. heptaphylla* und *P. verna* große Hindernisse entgegen, da die beiden Arten weitgehend kreuzsteril zu sein scheinen. Dagegen war die Kreuzung zwischen *P. heptaphylla* und *P. arenaria* 33 a, nach W. Koch (vgl. A. Becherer, 1936, S. 277) einem Artbastard *P. arenaria* \times *verna*, sehr erfolgreich. Es gelang deshalb, den Tripelbastard *P. heptaphylla* \times *arenaria* \times *verna*, der nach Th. Wolf (1908) auch in der Natur nicht selten ist, in 9 Exemplaren ohne jede Schwierigkeit aufzuziehen. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Individuen dieser Nachkommenschaft waren außerordentlich groß. Unzweifelhaft handelt es sich also bei *P. arenaria* 33 a, wie zu erwarten war, um eine sehr stark heterozygote Pflanze. Die Ansicht der Systematiker, daß die Übergangsformen zwischen *P. arenaria* und *P. verna* als Artbastarde aufzufassen sind, hat damit eine experimentelle Bestätigung erfahren.

Die Polymorphie der F_1 -Generation *P. heptaphylla* \times *arenaria* muß allerdings zum Teil auch auf die Heterozygotie der Samenpflanze zurückgeführt werden. Doch scheint diese nur schwach zu sein, da die aus Samen selbstbestäubter Blüten aufgezogene Nachkommenschaft von *P. heptaphylla* nur in wenigen Merkmalen aufspaltet. Die relativ große Frequenz von PMZ mit ungepaarten Chromosomen spricht nicht gegen diese Auffassung, da die Univalenten nachweisbar stets von den beiden kleinsten Chromosomen gebildet werden, also nur diese partiell homolog zu sein scheinen.

Die Resultate der hauptsächlich an *P. heptaphylla* vorgenommenen embryologischen Untersuchungen haben die früher geäußerte Ansicht (A. Rutishauser, 1943) bestätigt, daß die Archespore der Potentillen mehrzellig sind und nicht, wie z. B. bei *Sorbus aucuparia* (A. Liljefors, 1934) und *Alchemilla* (Sv. Murbeck, 1901, G. Böös, 1917, 1924) aus einer zentralen EMZ und seitlich daran anstoßenden, vegetativ gewordenen Archesporezellen bestehen. Tatsächlich ist jede der langgestreckten EMZ, mit Ausnahme vielleicht der äußersten, häufig aber auch die darüberliegenden « Schichtzellen », dazu befähigt, die RT durchzuführen und haploide Embryosäcke auszubilden. In diesem Punkte stimmen die Potentillen nur mit den Arten der Gattung *Rosa* überein (Täckholm, 1923). Hinsichtlich der Tetradenbildung scheinen sich hingegen alle Rosaceen, einschließlich der apomiktischen, gleich zu verhalten. Wo immer eine RT vorkommt, werden im Anschluß daran stets vier Makrosporen gebildet. Diese sind in der Regel linear angeordnet; bei *P. heptaphylla*, vielleicht aber auch bei anderen Rosaceen, ist außerdem die T-förmige Anordnung der Tetraden nicht selten.

Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß auch der Artbastard *P. canescens* \times *verna* vier linear angeordnete Makrosporen ausbildet, obschon die eine Elternpflanze, *P. canescens*, nur ganz ausnahmsweise Tetraden entwickelt, die andere, *P. verna*, diese Fähigkeit scheinbar überhaupt «verloren» hat. Man kann sich diesen eigenartigen Befund wohl nur so erklären, daß in beiden Elternpflanzen die Tendenz zur Tetradenbildung und damit zur Entwicklung haploider Embryosäcke latent vorhanden ist und in der F_1 -Pflanze infolge einer durch die Kreuzung zustandegekommenen Anlagekombination zum Durchbruch kommen konnte.

Die Embryosackentwicklung der amphimiktischen Rosaceen erfolgt, da stets vier Makrosporen und achtkernige Gametophyten entwickelt werden, nach dem Normaltypus. Bei den meisten Arten der Familie, z. B. *Potentilla rupestris* (A. Föhrnbacher, 1913), *Sorbus aucuparia* (A. Liljefors, 1934) und wahrscheinlich auch bei den von uns untersuchten *Potentilla*-Bastarden geht dabei der Embryosack aus der chalazalen Tetradenzelle hervor. Bei den Rosen der *Canina*-Gruppe wird nach G. Täckholm (1923) hingegen das mikropylare Makrosporenpaar bevorzugt. *P. heptaphylla* nimmt zwischen diesen beiden Extremen insofern eine vermittelnde Stellung ein, als jede Tetradenzelle zum Embryosack auswachsen kann. Gewöhnlich sind allerdings, vielleicht infolge des besseren Nahrungszuflusses, die chalazalen im Vorteil.

Zusammenfassung.

1. Eine aus der Umgebung von Schaffhausen stammende diploide Rasse von *P. heptaphylla* hat sich als amphimiktisch erwiesen. Aufspaltung in der F_1 -Nachkommenschaft selbstbestäubter Blüten und das relativ häufige Auftreten von Univalenten in den Meiosen der PMZ zeigen, daß die Versuchspflanze heterozygot ist.

2. Da die F_1 -Generation der Kreuzung *P. heptaphylla* \times *P. arenaria* 33 a sehr stark polymorph ist, darf die als Pollenpflanze verwendete *Verna*-ähnliche Form von *P. arenaria* als Artbastard aufgefaßt werden. Die F_1 -Pflanzen sind Tripelbastarde der Kombination *P. heptaphylla* \times *arenaria* \times *verna*. Ihre Chromosomenzahl beträgt $2n = 28$. Ein Tripelbastard entwickelte, rückgekreuzt mit *P. heptaphylla*, Nachkommen mit der Chromosomenzahl $2n = 21$, pflanzt sich also wieder auf sexuellem Wege fort.

3. Die Embryosäcke von *P. heptaphylla* entwickeln sich nach dem Normaltypus. Die vier Makrosporen sind entweder linear oder in T-Form angeordnet. Alle Makrosporen können zu Embryosäcken auswachsen,

gewöhnlich werden aber die chalazalen bevorzugt. Die Tetradenbildung des Tripelbastardes *P. heptaphylla* \times *arenaria* \times *verna* und des Artbastardes *P. canescens* \times *verna* verläuft gleich wie bei *P. heptaphylla*.

Résumé.

Ce travail démontre que la race diploïde de *Potentilla heptaphylla* se reproduit par voie sexuée, contrairement à *P. verna* et aux autres espèces de Gomphostylae. Le sac embryonnaire se développe selon le type normal.

La descendance du croisement *P. heptaphylla* et d'une forme de *P. arenaria* semblable à *P. verna*, est polymorphe. La plante intermédiaire entre *P. verna* et *P. arenaria*, dont on a employé le pollen, est donc hétérozygote et peut être considérée comme espèce bâtarde de *P. arenaria* \times *verna*.

Literaturverzeichnis.

- Becherer, A. 1936. Fortschritte in der Systematik und Floristik der Schweizerflora, in den Jahren 1934 und 1935. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 45, S. 248—296.
- Böös, G. 1917. Über Parthenogenesis in der Gruppe Aphanes der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Årsskr. N. F., Bd. 13, S. 1—37.
- 1924. Neue embryologische Studien über Alchemilla arvensis. Bot. Not. 1924, S. 209—250.
- Christoff, M. und Papasova, G. 1943. Die genetischen Grundlagen der apomiktischen Fortpflanzung in der Gattung Potentilla. Zeitschr. f. Ind. Abst.- und Vererbungslehre, Bd. 81, S. 1—27.
- Föhrenbacher, A. 1913. Rasplodice prilike u roda Potentilla. Rad. ac. sci. et arts Slaves du Sud de Zagreb. S. 132—160. Referat in Bot. Zentralbl., Bd. 125, 1914, S. 611.
- Gentscheff, G. 1938. Über die pseudogame Fortpflanzung bei Potentilla. Genetica, Bd. 20, S. 398—408.
- Koch, W. und Kummer, G. 1925. Nachtrag zur Flora des Kantons Schaffhausen, II. Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen, Bd. 18, S. 111—134.
- Liljefors, A. 1934. Über normale und apospore Embryosackentwicklung in der Gattung Sorbus. Svensk. Bot. Tidskr., Bd. 28, S. 290—299.
- Müntzing, A. 1928. Pseudogamie in der Gattung Potentilla. Hereditas, Bd. 11, S. 267—283.
- Müntzing, A. und G. 1941. Some new results concerning apomixis, sexuality and polymorphism in Potentilla. Bot. Not. S. 237—278.
- 1944. A pentaploid F_1 hybrid between two diploid Potentilla species. Hereditas, Bd. 30, S. 631—638.
- Murbeck, Sv. 1901. Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Årsskr., Bd. 36, 45 S.

- Rutishauser, A. 1943. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Bastardbildung apomiktischer Potentillen. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 53, S. 5—83.
- 1945. Über die Fortpflanzung einiger Bastarde von pseudogamen Potentillen. Archiv d. Julius-Klaus-Stiftung f. Vererb.-forsch., Soz.-Anthrop. und Rassenhygiene. Erg.-Bd. zu Bd. XX, S. 168—182.
- Schnarf, K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. 354 S. 508 Textfig.
- Täckholm, G. 1923. Zytologische Studien über die Gattung Rosa. Acta Horti Bergiani, Bd. 7, Nr. 3, S. 97—381.
- Wolf, Th. 1908. Monographie der Gattung Potentilla. Bibliotheca Botanica, Heft 71, 714 S.
-