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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 79 (1969)

Artikel: Experimente zur Evolution von Potentilla procumbens Sibth.

Autor: Schwendener, Jost

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-55534

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: 16.12.2025

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

Experimente zur Evolution von Potentilla procumbens Sibth.

Von *Jost Schwendener*

(Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich)

Manuskript eingegangen am 5. Juli 1968

Inhalt

Einleitung. – A. Spezieller Teil. I. Die mutmasslichen Eltern von *P. procumbens*. II. Die 1. Filialgeneration *P. reptans* × *P. erecta*. III. Die hexaploiden Wildpopulationen *P. procumbens* (Hallau) und 454–60 aus England. IV. Die F_1-Generation aus der Wildpopulation *P. procumbens* (Hallau) × *P. erecta* und die Wildpopulation PA18 aus England. – B. Allgemeiner Teil. I. Die mutmasslichen Eltern von *P. procumbens*. II. Der *P. procumbens*-Komplex. – Zusammenfassung. – Literatur.

Einleitung

Die Gattung *Potentilla* bietet in systematischer Hinsicht ausserordentliche Schwierigkeiten. Diese bestehen vor allem im häufigen Vorkommen erbkonstanter Übergangsformen (Rutishauser, 1948).

Für viele *Potentilla*-Arten konnte im Laufe der letzten Jahrzehnte Pseudogamie nachgewiesen werden. Ursprünglich wurde angenommen, dass damit ein Sexualitätsverlust und als Konsequenz davon eine starke Herabsetzung oder sogar völliger Verlust der Variabilität verbunden sei. Rutishauser (1948) und Hunziker (1954) konnten dann aber zeigen, dass Pseudogamie bei den von ihnen untersuchten *Potentillen* nordostschweizerischer Herkunft nicht total ist, sondern dass innerhalb derselben Pflanze oft sexuelle und pseudogame Fortpflanzung nebeneinander auftreten. Sexuelle Fortpflanzung erlaubt die Entstehung von Übergangsformen verschiedener Polyploidiestufen, während Pseudogamie diese Übergangsformen reproduktiv isoliert. Den beiden Autoren gelang es ferner, nachzuweisen, dass Aposporie und mit hoher Wahrscheinlichkeit auch Pseudogamie genetisch bedingt sind. Da die Apomixisgene rezessiv sind, können Anlagen zur Aposporie und Pseudogamie ihrer Meinung nach bereits in sexuellen Formen latent vorhanden sein und durch Bastardierung angehäuft werden.

Demzufolge müsste es also bei den *Potentillen* möglich sein, durch Kreuzung zweier nahe verwandter Arten eine erbkonstante Übergangsform zu erhalten, vielleicht sogar eine Übergangsform, die mit einer Wildpopulation morphologisch und in bezug auf die Fortpflanzungsweise übereinstimmt. Der Versuch einer solchen Synthese wurde bei sexuellen Arten schon wiederholt unternommen. So gelang Karpetschenko (1928) die Synthese eines polyploiden Gattungsbastardes *Raphano-Brassica*. Bei pseudogamen Arten wird die experimentelle Erzeugung erbkonstanter Art- und Gattungs-

bastarde wegen des stabilisierenden Effektes der Apomixisgene wesentlich erleichtert, und es gelang zum Beispiel Rutishauser (1948), Müntzing (1958) bei *Potentilla*, Clausen (1961/62) et al. bei *Poa* u.a. eine grosse Anzahl konstanter Artbastarde herzustellen.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit *Potentilla*-Arten der Gruppe der *Tormentillen*. Die Tormentillen gehören nach Wolf (1908) zur Subsektion *Gomphostylae* und umfassen die zwei Arten *Potentilla erecta* und *Potentilla reptans* sowie einen sekundären Artbastard *P. procumbens (= P. anglica)*, der von Murbeck (1890), Ascherson und Graebner (1900–1905) wegen der hohen Fertilität und der zum Teil von *P. erecta* und *P. reptans* verschiedenen Wohngebiete als Art aufgefasst wird. Neben *P. procumbens* treten aber nach Murbeck und Ascherson und Graebner auch alle möglichen Bastarde zwischen den drei Arten auf, die sich zum Teil nur in wenigen morphologischen Merkmalen unterscheiden.

Dass die morphologischen Differenzen allein nicht genügen, innerhalb der Gruppe der *Tormentillen* Klarheit zu schaffen, wurde von verschiedenen Autoren erkannt, und sie versuchten, die morphologischen Methoden durch zytologische zu ergänzen. So untersuchten Skalinska und Czapik (1958) verschiedene polnische Populationen der drei Arten zytologisch. Sie fanden für *P. erecta* die somatischen Chromosomenzahlen 2n = 28 und 2n = 35, für *P. reptans* 2n = 28 und 2n = 42. Die Chromosomenzahl von *P. procumbens* wurde von Skalinska und Czapik (1958) sowie von Christoff und Papasova (1943) mit 2n = 56 angegeben. Wulff (1939) beschreibt eine *Procumbens-Population* mit 2n = 28, und für eine von Gremli bereits 1870 beschriebene Population aus Hallau, Kanton Schaffhausen, konnten wir die somatische Chromosomenzahl 2n = 42 finden.

Wie aus Tabelle 1 hervorgeht, ergeben auch zytologische Analysen keine eindeutigen Unterschiede zwischen den verschiedenen *Tormentillae*. Alle drei Arten können tetraploid sein, sind aber hinsichtlich ihres Polyploidiegrades variabel. Dies gilt in besonders hohem Masse für *P. procumbens*, wo bis jetzt nicht weniger als drei Polyploidiestufen nachgewiesen werden konnten. Morphologisch unterscheiden sich die verschiedenen *Procumbens*-Populationen, obschon ungleichen Polyploidiestufen angehörend, nur wenig voneinander.

Tabelle 1

Verschiedene Polyploidiestufen bei den *Tormentillen*

Art	2n	Polyploidiegrad
P. erecta	28 (35)	4x, 5x
P. reptans	28 (42)	4x, 6x
P. procumbens	(28) 42, 56	4x, 6x, 8x

Morphologische und zytologische Analysen zeigen übereinstimmend, dass *P. procumbens* ein Gemisch von Sippen darstellt, das durch alle Übergänge mit *P. erecta* und *P. reptans* verbunden ist. Dieses Gemisch macht den Eindruck einer Bastardpopu-

lation, und es fragt sich daher, ob ihr überhaupt der Charakter einer Art zugeschrieben werden darf. Zur Lösung dieser Frage wurden folgende Analysen durchgeführt:

1. Bestimmung des Fortpflanzungsmodus der *Tormentillae*.
2. Experimentelle Erzeugung von Bastarden zwischen *P. reptans* und *P. erecta*.
3. Analyse der Syndeseverhältnisse.
4. Morphologische Vergleiche zwischen den mutmasslichen Eltern, ihren experimentell erzeugten Bastarden und den in der Natur aufgefundenen Sippen von *P. procumbens*.

Herkunft der Versuchspflanzen

Alle Versuchspflanzen wurden im Freien ausgegraben und im Versuchsgarten weiterkultiviert.

1. *P. reptans* Hallau:

30 Pflanzen entstammen einer Wildpopulation zwischen Oberhallau und Eberfingen, Kanton Schaffhausen. Alle Pflanzen wurden morphologisch und zytololisch untersucht. Die somatische Chromosomenzahl beträgt durchwegs 2n = 28.

2. *P. erecta* Hallau:

Aus dem mit *P. reptans* gemeinsam bewohnten Areal stammen auch 20 Pflanzen von *P. erecta*, die ebenfalls durchwegs die somatische Chromosomenzahl 2n = 28 zeigen.

3. *P. procumbens*:

Von *P. procumbens* wurden drei verschiedene Wildpopulationen in Kultur genommen. Eine davon besiedelt gemeinsam mit *P. reptans* und *P. erecta* ein Areal von zirka 4 Aren. Auf diesen Standort, der bereits von Gremli (1870) beschrieben wurde, hat mich in freundlicher Weise Herr H. Oefelein, Neunkirch, aufmerksam gemacht. 30 zytologisch untersuchte Pflanzen zeigten die somatische Chromosomenzahl 2n = 42. Für zwei weitere Pflanzen verschiedener Populationen von *P. procumbens* (= P. anglica Laich.) bin ich Herrn Dr. S.M. Walters vom Botanischen Garten Cambridge zu Dank verpflichtet. Ich erhielt die Pflanzen unter den Bezeichnungen 454–60 und PA18. Nach Dr. Walters soll es sich bei PA18 um eine allopolyploide, samenfertile Pflanze handeln, während 454–60 vermutlich ein Bastard zwischen *P. reptans* und *P. erecta* ist. Die somatischen Chromosomenzahlen wurden von uns zu 2n = 56 für PA18 und 2n = 42 für 454–60 bestimmt.

Präparationsmethoden

Das Material, welches für zytologische und embryologische Untersuchungen bestimmt war, wurde in einem Gemisch von 4 Teilen Alkohol abs. und 1 Teil Eisessig fixiert. Für die embryologischen Untersuchungen wurden Längsschnitte durch die Gynoeceen von 10–20 μ Dicke hergestellt. Die Einbettung erfolgte über Alkohol-Toluol-Paraffin. Für die Färbung gelangte die Heidenhain-Methode zur Anwendung. Eine frische, wässerige Lösung von Hämatoxylin zeigte die besten Resultate. Eine Vorbehandlung in Chromsäure 1 % erwies sich als vorteilhaft.

Zur Bestimmung der somatischen Chromosomenzahl in Wurzelspitzen sowie zur Untersuchung der Meiose in den Antheren wurden Feulgen-Quetschpräparate hergestellt. Eine Anreicherung der Metaphasen mit Colchizin 0,05 % in den Wurzelspitzen erwies sich als vorteilhaft. Zur Mazeration wurden die Wurzelspitzen nach der Fixation bei 37 °C mit einer wässerigen 1 % Pektinaselösung behandelt. Nach einer Behandlung von 20 Min. wurden die Wurzelspitzen hydrolysiert. Die anschliessende Färbung zeigte nur dann Erfolg, wenn bei 60 °C während 14–15 Min. hydrolysiert wurde.

Da sich die Gruppe der *Tormentillen* durch extreme Protandrie auszeichnet, war die für interspezifische Kreuzungen notwendige Kastration besonders schwierig. Diese erfolgte anfänglich mit einer Pinzette, später wurden die Antheren mit einer Glaskapillare, welche an die Wasserstrahlpumpe angesetzt wurde, entfernt. Damit konnte Selbstbestäubung weitgehend verhindert werden.

A. Spezieller Teil

I. Die mutmasslichen Eltern von P. procumbens

1. Morphologie

Die mutmasslichen Eltern von *P. procumbens*, *P. reptans* und *P. erecta* unterscheiden sich morphologisch deutlich voneinander. Es ist im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich, auf alle Merkmale einzugehen. Die auffälligsten Differenzen zwischen den mutmasslichen Eltern, ihren experimentell erzeugten Bastarden und den in der Natur aufgefundenen Sippen von *P. procumbens* gehen aus Tabelle 21 (Seite 83) sowie aus den Abbildungen 13 und 14 (nach S. 82) hervor.

2. Fortpflanzung

Zur Bestimmung des Fortpflanzungsmodus von *P. reptans* und *P. erecta* wurden interspezifische Kreuzungen durchgeführt. Zu diesem Zweck wurde eine grosse Anzahl Blüten kastriert und 5–10 Tage darnach, bei voll entwickelter Narbe, mit artfremden Pollen bestäubt. Leider war es aus Zeitgründen nicht möglich, für die Kreuzungsversuche Klone heranzuziehen.

a) P. reptans

Über die Zusammensetzung der F_1-Generation aus der interspezifischen Kreuzung *P. reptans* × *P. erecta* geben Tabelle 2 und Abbildung 12 (Seite 31) Auskunft. Es wur-

Tabelle 2

Kreuzungsversuche mit *P. reptans* als Samenpflanze
BII bezeichnet einen aus einer reduzierten Eizelle durch Befruchtung entstandenen Bastard
BIII bezeichnet einen aus einer unreduzierten Eizelle durch Befruchtung entstandenen Bastard

Samenpflanze	Pollenpflanze	Zahl der ausgelegten Samen	Keimlinge	Zusammensetzung der F_1-Generation: maternelle Pflanzen	Bastarde BII	Bastarde BIII
P. reptans 9	*P. erecta* 16	9	–	–	–	–
P. reptans 13	*P. erecta* 14	28	–	–	–	–
P. reptans 11	*P. erecta* 13	55	16	16[1]	–	–
P. reptans 25	*P. erecta* 7	18	–	–	–	–
P. reptans 26	*P. erecta* 7	24	–	–	–	–
P. reptans 27	*P. erecta* 7	8	1	–	1	–
P. reptans 7	*P. erecta* 5	36	3	–	–	1
P. reptans 1	*P. erecta* 1	14	–	–	–	–
P. reptans 16	*P. erecta* 11	86	49	49[1]	–	–
P. reptans 15	*P. erecta* 13	19	–	–	–	–
P. reptans 12	*P. erecta* 13	11	–	–	–	–
P. reptans 19	*P. erecta* 1	5	–	–	–	–
P. reptans 24	*P. erecta* 19	12	1	–	–	1
P. reptans 16	*P. erecta* 4	32	6	–	2	–
Total			76	65	3	2

[1] Da bei diesen Versuchen die Kastration der Blütenknospen noch mit der Pinzette vorgenommen wurde, ist gelegentliche Selbstbestäubung nicht ausgeschlossen.

den drei Kategorien von Tochterpflanzen erhalten: maternelle Nachkommen, BII- und BIII-Bastarde. Weil die Kastration zum Teil ohne die Anwendung der Wasserstrahlpumpe erfolgte, ist Selbstbestäubung nicht ganz auszuschliessen. Die Kreuzungsversuche geben deshalb über das Verhältnis reduzierter zu unreduzierten Eizellen sowie über die Befruchtungsbedürftigkeit unreduzierter Eizellen keinen sicheren Aufschluss. Wir werden später versuchen, diese Fragen mit Hilfe embryologischer Untersuchungen zu beantworten.

b) P. erecta

Bei *P. erecta* waren die Kastrationsversuche wegen der Kleinheit der Blüten nur schwer durchzuführen. Die Resultate müssen deshalb mit Vorsicht interpretiert werden. Von 120 kastrierten und anschliessend bestäubten Blüten zeigten bloss sechs Samenansatz. In Tabelle 3 sind nur die Kreuzungskombinationen mit Samenansatz eingetragen.

Tabelle 3

Kreuzungsversuche mit *P. erecta* als Samenpflanze

Samenpflanze	Pollenpflanze	Zahl der ausgelegten Samen	Keimlinge	Zusammensetzung der F_1-Generation maternelle Pflanzen	Bastarde BII	BIII
P. erecta 13	*P. reptans* 10	1	–	–	–	–
P. erecta 15	*P. reptans* 22	1	–	–	–	–
P. erecta 7	*P. reptans* 6	2	–	–	–	–
P. erecta 11	*P. reptans* 19	1	–	–	–	–
P. erecta 19	*P. reptans* 5	1	–	–	–	–
P. erecta 10	*P. reptans* 17	4	3	3	–	–
Total				3	–	–

Da Selbstbestäubung nicht ganz auszuschliessen ist, kann über den Fortpflanzungsmodus aufgrund der Kreuzungsversuche allein keine gesicherte Angabe gemacht werden. Die embryologischen Untersuchungen werden aber zeigen, dass es sich bei den drei maternellen Nachkommen mit grosser Wahrscheinlichkeit um Produkte pseudogamer Fortpflanzung handelt.

3. Embryosackentwicklung

Samenanlagen und Archespor aller untersuchten Sippen stimmen im Bau und in der Entwicklung im wesentlichen mit den von Hunziker (1954) beschriebenen *Potentillen* überein, weshalb wir hier auf eine ausführliche Beschreibung verzichten können. Die Epidermiszellen an der Spitze des Nuzellus teilen sich mehrfach tangential und entwickeln auf diese Weise eine bis zu 25 Zellschichten dicke Epidermiskalotte, während die subepidermalen Zellen durch mehrmalige tangentiale Teilungen ein multizelluläres Archespor bilden. Darunter liegen mehrere Reihen vegetativer Zellen, die in dem an das Archespor grenzenden Gewebe als Chalazagewebe bezeich-

net werden (Abb. 1 b). Durch wiederholte Zellteilung kann dieses einen Zapfen in das Archespor vortreiben, so dass die Abgrenzung der beiden Gewebe oft schwierig ist. Da die parietalen Zellen des Archespors oft somatischen Charakter annehmen, ist es auch seitlich nicht scharf begrenzt.

a) P. reptans

Von *P. reptans* wurden 601 Fruchtknoten verschiedener Altersstadien untersucht. Jeder Fruchtknoten bildet normalerweise eine Samenanlage aus. Nur einmal konnten zwei Samenanlagen festgestellt werden.

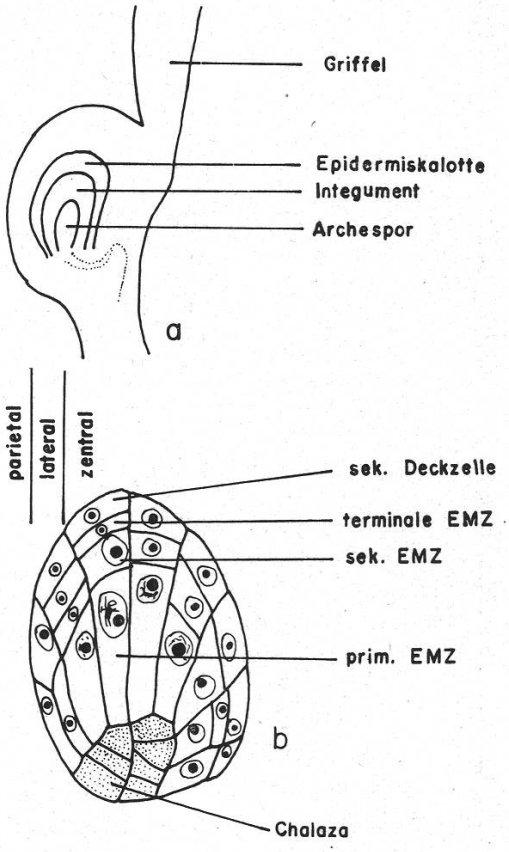


Abbildung 1

Morphologie und Embryologie der *Tormentillen*
a: medianer Längsschnitt durch den Fruchtknoten (schematisch); b: medianer Längsschnitt durch das Archespor (schematisch, nach Hunziker, 1954)

Wenn die Epidermiskalotte eine Dicke von vier Zellschichten erreicht hat, zeigen sich im Archespor die ersten Anzeichen der Meiose, Synapsis und Prophase. Bei fünfschichtiger Epidermis treten in zentralen und lateralen Embryosackmutterzellen (im folgenden als EMZ bezeichnet) bereits die ersten Diakinesen auf. 21 Diakinesekerne, die annähernd ausgezählt werden konnten, variierten in der Zahl der Paarungseinheiten. Die Zahlen bewegen sich zwischen 14 und 17. Nach der Grösse zu urteilen, dürfte es sich um Bivalente und Univalente handeln (Abb. 2a). Meiosestörungen scheinen nicht häufig zu sein, konnten doch bloss in drei Makrosporen Kleinkerne gefunden

werden. In parietalen EMZ treten keine meiotischen Teilungsbilder auf. Diese Zellen scheinen also keine sporogene Tendenz zu besitzen. Allgemein kann auch festgestellt werden, dass primäre EMZ früher in die Meiose eintreten als sekundäre und terminale (Abb. 1b und 3a). Die Meiose wird in der chalazalen Dyadenzelle normal fortgesetzt; die mikropylare degeneriert hingegen meist schon vor Abschluss der RT II (Abb. 2 b–e). Sofern die RT II in beiden Dyadenzellen beendet wird, entstehen linear angeordnete Sporentetraden und T-Tetraden in gleicher Häufigkeit (Abb. 2 f–h). Bei *P. reptans* wird die Meiose meist nur von einer EMZ beendet. Ein bis zwei weitere können noch in die Meiose eintreten, degenerieren aber im Verlaufe der Sporogenese. Lediglich acht Samenanlagen zeigten zwei Tetraden, was zirka 2% aller untersuchten Samenanlagen entspricht.

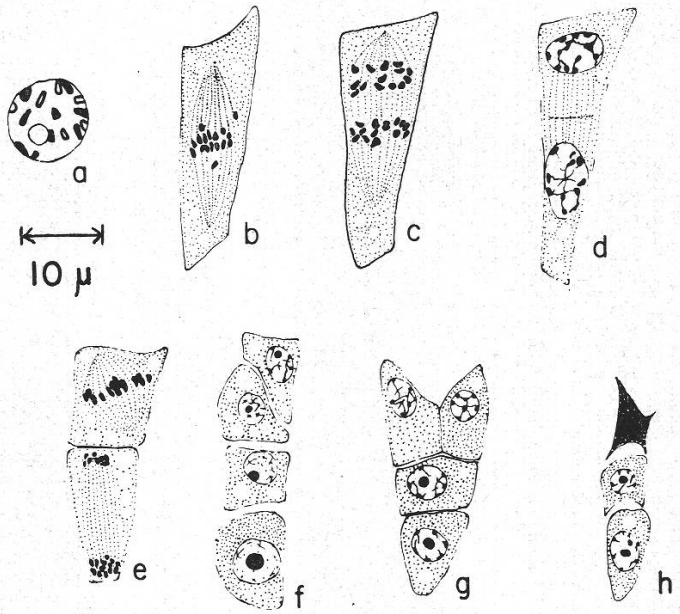


Abbildung 2

Meiosen in den Samenanlagen von *P. reptans*

a: EMZ in Diakinese, nach Zahl und Grösse der Paarungseinheiten zu urteilen mit 13 Bivalenten und 2 Univalenten; b: Metaphase I mit 2 bei der Polwanderung vorauseilenden Univalenten; c: Anaphase I mit normaler Verteilung; d: Interkinese; e: Dyade: chalazale Dyadenzelle in Telophase II, mikropylare in Metaphase II; f: linear angeordnete Tetrade. Chalazale Makrospore keimend; g: T-Tetrade; h: unvollständige Tetrade mit degenerierter mikropylarer Dyadenzelle

Von den 602 untersuchten Samenanlagen konnten in 572 Fällen Diakinesen oder darauffolgende meiotische Teilungsbilder festgestellt werden. 29 Samenanlagen stammen teils aus zu jungen, teils aus zu alten Fruchtknoten. Im ersten Fall ist die Meiose noch nicht eingeleitet, im zweiten sind die Lagebeziehungen durch wachsende Initialen verschiedener Herkunft und die damit verbundene Degeneration im umliegenden Gewebe gestört, so dass eventuell auftretende Tetraden nicht mehr indetifiziert werden können. Bei einer Samenanlage liess sich die Herkunft der Embryosackzellen nicht sicher bestimmen, vermutlich sind sie aber unreduziert (Tafel II, Fig. 5, und Abb. 3 f). Abgesehen von dieser Ausnahme können jedoch alle EMZ die Meiose durchführen.

Dies steht im Gegensatz zu den von Rutishauser (1948) untersuchten *Potentilla*-Apomikten. Nach Hunziker (1954) sind bei den *Potentillen* der Subsektion *Conostylae* nur die partiell oder total sexuellen Hybriden in der Lage, die RT durchzuführen.

Bei siebenschichtiger Epidermiskalotte setzt in der chalazalen, leitbündelnahen Makrospore die Keimung mit anschliessender Vakuolisierung ein (Abb. 3 e). Mikropylare Makrosporen besitzen, wohl infolge mangelnder Nährstoffzufuhr, keine Möglichkeit zur Embryosackbildung. Mit beginnender Makrosporenkeimung vergrössern auch die im Heidenhain-Präparat dunkel gefärbten Zellen des Chalazagewebes ihr Volumen. Auch diese Zellen vakuolisieren zum Teil und liefern damit potentielle unreduzierte Embryosackinitialen (Abb. 3 b). Bei *P. reptans* scheinen sich also im Gegensatz zu den von Rutishauser (1948) und Hunziker (1954) untersuchten *Potentilla*-Arten sexuelle und apospore Initialen zu konkurrenzieren (Tafel II, Fig.

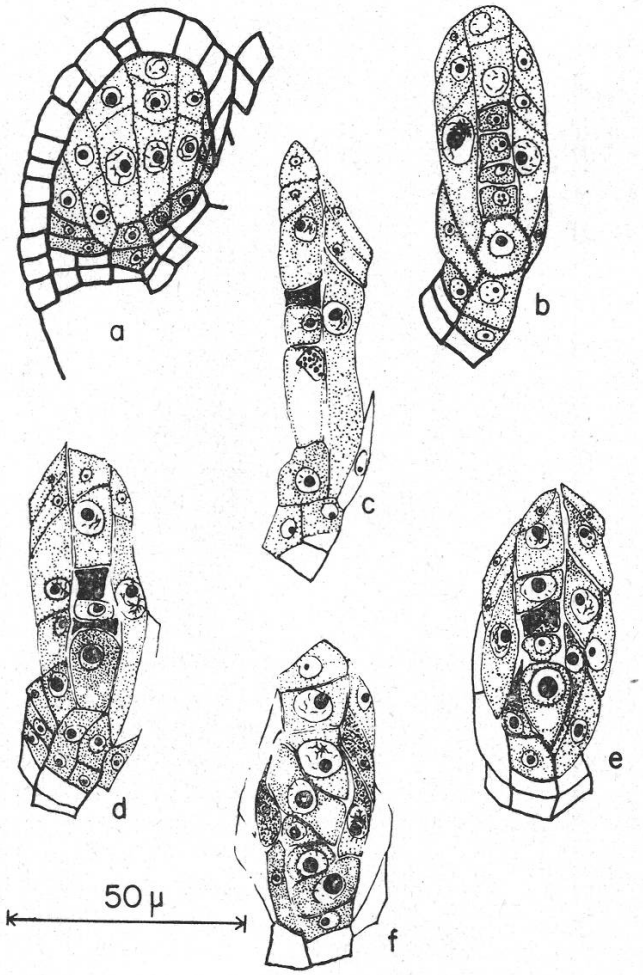


Abbildung 3

Herkunft der Embryosäcke von *P. reptans*

a: sekundäres Archespor, EMZ in meiotischer Prophase; b: junge, linear angeordnete Sporentetrade, flankiert von EMZ in Synapsis und Prophase. Chalazazellen vakuolisiert; c: unvollständige, degenerierende Tetrade. Chalazale Makrospore pyknotisch; d: vollständige oder unvollständige Tetrade. Vakuolisierte Initiale unsicherer Herkunft; e: unvollständige Tetrade mit auswachsender chalazaler Makrospore; f: vollständige Tetrade, vermutlich mit unreduzierten Initialen chalazaler und archesporieller Herkunft

1–4). Darin stimmt *P. reptans* eher mit der von Czapik (1962) untersuchten Sippe von *Potentilla arenaria* überein. In 4% aller Samenanlagen degenerieren alle Makrosporen. Degenerierende Makrosporen zeigen meist pyknotische Kerne und sind im allgemeinen plasmaarm (Abb. 3 c). Es besteht die Möglichkeit, dass die degenerierten Tetraden zum Teil durch Makrosporen aus Meiosen übriggebliebener EMZ ersetzt werden.

Auf embryologischem Wege kann untersucht werden, ob zum Zeitpunkt der Fixation die apospore oder die sexuelle Tendenz grösser ist. In Abbildung 4 ist das Verhältnis von Samenanlagen mit sexueller zu denen mit vorwiegend aposporer Tendenz graphisch dargestellt. Die Sexualitäts- beziehungsweise Aposporietendenz wurde für drei aufeinanderfolgende Altersklassen bestimmt. Die Nummern der Altersklassen entsprechen der durchschnittlichen Schichtdicke der Epidermiskalotte. Aus der graphischen Darstellung geht hervor, dass die Determination der aposporen Initialen schon früh, nämlich in der Altersklasse 6 erfolgt. Im Wettbewerb mit den sexuellen Initialen sind die aposporen oft erfolgreich. In der Altersklasse 13 treten reduzierte und unreduzierte Embryosäcke im Verhältnis 3:5 auf. Wie aus den Kreuzungsergebnissen (Tab. 2) hervorgeht, wird das Verhältnis, auch wenn man die Möglichkeit ungewollter Selbstbestäubung berücksichtigt, später noch weiter zugunsten des aposporen Systems verändert. Die embryologischen Befunde stützen die Vermutung, dass es sich bei den in Tabelle 2 angegebenen 65 maternellen Pflanzen zum grössten Teil um Produkte pseudogamer Fortpflanzung handelt, die zum Teil ohne, zum kleineren Teil erst mit Befruchtung entwicklungsfähig sind. Wie die Analyse von 111 Fruchtknoten zeigt, sind aber die Eizellen von *P. reptans* ohne Bestäubung nicht teilungsfähig. *P. reptans* unterscheidet sich in diesem Punkt wesentlich von andern Arten der *Gomphostylae*, für die parthenogenetische Entwicklung der Embryonen festgestellt wurde (Rutishauser, 1948).

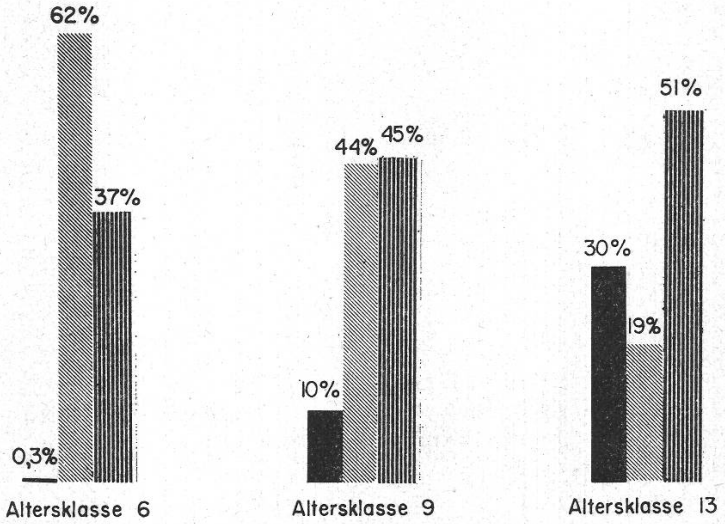


Abbildung 4

Prozentualer Anteil von Samenanlagen sexueller und aposporer Tendenz in drei verschiedenen Altersklassen von *P. reptans*. Schwarz (linke Säulen): sexuell; hellgrau (mittlere Säulen): sexuelle und apospore Initialen konkurrenzierend; dunkelgrau (rechte Säulen): apospor

b) P. erecta

In 285 Fruchtknoten der Altersklassen 3–15, die von 90 Blütenknospen stammen, konnten 286 Samenanlagen untersucht werden. Davon enthielten 223 Fruchtknoten Diakinesen oder darauf folgende meiotische Teilungsbilder. In 23 Fällen befand sich das Archespor in Synapsis oder in der meiotischen Prophase. Da diese EMZ nicht die geringsten Degenerationserscheinungen zeigen, kann angenommen werden, dass auch sie die Meiose zu Ende führen werden. 39 Samenanlagen stammen aus der Altersklasse 15 und können infolge der stark fortgeschrittenen Degenerationserscheinungen im Archespor nicht mehr analysiert werden. Nur in einer Samenanlage der Altersklasse 3 konnte neben EMZ in der Chalaza bereits ein zweikerniger Embryosack festgestellt werden.

Der Ablauf der Meiose zeigt gegenüber *P. reptans* einige Abweichungen. Von fünf ausgezählten Diakinesekernen konnten in vier Fällen 14 Paarungseinheiten festgestellt werden. Der Grösse nach zu urteilen dürfte es sich um Bivalente handeln. In Abbildung 5 a ist ein Diakinesekern mit 15 Paarungseinheiten dargestellt. Vermutlich sind 13 Bivalente und 2 Univalente ausgebildet worden. Den weiteren Verlauf der Meiose zeigen die Abbildungen 5 b–e. Im Gegensatz zu *P. reptans* bildet *P. erecta* nie vollständige Sporentetraden aus. Bei 187 untersuchten Tetraden vermochte die mikropylare Dyadenzelle die RT II vor der Degeneration nicht zu beenden. Häufiger als bei *P. reptans*, nämlich in 6% aller untersuchten Samenanlagen mit Tetraden, wurden bei *P. erecta* zwei bis drei Tetraden pro Samenanlage gefunden.

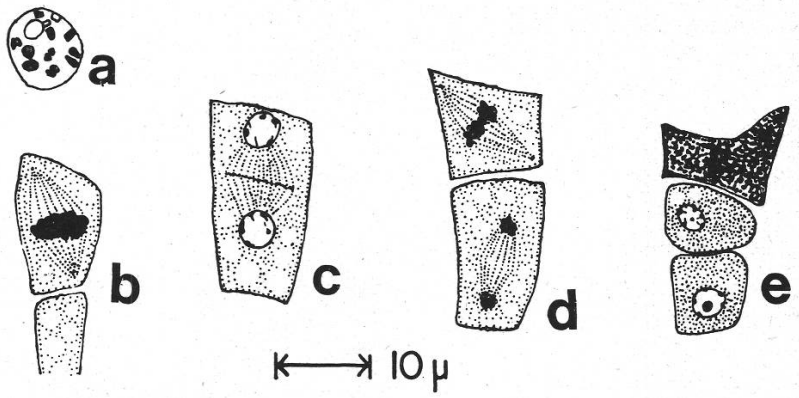


Abbildung 5

Meiosen in den Samenanlagen von *P. erecta*

a: EMZ in Diakinese, vermutlich mit 13 Bivalenten und 2 Univalenten; b: Metaphase I in sekundärer EMZ; c: Telophase I; d: Dyade: chalazale Zelle in Telophase II, mikropylare in Metaphase II; e: unvollständige Sporentetrade

Bei fünfschichtiger Epidermiskalotte setzt in der chalazalen Makrospore die Keimung ein. Zur gleichen Zeit oder etwas früher vakuolisieren zum Teil auch Zellen aus der Chalaza oder des parietalen Archespors. Diese liefern wieder potentielle unreduzierte Embryosackinitialen. In 18% aller Samenanlagen mit Tetraden degenerierten

alle Makrosporen. Ob diese durch Makrosporen aus übriggebliebenen EMZ ersetzt werden, lässt sich nicht feststellen.

Die Abbildungen 6 a–e zeigen verschiedene Entwicklungstendenzen im Archespor. Wie bei *P. reptans* erfolgt die Determination der aposporen Initialen schon früh, nämlich in der Altersklasse 5. In der Altersklasse 12 treten reduzierte und unreduzierte Embryosackzellen im Verhältnis 1,3:6,2 auf (Abb. 7). Leider konnten diese embryologischen Ergebnisse nicht mit genügender Sicherheit durch Kreuzungsexperimente gestützt werden. Bei den in Tabelle 3 (S. 53) angegebenen drei maternellen Nachkommen könnte es sich um Produkte von Selbstbestäubungen handeln. Auf die Schwierigkeit bei der Kastration infolge extremer Protandrie wurde schon früher hingewiesen.

16 kastrierte und anschliessend isolierte Blüten, von denen 62 Fruchtknoten untersucht werden konnten, enthielten nach 5–10 Tagen keine parthenogenetische Embryonen. In dieser Hinsicht verhält sich *P. erecta* wie *P. reptans*.

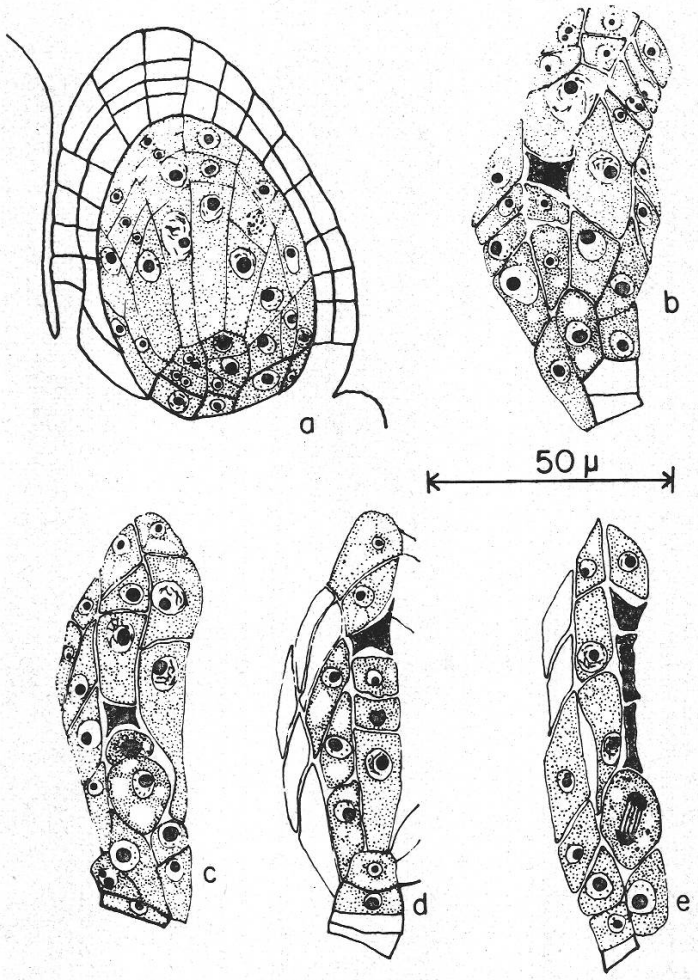


Abbildung 6

Herkunft der Embryosäcke von *P. erecta*

a: Archespor und Chalaza. Rechts, lateral eine sekundäre Archesporzelle, welche die mitotische Teilungsfähigkeit beibehalten hat; b: unvollständige Tetrade mit vakuolisierten chalazalen Initialen; c: unvollständige Tetrade, die chalazale Makrospore auswachsend; d: unvollständige Tetrade aus einer sekundären EMZ degenerierend. Links, laterale EMZ mit Tendenz zu generativer Aposporie; e: degenerierte, unvollständige Tetrade. Chalazale apospore Initiale in Teilung

Für *P. erecta* wurde Aposporie embryologisch nachgewiesen, Pseudogamie ist wahrscheinlich; hingegen gelang es uns nicht, durch experimentell erzeugte BIII-Bastarde Apomeiose nachzuweisen.

4. Pollenentwicklung

a) P. reptans

30 Pflanzen der Wildpopulation aus Hallau wurden zytologisch untersucht. Sie wiesen in Wurzelspitzen durchwegs die somatische Chromosomenzahl 2n = 28 auf. Da die Basiszahl für die *Potentillen* x = 7 beträgt, handelt es sich bei *P. reptans* um eine Tetraploide. Demnach wären bei genügender Chromosomenhomologie in der Meiose Multivalente zu erwarten. Wie Tabelle 4 zeigt, konnten aber in 112 untersuchten Metaphaseplatten der 1. Reduktionsteilung, nach Zahl und Grösse zu urteilen,

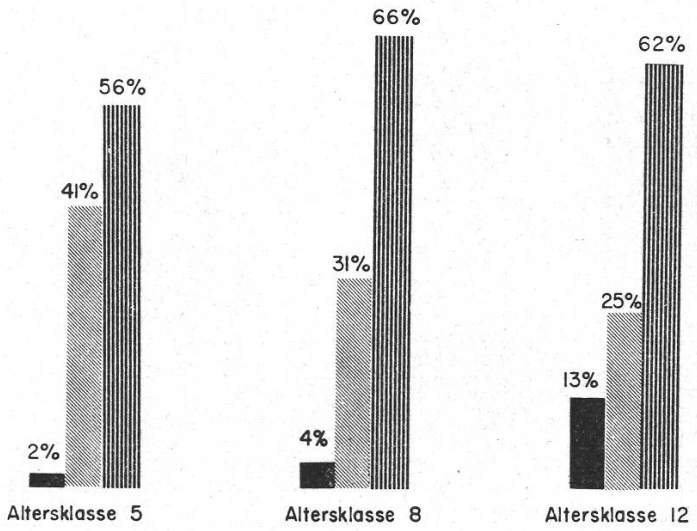


Abbildung 7

Prozentualer Anteil von Samenanlagen sexueller und aposporer Tendenz in drei verschiedenen Altersklassen von *P. erecta*. Schwarz (linke Säulen): sexuell; hellgrau (mittlere Säulen): sexuelle und apospore Initialen konkurrenzierend; dunkelgrau (rechte Säulen): apospor

meist nur Bivalente und zum Teil Univalente gefunden werden. Nur in einem Fall konnte neben 12 Bivalenten und einem Univalent auch ein Trivalent beobachtet werden (Tafel I, Fig. 1). Abgesehen von dieser Ausnahme sind, sofern keine Univalente auftreten, nur je zwei der vier Genome homolog. Die Genomformel könnte deshalb etwa mit AABB angegeben werden. Leider war es uns infolge der Kleinheit der Chromosomen nicht möglich, dies durch Karyogramme zu belegen. Da bei der Syndese von *P. reptans* abgesehen von einer Ausnahme keine Multivalente auftreten, handelt es sich um eine genomische Alloploide. Der erwähnte Trivalent deutet aber darauf hin, dass die genomische Alloploidie nur partiell ist.

Die meiotischen Teilungsbilder zeigen in der Regel keine Störungen. Meist liess sich in der Anaphase eine 14:14-Verteilung nachweisen. Da Univalente zufällig verteilt werden, muss aber doch angenommen werden, dass Meiosestörungen bisweilen

Tabelle 4

Zahl und Art der Paarungseinheiten in den Pollenmutterzellen von *P. reptans*

Anzahl untersuchte Metaphasen I	Paarungs-einheiten	Anzahl Univalente	Bivalente	Multivalente
1	14	1	12	1
89	14	–	14	–
16	15	2	13	–
5	16	4	12	–
1	17	6	11	–
Total 112				

auftreten, aber oft zufällig nicht erfasst werden. Diese Annahme wird denn auch durch das Pollenbild bestätigt. Der grösste Teil der Pollenkörner, nämlich 93,23%, ist mit Zellinhalt gefüllt. Die restlichen 6,77% sind meist kleiner und durchwegs leer.

b) P. erecta

Wie *P. reptans* weist auch *P. erecta* die somatische Chromosomenzahl 2n = 28 auf. In 74 untersuchten Metaphaseplatten der 1. Reduktionsteilung konnten keine Multivalente gefunden werden (Tab. 5). In Tafel I, Figur 2 ist eine dieser Metaphaseplatten mit 13 Bivalenten und 2 Univalenten abgebildet. Demnach dürfte es sich auch bei *P. erecta* um eine genomische Alloploide mit der Genomformel A'A'B'B' handeln. Der weitere Verlauf der Meiose ist normal. 9 Metaphasen II konnten ausgezählt werden. Stets wiesen beide Dyadenzellen 14 Chromosomen auf. Ferner wurden 4 Anaphasen II mit regelmässiger 14:14-Verteilung gefunden, und in 100 untersuchten Tetraden traten keine sichtbaren Unregelmässigkeiten auf. Da aber, wie aus Tabelle 5 hervorgeht, in zirka 16% aller PMZ 2 Univalente auftreten, sind auch hier geringfügige Pollenstörungen zu erwarten. Immerhin scheinen bei *P. erecta* weniger Paarungsschwierigkeiten vorzukommen als bei *P. reptans*. Wenn nun *P. erecta* trotzdem mehr kleine, taube Pollenkörner, nämlich 10,22% im Vergleich zu 6,77% bei *P. reptans*, aufweist, so mag dies zum Teil daher rühren, dass die Anzahl der untersuchten meiotischen Metaphasen I zu gering war; zum Teil kann aber die gegenüber *P. reptans* leicht erhöhte Pollensterilität sicher auch durch andere innere oder äussere Faktoren bedingt

Tabelle 5

Zahl und Art der Paarungseinheiten in den Pollenmutterzellen von *P. erecta*

Anzahl untersuchte Metaphasen I	Paarungs-einheiten	Anzahl Bivalente	Univalente
62	14	14	–
12	15	13	2
Total 74			

sein. Rutishauser (1948) konnte zeigen, dass sich die Pollenfertilität bei einem Individuum von *Potentilla verna* innerhalb eines Jahres zwischen 0% und 40% bewegt.

II. Die 1. Filialgeneration P. reptans × P. erecta

Wie aus Tabelle 2 (S. 52) ersichtlich ist, gingen aus der interspezifischen Kreuzung *P. reptans* × *P. erecta* neben 65 maternellen Tochterpflanzen 3 BII-Bastarde mit der somatischen Chromosomenzahl 2n = 28 sowie 2 BIII-Bastarde mit der Chromosomenzahl 2n = 42 hervor. Für eine übersichtliche Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse verweisen wir auf den Stammbaum (S. 81) im allgemeinen Teil dieser Arbeit.

Die BII-Bastarde unterscheiden sich nicht wesentlich voneinander. Zwei davon sind Nachkommen der Kreuzungskombination *P. reptans* 16 × *P. erecta* 4, der dritte, R27E7, weicht etwas von ihnen ab. Die Unterschiede bestehen hauptsächlich in der Grösse der Blätter und ergeben sich zum Teil aus den genetischen Differenzen zwischen den Elternpflanzen, zum Teil aus der Heterozygotie der Eltern. Grösser sind die Unterschiede zwischen den beiden BIII-Bastarden R24E19 und R7E5. Während R24E19 hexaploid ist, stellt R7E5 eine aneuploide Form dar, deren somatische Chromosomenzahl wir zu 2n = 39–40 bestimmten. Erheblich sind auch die morphologischen Unterschiede. Die morphologischen Differenzen zwischen *P. reptans* und *P. erecta*, ihren experimentell erzeugten Bastarden und den in der Natur aufgefundenen Sippen von *P. procumbens* sind in den Abbildungen 13 und 14 (nach S. 82) sowie in Tabelle 21 (S. 83) zusammengestellt.

1. Die maternellen Tochterpflanzen *P. reptans* × *P. erecta*

Aus den beiden Kreuzungskombinationen *P. reptans* 11 × *P. erecta* 13 und *P. reptans* 16 × *P. erecta* 11 gingen 65 maternelle Nachkommen hervor (Tab. 2, S. 52). Morphologische Vergleiche zwischen *P. reptans* und ihren maternellen Nachkommen zeigten keine Unterschiede. Ebenso ergaben embryologische Untersuchungen für *P. reptans* wie für die maternellen Nachkommen partielle Aposporie. Den Prozentsatz unreduzierter Initialen bestimmten wir zu 71% für die Kreuzungskombination R16E11 und zu 76% für die Kreuzungskombination R11E13. Der gegenüber *P. reptans* leicht erhöhte Prozentsatz unreduzierter Initialen bei den maternellen Nachkommen wird verständlich, wenn man bedenkt, dass der für *P. reptans* in Abbildung 4 (S. 57) angegebene Anteil aposporer Initialen von 51% einen Mittelwert für eine ganze Population darstellt.

2. Die BII-Bastarde *P. reptans* × *P. erecta*

a) Embryologie

Für die embryologischen Untersuchungen wurden 250 Fruchtknoten der Altersstadien 3–15 aus 34 Blütenknospen herangezogen. Von der Altersklasse 6 an zeigten alle Samenanlagen, mit Ausnahme der ältesten, welche infolge der stark fortgeschrittenen Degenerationserscheinungen im Archespor nicht mehr beurteilt werden konn-

ten, Diakinesen oder spätere meiotische Teilungsstadien. Die BII-Bastarde können also die Meiose durchführen. Verglichen mit den Eltern ist die meiotische Tendenz sogar noch grösser, weisen doch 17% aller Samenanlagen zwei bis drei Tetraden auf.

Der Ablauf der Meiose zeigt gegenüber den Eltern starke Störungen. Wie zu erwarten ist, sind die Chromosomen von *P. reptans* und *P. erecta* nur partiell homolog. Ein Diakinesekern, der ausgezählt werden konnte, zeigte 12 Paarungseinheiten. Der Grösse nach zu urteilen, dürfte es sich um Multivalente, Bivalente und Univalente handeln. Die Syndeseverhältnisse werden bei der Besprechung der Pollenentwicklung eingehender behandelt. Multivalente und Univalente beeinträchtigen denn auch den weiteren Verlauf der Meiose. Wenn schon während der Sporogenese Degenerationserscheinungen auftreten, so sind diese zum Teil sicher auf die Bildung von Multivalenten und Univalenten, zum Teil aber auf Konkurrenzierung durch benachbarte Zellen zurückzuführen. Wie bei den Eltern schliesst auch hier nur die chalazale Dyadenzelle die 2. Reduktionsteilung ab, während die mikropylare im Verlaufe derselben degeneriert. Einzig R16E4 I vermag (in 3 von 54 Fällen) lineare Sporentetraden auszubilden. Von 147 untersuchten Tetraden sind bei 29 alle Makrosporen degeneriert, und bei weiteren 17 finden sich in mindestens einer der beiden chalazalen Makrosporen Kleinkerne. Letztere dürften ebenfalls keine funktionierenden sexuellen Embryosäcke liefern. Eine starke Vakuolisierung konnte erst in der Altersklasse 15 festgestellt werden.

Wie bei den Eltern treten auch bei allen BII-Bastarden Samenanlagen mit vorwiegend aposporer Tendenz auf. Die unreduzierten Initialen stammen teilweise aus der Chalaza (Abb. 10 a, S. 70), zum Teil aber auch aus parietalem Gewebe des Archespors. Bei R27E7 treten in der Altersklasse 15 Samenanlagen mit sexueller und aposporer Tendenz im Verhältnis 3:7 auf. R16E4 I ist fast ganz apospor, und bei R16E4 II konn-

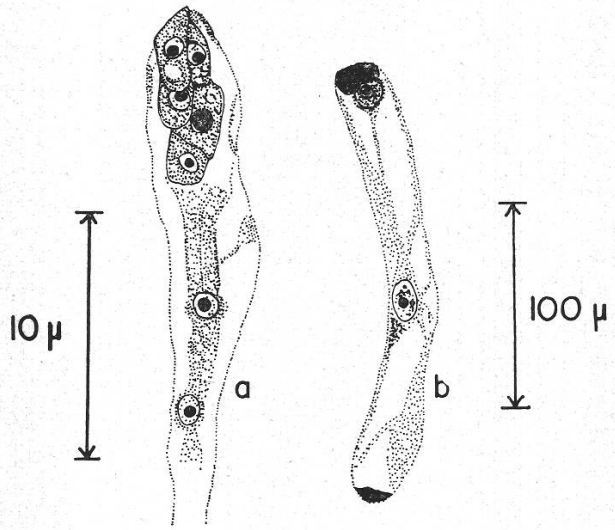


Abbildung 8

Embryosackentwicklung nach Kastration und anschliessender Isolation der Blüten

a: fünfzelliger, parthenogenetischer Embryo beim BII-Bastard R27E7. Die beiden Polkerne sind nicht verschmolzen; b: achtkerniger Embryosack von R27E7 mit degenerierten Synergiden und Antipoden. Der sekundäre Embryosackkern und der Eikern sind pyknotisch

ten wir sogar nur apospor bestimmte Embryosackzellen finden. Da bei R27E7 auch ein parthenogenetisch entstandener Embryo beobachtet wurde (Abb. 8), können die BII-Bastarde als apomiktisch bezeichnet werden. Vermutlich sind sie auch pseudogam.

b) Pollenentwicklung

Zur Untersuchung der Syndeseverhältnisse wurden 202 Metaphasen der 1. Reduktionsteilung analysiert. Wie Tabelle 6 zeigt, erscheinen meist Bivalente und Univalente, häufig aber auch 14 Bivalente, bei R27E7 Multivalente zusammen mit Bivalenten. Dass nur bei der Kreuzungskombination R27E7 Multivalente auftreten, deutet auf genetische Unterschiede zwischen den Eltern verschiedener Kreuzungskombinationen hin. Erinnern wir uns an die Genomformeln AABB für *P. reptans* und A'A'B'B' für *P. erecta*. Da die BII-Bastarde auf sexuellem Wege entstanden sind, lautet ihre Genom-

Tabelle 6

Zahl und Art der Paarungseinheiten bei den BII-Bastarden aus der interspezifischen Kreuzung *P. reptans* × *P. erecta*

Hybride	Anzahl untersuchte Metaphasen I	Paarungs-einheiten	Anzahl Bivalente	Univalente	Multivalente
	1	12	10	–	2
	11	13	12	–	1
	39	14	14	–	–
	29	15	13	2	–
R27E7	13	16	12	4	–
	4	17	11	6	–
	2	18	10	8	–
	2	19	9	10	–
	–	20	–	–	–
	1	21	7	14	–
	15	14	14	–	–
	15	15	13	2	–
R16E4 I	15	16	12	4	–
	–	17	–	–	–
	7	18	10	8	–
	8	14	14	–	–
	6	15	13	2	–
	18	16	12	4	–
	–	17	–	–	–
	6	18	10	8	–
R16E4 II	–	19	–	–	–
	5	20	8	12	–
	–	21	–	–	–
	–	22	–	–	–
	2	23	5	18	–
	–	24	–	–	–
	3	25	3	22	–
Total	202				

formel AA'BB'. Das häufige Auftreten von 14 Bivalenten in den BII-Bastarden zeigt, dass die Chromosomen von *P. reptans* und *P. erecta* homologe Segmente besitzen. So kann A mit A' und B mit B' paaren. Die BII-Bastarde sind deshalb als segmentelle Alloploide aufzufassen. Da aber die Hybride R27E7 zum Teil auch Multivalente ausbildet, sind auch die Genome A und B sowie A' und B' in geringem Masse homolog. was bei den Eltern und BII-Bastarden mit geringer Wahrscheinlichkeit Multivalentbildung zulässt. Die genomische Alloploidie der Eltern ist also nicht total.

Multivalente und Univalente stören den Ablauf der Meiose bei den BII-Bastarden. In Telophasen I und II konnten häufig liegengebliebene Chromosomen oder Kleinkerne festgestellt werden. Anstelle von normalen Mikrosporentetraden treten oft Polyaden auf. Es wurde schon darauf hingewiesen, dass in den Pollenmutterzellen zum Teil 14 Bivalente auftreten. Ausserdem konnten bei R27E7 verschiedentlich, bei R16E4 II viermal Metaphasen II mit normaler Verteilung gefunden werden. Bei R27E7 konnte zusätzlich mit Sicherheit eine Anaphase II mit regelmässiger Verteilung ausgezählt werden. Dies lässt den Schluss zu, dass die BII-Bastarde zwar hochgradig steril sind, dass sie aber doch in der Lage sind, in geringeren Prozentsätzen fertilen Pollen zu bilden. Die Tetraden- und Pollenanalyse bestätigen diese Annahme (Tab. 7).

Tabelle 7

Prozentsätze gestörter Tetraden und abortiven Pollens bei den BII-Bastarden *P. reptans* × *P. erecta*

Bezeichnung	Total untersuchte Tetraden	Gestörte Tetraden in %	Total untersuchte Pollenkörner	Abortiver Pollen in %
R27E7	102	18	500	86,60
R16E4 I	108	37	500	93,30
R16E4 II	103	30	500	94,90

c) Samenferilität der BII-Bastarde und Zusammensetzung der Nachkommenschaft

Die starken Störungen in Embryosack- und Pollenentwicklung lassen eine hochgradige Samensterilität vermuten. Zwar konnte embryologisch nachgewiesen werden, dass apospore Initialen in der Lage sind, funktionierende Embryosäcke zu liefern. Diese aposporen Initialen könnten die bei der Reduktionsteilung auftretenden Störungen mit ihren in bezug auf die Fertilität nachteiligen Konsequenzen umgehen. Für pseudogame Fortpflanzung ist jedoch fertiler Pollen notwendig, weil die Endospermbildung Befruchtung des sekundären Embryosackkernes voraussetzt.

Tabelle 8 zeigt, dass die Samenfertilität bei allen BII-Bastarden weniger als 1% beträgt. Geringe Samenfertilität und schwache vegetative Vermehrung geben den BII-Bastarden einen geringen Auslesewert. Leider war es uns infolge der Knappheit an Blüten nicht möglich, Aposporie und Pseudogamie durch Kreuzungsversuche zu belegen. Rückkreuzungen mit den Eltern ergaben keinen Samenansatz. Die Untersuchung der Nachkommenschaft aus freier Bestäubung deutet aber doch darauf hin,

dass die BII-Bastarde unreduzierte Embryosäcke ausbilden, die zum Teil ohne, zum Teil erst mit Befruchtung entwicklungsfähig sind.

Tabelle 8

Samenfertilität der BII-Bastarde in Prozent und Zusammensetzung der Nachkommenschaft aus freier Bestäubung

Samenpflanze	2n	Anzahl Blüten	bestäubte Fruchtknoten	gute Samen	Keimlinge	Nachkommen 2n = 84	2n = 28 BII	2n = 42 BIII	in %
R27E7	28	12	240	6	2	2			0,80
R16E4 I	28	9	202	4	1		1		0,50
R16E4 II	28	11	247	4	1			1	0,40

Die zwei Nachkommen von R16E4 I und II sind noch im Rosettenstadium und zeigen nur geringfügige morphologische Differenzen. Die aus R16E4 I hervorgegangene Pflanze weist verhältnismässig mehr 3zählige Blätter auf. Grösser sind die zytologischen Unterschiede, indem nämlich erstere die somatische Chromosomenzahl 2n = 28, letztere 2n = 42 aufweist (Tab. 8). Im ersten Fall muss es sich um das Produkt einer sexuellen Fortpflanzung oder, was bei unserem Material wegen der geringgen Pollenfertilität wahrscheinlicher ist, um das eines pseudogamen Fortpflanzungsmodus handeln, während im zweiten Fall wahrscheinlich eine unreduzierte Eizelle befruchtet wurde.

Wesentlich schwieriger ist es, die Entstehung der aus R27E7 hervorgegangenen, unter sich morphologisch identischen Pflanzen zu interpretieren. Während die Blätter beider Nachkommen klein und weitgehend verkümmert sind, bilden beide grosse, vier- und fünfzählige Blüten. Die somatische Chromosomenzahl konnte bei einer Pflanze in drei Platten zu 84 bestimmt werden, während sie bei der andern zwischen 74 und 86 liegen muss. Da die beiden Pflanzen morphologisch identisch sind, sind wahrscheinlich beide dodekaploid. Da die in Frage kommenden männlichen Eltern höchstens oktoploid sind und im gesamten Material keine unreduzierten Pollenkörner nachgewiesen werden konnten, muss angenommen werden, dass beide Pflanzen BIII-Bastarde sind. Damit liesse sich jedoch die dodekaploide Chromosomenzahl immer noch nicht erklären. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass sich die Chromosomenzahl nach der Bastardierung verdoppelt hat. Um jedoch die Entstehung dieser dodekaploiden Nachkommen zu erklären, wären umfangreiche zytologisch-embryologische Untersuchungen sowie deren Belegung durch Kreuzungsexperimente unerlässlich.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass die EMZ aller BII-Bastarde die Meiose durchführen können. Diese ist zwar stark gestört, liefert aber trotzdem zu geringen Prozentsätzen auswachsende Makrosporen, welche durch apospore Initialen konkurrenziert werden. Leider sind wir nicht im Besitze von tetraploiden *Procumbens*-Wildpopulationen, die wir den drei Bastarden gegenüberstellen könnten. BII-Bastarde dürften zwar spontan öfters auftreten. Es ist jedoch anzunehmen, dass ihr Auslesewert aus den obengenannten Gründen gering ist.

3. Die BIII-Bastarde *P. reptans* × *P. erecta*

Aus der interspezifischen Kreuzung *P. reptans* × *P. erecta* gingen zwei BIII-Bastarde hervor, nämlich eine euploide Form, R24E19, mit der somatischen Chromosomenzahl 2n = 42, und eine aneuploide Pflanze, R7E5, deren Chromosomenzahl zu 39–40 bestimmt wurde (Abb. 12, S. 81). Wie aus Tabelle 21 (S. 83) und aus den Abbildungen 13 und 14 (nach S. 82) ersichtlich ist, weichen die beiden Pflanzen morphologisch erheblich voneinander ab.

a) Embryologie

Wie die Eltern können auch die BIII-Bastarde die Meiose durchführen. Die Tendenz zur Meiose ist sogar in den BIII-Bastarden noch stärker als bei den Elternarten. Während bei *P. reptans* und *P. erecta* nur zentrale und laterale EMZ in der Lage sind, sich meiotisch zu teilen, finden sich bei den BIII-Bastarden in vermehrtem Masse im lateralen und zum Teil auch im parietalen Archespor meiotische Teilungsbilder. Die Fähigkeit zur Durchführung der Meiose scheint auch zeitlich weniger begrenzt zu sein, finden sich doch im Gegensatz zu den Eltern noch im Altersstadium 15 Diakinesen oder darauffolgende Meiosestadien. Die zeitliche Ausdehnung der meiotischen Potenz dürfte jedoch zum Teil auch auf Meiosestörungen und die damit verbundenen Verzögerungen in ihrem Ablauf zurückzuführen sein. Dyadenzellen und Makrosporen zeigen häufig ein bis mehrere Kleinkerne. So weisen bei R24E19 33 % und beim aneuploiden BIII-Bastard R7E5 63 % aller untersuchten chalazalen Makrosporen Kleinkerne auf. Dementsprechend ist auch die Zahl vollständig degenerierter Sporentetraden gross.

In bezug auf die Herkunft der Embryosackzellen unterscheiden sich die BIII-Bastarde wesentlich von den Eltern. Während die Eltern *P. reptans* und *P. erecta* mehrheitlich apospore Initialen ausbilden, keimen bei den BIII-Bastarden vorwiegend Makrosporen. Bei R24E19 treten unreduzierte und reduzierte Embryosackzellen im Verhältnis 1:4 auf, beim aneuploiden BIII-Bastard konnten überhaupt keine unreduzierten Embryosackinitialen gefunden werden. Im Gegensatz zu den BII-Bastarden, die sich als hochgradig apospor erwiesen haben, kommt Aposporie bei den BIII-Bastarden in viel geringerem Masse zum Durchbruch als bei den Eltern. In Abbildung 10 c (Seite 70) ist eine Samenanlage von R7E5 mit ausgesprochen sexueller Tendenz dargestellt.

b) Pollenentwicklung

Zur Untersuchung der Syndeseverhältnisse konnten 42 Metaphasen der 1. Reduktionsteilung analysiert werden. Alle untersuchten Metaphasen stammen vom BIII-Bastard R24E19. Vom aneuploiden Bastard R7E5 konnten die entscheidenden Stadien nicht gefunden werden. Die Resultate sind in Tabelle 9 zusammengestellt.

Erinnern wir uns an die Paarungstendenzen der Eltern. Die beiden Eltern mit den Genomformeln AABB für *P. reptans* und A′A′B′B′ für *P. erecta* sind partiell genomische Alloploide, da bei den BII-Bastarden gelegentlich Multivalente nachgewiesen werden konnten. Dies ermöglicht in geringem Masse Paarung zwischen A und B

Tabelle 9

Zahl und Art der Paarungseinheiten beim BIII-Bastard *P. reptans* 24 × *P. erecta* 19 (2n = 42)

Hybride	Anzahl untersuchte Metaphasen I	Paarungs-einheiten	Anzahl Bivalente	Univalente
R24E19	1	26	16	10
2n = 42	1	27	15	12
	31	28	14	14
	8	29	13	16
	1	30	12	18
Total	42			

sowie zwischen A′ und B′. Da die BIII-Bastarde aus dem Verschmelzungsprodukt einer unreduzierten Eizelle von *P. reptans* und einem reduzierten Spermakern von *P. erecta* hervorgegangen sind, lautet ihre Genomformel AABBA′B′. Dabei ergeben sich bei der Syndese folgende Paarungsmöglichkeiten:

1. Die homologen Chromosomen werden vorzugsweise paaren und 14 Bivalente bilden. Die Chromosomen A′ und B′ finden keinen Partner und bleiben als Univalente zurück.

2. Die homologen Chromosomen paaren, und infolge geringer segmenteller Homologie können zum Teil auch die Chromosomen A′ und B′ Bivalente bilden. Dann ist die Anzahl Bivalenter grösser als 14.

3. Wie bei der Besprechung der BII-Bastarde gezeigt wurde, kann auch A mit A′ und B mit B′ paaren, was bei BIII-Bastarden Multivalentbildung zulassen müsste. Multivalente konnten aber bei BIII-Bastarden nicht mit genügender Sicherheit nachgewiesen werden. Da die Paarungen AA und BB diejenige von A′B′ stark konkurrenzieren, dürften Multivalente sehr selten auftreten.

Die Analyse der Syndeseverhältnisse ergab für R24E19 12–16 Bivalente und 18–10 Univalente. Damit scheint das unter 2 angegebene Verhalten am wahrscheinlichsten.

Die häufig auftretenden Univalente, welche zufällig verteilt werden, bestimmen auch den weitern Verlauf der Meiose. So finden wir in Telophasen I und II oft liegengebliebene Chromosomen und als Konsequenz davon die Ausbildung von Polyaden sowie von Tetraden mit Mikrosporen verschiedener Grösse. Diese Störungen machen den

Tabelle 10

Prozentsätze gestörter Makrosporentetraden und abortiven Pollens bei den BIII-Bastarden *P. reptans* × *P. erecta*

Bezeichnung	Total untersuchte Msp.-Tetraden	Gestörte Msp.-Tetraden in %	Total untersuchte Pollenkörner	Abortiver Pollen in %
R24E19	121	57,90	500	86,30
R7E5	100	75,00	500	94,30

hohen Prozentsatz abortiven Pollens verständlich. Die Ergebnisse von Tetraden- und Pollenanalyse sind in Tabelle 10 zusammengestellt.

c) Samenfertilität der BIII-Bastarde und Zusammensetzung ihrer Nachkommenschaft

Durch embryologische Untersuchungen konnte für den euploiden Bastard R24E19 partielle Aposporie nachgewiesen werden, während bei R7E5 nur reduzierte Embryosackzellen beobachtet werden konnten. Leider war es uns nicht möglich, durch Kreuzungsexperimente zu bestimmen, in welchem Masse die unreduzierten Initialen von R24E19 befruchtungsbedürftig sind. Rückkreuzung der BIII-Bastarde mit der männlichen Elternpflanze *P. erecta* ergab keinen Samenansatz. Die Störungen, welche bei der Sporogenese auftreten, lassen denn auch eine hochgradige Samensterilität vermuten.

Etwas besser war der Samenansatz nach freier Bestäubung (Tabelle 11). Von R7E5 konnten wir aus Samen zwei Nachkommen aufziehen. Die somatischen Chromo-

Tabelle 11

Samenfertilität der BIII-Bastarde

Samenpflanze	Anzahl Blüten	bestäubte Fruchtknoten	gute Samen	Keimlinge	Nachkommen in %
R24E19	5	195	2	–	–
R7E5	9	252	3	2	0,88

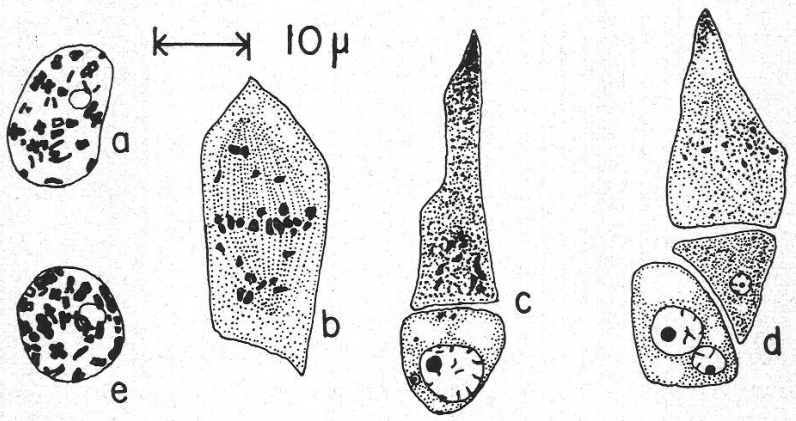


Abbildung 9

Gestörter Ablauf der Meiose im Archespor der hexaploiden *Procumbens*-Wildpopulation aus Hallau

a: Diakinese mit 35 Paarungseinheiten, der Grösse nach zu urteilen mit Bivalenten und Univalenten; b: EMZ in Anaphase I mit vorauseilenden Univalenten; c: Dyade, chalazale Dyadenzelle mit Kleinkern; d: unvollständige Tetrade, chalazale Makrospore mit Kleinkern; e: Diakinese mit 34 Paarungseinheiten, vermutlich mit Bivalenten und Univalenten

somenzahlen zeigen, dass es sich dabei um Produkte sexueller Fortpflanzung handelt. Ferner ist aus den somatischen Chromosomenzahlen (2n = 45 und 48) ersichtlich, dass R7E5 nicht samenkonstant ist.

III. Die hexaploiden Wildpopulationen P. procumbens (Hallau) und 454-60 aus England

Die *Procumbens*-Wildpopulation aus Hallau stimmt morphologisch und in bezug auf die Chromosomenzahl mit dem experimentell erzeugten BIII-Bastard R24E19

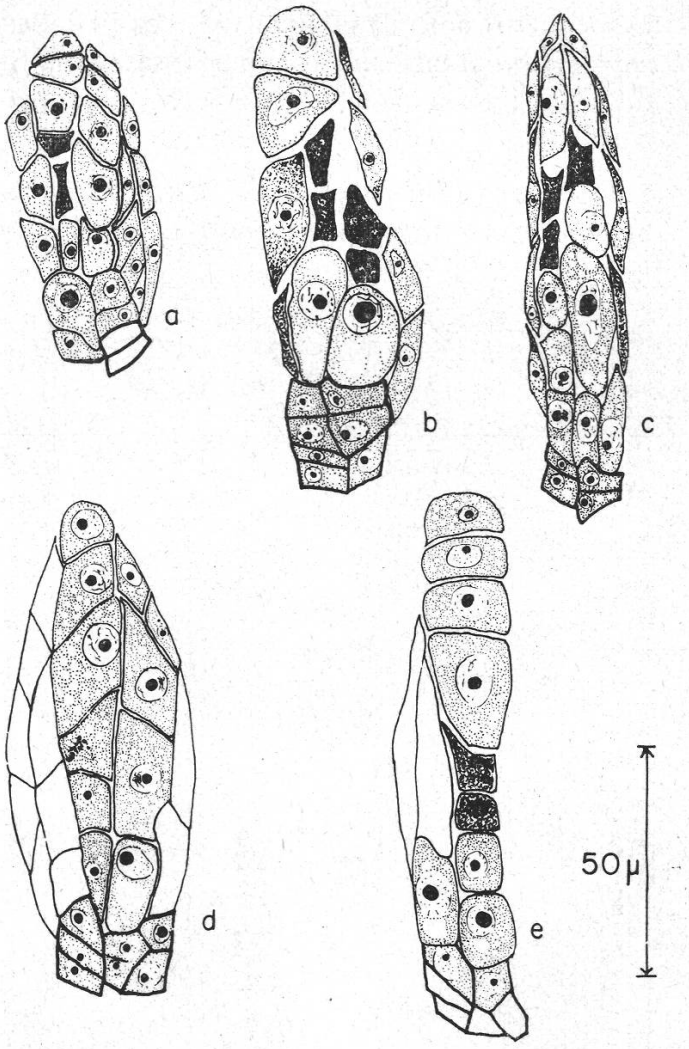


Abbildung 10

Herkunft der Embryosackzellen beim *Potentilla-Procumbens*-Komplex

a: Archespor des BII-Bastardes *P. reptans* 27 × *P. erecta* 7. Links, lateral eine unvollständige lineare Sporentetrade. Darunter eine keimende Initiale chalazaler Herkunft; b: Archespor der Wildpopulation *P. procumbens* (Hallau) mit zwei unvollständigen linearen Sporentetraden. Die untersten Makrosporen sind zu einkernigen Embryosäcken ausgewachsen; c: Archespor des aneuploiden BIII-Bastardes *P. reptans* 7 × *P. erecta* 5. Zentral und lateral zwei lineare Sporentetraden mit auswachsenden chalazanahen Makrosporen; d: Archespor des BIII-Bastardes *P. procumbens* (Hallau) × *P. erecta*. Die unterste Makrospore einer jungen Sporentetrade wird von einer Zelle chalazaler Herkunft konkurrenziert. Die mikropylare Dyadenzelle befindet sich in der Anaphase II; e: Archespor der oktoploiden Wildpopulation *P. anglica* (PA18) aus England. Die unterste Makrospore einer unvollständigen Sporentetrade wird von zwei keimenden Chalazazellen konkurrenziert

überein, und mit Ausnahme des Blattrandes ist auch die aus England stammende Pflanze 454-60 kaum von diesem zu unterscheiden. Die wichtigsten morphologischen Merkmale sind aus den Abbildungen 13 und 14 (nach S. 82) sowie aus Tabelle 21 (S. 83) ersichtlich.

1. Embryologie und Fortpflanzung

Von der Wildpopulation aus Hallau wurden 321 Samenanlagen aus 68 Blütenknospen analysiert. Das fixierte Material der Wildpopulation 454-60 war für embryologische Untersuchungen zu jung, weshalb wir bloss fünf aus einer Blüte stammende Fruchtknoten verwerten konnten.

Die EMZ beider Wildpopulationen vermögen die Meiosen durchzuführen. Wie bei den experimentell erzeugten BIII-Bastarden R24E19 und R7E5 finden sich auch im lateralen und parietalen Teil des Archespors meiotische Teilungsbilder. Ebenso sind die Meiosen stark gestört. Abbildung 9 zeigt den stark gestörten Ablauf der Meiose bei der Wildpopulation von Hallau. Zwei Diakinesekerne dieser Population, die analysiert werden konnten, zeigten 34 beziehungsweise 35 Paarungseinheiten, der Grösse nach zu urteilen Bivalente und Univalente (Abb. 9). In den beobachteten Anaphasen und Telophasen der RT I und RT II konnten oft liegengebliebene Chromosomen festgestellt werden. Bei der Wildpopulation aus Hallau weisen 29% aller chalazalen Makrosporen Kleinkerne auf. Dementsprechend ist auch die Zahl vollständig degenerierter Tetraden gross.

Auch was die Herkunft der Embryosäcke betrifft, stimmt *P. procumbens* (Hallau) mit den aus *P. reptans* × *P. erecta* hervorgegangenen BIII-Bastarden überein. Im

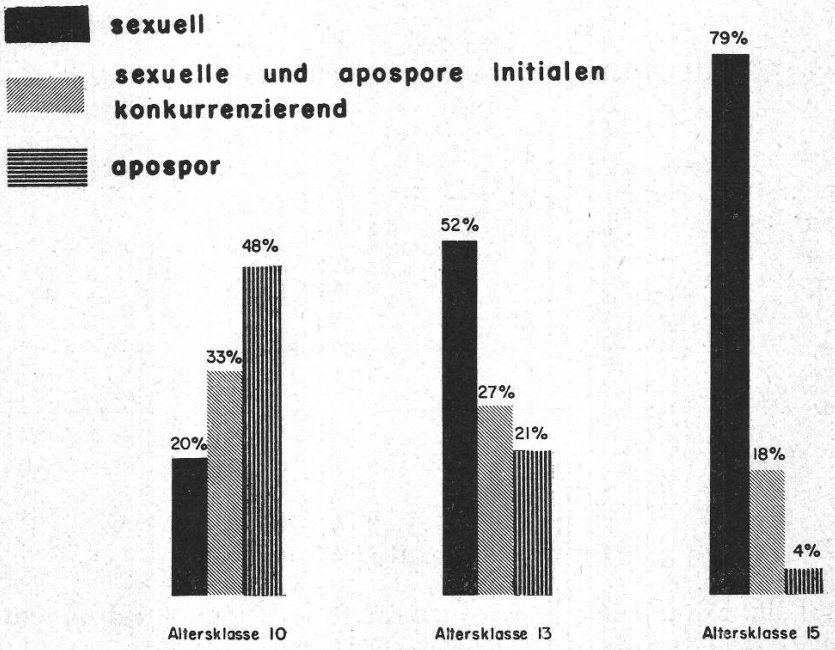


Abbildung 11

Prozentualer Anteil von Samenanlagen sexueller und aposporer Tendenz in drei verschiedenen Altersklassen von *P. procumbens* (Hallau)

Gegensatz zu *P. reptans* und *P. erecta*, welche mehrheitlich apospore Initialen ausbilden, keimen bei der Wildpopulation aus Hallau vorwiegend Makrosporen (Abb. 10 b, Tafel II, Fig. 6 und 7). Wie aus Abbildung 11 hervorgeht, besitzen die chalazalen Zellen junger Samenanlagen eine Tendenz zu aposporer Entwicklung. Die Aposporie wird aber mit zunehmendem Alter der Samenanlagen weitgehend durch das sexuelle System verdrängt, so dass in der Altersklasse 15 unreduzierte und reduzierte Embryosäcke im Verhältnis 1:20 auftreten. Darin unterscheidet sich *P. procumbens* Hallau von der Wildpopulation 454-60 aus England. Fünf Samenanlagen der Population 454-60 zeigten alle apospore Tendenz.

Die aus embryologischen Untersuchungen erhaltenen Resultate konnten wir durch Kreuzungsexperimente stützen. Von der Wildpopulation aus Hallau wurden 42 Blüten mit Pollen von *P. erecta* und 56 mit Pollen von *P. reptans* bestäubt. Die meisten Gynoeceen zeigten keinen Samenansatz. In Tabelle 12 sind nur die Kreuzungen mit Samenansatz aufgeführt. Die Kreuzungsversuche zeigen, dass *P. procumbens* Hallau teils reduzierte, teils unreduzierte Gametophyten ausbildet. Die reduzierten und zum Teil auch die unreduzierten sind befruchtungsbedürftig. Bei dieser Wildpopulation kommen demnach sexuelle Fortpflanzung und Apomeiose nebeneinander vor. Pseudogamie ist wahrscheinlich. Ob die maternelle Pflanze P17E5 durch Selbstbestäubung entstanden ist oder als apomiktisch entstandene Tochterpflanze aufzufassen ist, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Wegen der gestörten Meiose der Elternpflanzen halten wir die 2. Interpretation für wahrscheinlicher.

Tabelle 12

Kreuzungsversuche mit der Wildpopulation *P. procumbens* (Hallau) als Samenpflanze

Samenpflanze	Pollenpflanze	Zahl der ausgelegten Samen	Keimlinge	Zusammensetzung der F_1-Generation		
				maternelle Pflanzen	Bastarde BII	BIII
P. procumbens 5	*P. erecta* 2	1	–	–	–	–
P. procumbens 5	*P. erecta* 10	1	–	–	–	–
P. procumbens 14	*P. erecta* 11	2	1	–	1	–
P. procumbens 16	*P. erecta* 11	2	–	–	–	–
P. procumbens 17	*P. erecta* 5	3	1	1	–	–
P. procumbens 18	*P. erecta* 7	5	1	–	–	1
Total				1	1	1

2. Pollenentwicklung

In bezug auf die Pollenentwicklung stimmen die beiden Wildpopulationen *P. procumbens* (Hallau) und 454-60 aus England mit dem aus der interspezifischen Kreuzung *P. reptans* × *P. erecta* hervorgegangenen BIII-Bastard R24E19 überein. Ein Vergleich der Tabellen 9 und 13 macht diese Übereinstimmung deutlich. Für den experimentell erzeugten BIII-Bastard R24E19 wurden die Paarungsverhältnisse auf Seite 68 ein-

Tabelle 13

Zahl und Art der Paarungseinheiten bei der Wildpopulation *P. procumbens* (Hallau) und 454–60 aus England

Population	2n	Anzahl untersuchte Metaphasen I	Paarungs-einheiten	Anzahl Bivalente	Univalente
		3	26	16	10
		31	27	15	12
Hallau	42	41	28	14	14
		30	29	13	16
		1	22	20	2
		3	23	19	4
		6	24	18	6
		6	25	17	8
454–60	42	6	26	16	10
		4	27	15	12
		1	28	14	14
		2	29	13	16
		1	30	12	18
Total		187			

gehend beschrieben. Da die Syndeseverhältnisse der beiden hexaploiden Wildpopulationen mit denen des experimentell erzeugten BIII-Bastardes übereinstimmen, ist auf Bastardcharakter der beiden Wildpopulationen zu schliessen. *P. reptans* und *P. erecta* sind die mutmasslichen Eltern. Zum gleichen Ergebnis führen morphologische Vergleiche zwischen *P. reptans*, *P. erecta* und den beiden Sippen von *P. procumbens*.

Die häufig auftretenden Univalente, welche zufällig verteilt werden, stören auch bei den beiden Wildpopulationen den weiteren Verlauf der Meiose (Tafel I, Fig. 3 und 4). Die Meiosestörungen äussern sich in liegengebliebenen Chromosomen während der Anaphasen I und II, im Auftreten von Polyaden sowie Tetraden mit Mikrosporen verschiedener Grösse. Aus diesen Gründen ist ein hoher Prozentsatz abortiven Pollens zu erwarten, was durch die Resultate aus der Tetraden- und Pollenanalyse bestätigt wird (Tab. 14).

Tabelle 14

Prozentsätze gestörter Tetraden und abortiven Pollens bei den hexaploiden Wildpopulationen von *P. procumbens*

Population	Total untersuchte Tetraden	Gestörte Tetraden in %	Total untersuchte Pollenkörner	Abortiver Pollen in %
454–60	111	69,40	500	88,70
Hallau	26	(30)	500	97,40

3. Samenfertilität der hexaploiden Wildpopulationen von *P. procumbens* und Zusammensetzung ihrer Nachkommenschaft

Der Samenansatz nach freier Bestäubung ist bei beiden Wildpopulationen gering. Dies ist in Anbetracht der bei der Sporogenese auftretenden Störungen verständlich. Ein Vergleich der Tabellen 11 und 15 zeigt, dass die Wildpopulation aus Hallau mit 4,8% Nachkommen fertiler ist als die Bastarde. Dies ist verständlich, wenn man bedenkt, dass Wildpopulationen der natürlichen Selektion unterliegen, weshalb nur Populationen mit genügender Samenfertilität in der Lage sind, sich durch Samen zu vermehren. Dazu ist allerdings zu bemerken, dass sich die Pflanzen der Wildpopulation aus Hallau vorwiegend durch Ausläufer vermehren und aus diesem Grunde weniger extrem auf eine ungenügende Samenproduktion reagieren. Ferner geht aus der Zusammensetzung der Nachkommenschaft hervor, dass die Konstanz der Art durch Samenvermehrung allein nicht gewährleistet wäre: die somatischen Chromosomenzahlen der aus Samen aufgezogenen Nachkommen zeigen, dass die Wildpopulation aus Hallau nicht konstant ist (Tab. 16). Von den 11 Keimlingen konnten die Chromosomenzahlen nur zum Teil bestimmt werden. 5 Pflanzen bildeten wahrscheinlich als Folge ungünstiger Genkombinationen verkümmerte Primärblätter und starben ab.

Tabelle 15

Samenfertilität der hexaploiden Wildpopulationen von *P. procumbens*

Samenpflanze	Anzahl Blüten	bestäubte Fruchtknoten	gute Samen	Keimlinge	Nachkommen in %
Wildpopulation aus Hallau	11	229	15	11	4,80
Wildpopulation 454–60	3	81	3	–	–

Tabelle 16

Chromosomenzahlen der Wildpopulation *P. procumbens* aus Hallau und ihrer aus Samen aufgezogenen Nachkommen

Chromosomenzahlen (2n)	35	36	56	63
Anzahl Nachkommen der Wildpopulation aus Hallau (2n = 42)	2	1	2	1

Zusammenfassung

Die BIII-Bastarde können die Meiose in allen EMZ durchführen. Da sich die beiden Wildpopulationen hinsichtlich der Chromosomenpaarung gleich verhalten wie die durch Kreuzung erhaltenen BIII-Bastarde, dürften auch sie als Bastarde zu werten

sein. Die Meiose ist stark gestört, liefert aber trotzdem zu geringen Prozentsätzen fertilen Pollen und funktionierende Makrosporen. Letztere werden zwar bei den Eltern und bei den BII-Bastarden durch unreduzierte Initialen konkurrenziert. «Die durch das Versagen in der sexuellen Sphäre herabgesetzte Samenfertilität wird nicht durch Pseudogamie kompensiert.» (Rutishauser, 1948.) Hingegen wird der Auslesewert wenigstens bei R24E19 und bei den hexaploiden Wildpopulationen von *P. procumbens* durch vegetative Vermehrung erhöht. R24E19 und *P. procumbens* (Hallau) sind morphologisch nicht zu unterscheiden. Die nicht wesentlich höhere Samenfertilität der Wildpopulation dürfte auf einer günstigeren Genkombination beruhen. Da die aus Samen hervorgegangenen Nachkommen von *P. procumbens* wieder aufspalten, die Pflanzen des zirka 4 Aren grossen Areals in Hallau jedoch uniform sind, muss auf monophyletische Entstehung aller Pflanzen geschlossen werden. Die *Procumbens*-Wildpopulation aus Hallau entstand durch vegetative Vermehrung aus einer einzigen Hybride. Dank ihrer starken vegetativen Vermehrung und der geringen Konkurrenzierung durch andere Pflanzen auf einem wenig begangenen Waldweg konnte sich dieses Taxon mindestens 100 Jahre lang (Gremli, 1870) halten.

IV. Die F_1-Generation aus der Wildpopulation P. procumbens (Hallau) × P. erecta und die Wildpopulation P. anglica (PA18) aus England

Die Nachkommenschaft aus der Kreuzung *P. procumbens* (Hallau) × *P. erecta* ist im Stammbaum auf Seite 85 zusammengestellt. Es wurden drei Tochterpflanzen erhalten: eine maternelle Pflanze P17E5, ein BII-Bastard P14E11 und ein BIII-Bastard P18E7.

1. Die maternelle Tochterpflanze *P. procumbens* 17 × *P. erecta* 5 (P17E5, 2n = 42)

Die aus der Kreuzungskombination *P. procumbens* 17 × *P. erecta* 5 hervorgegangene Tochterpflanze P17E5 ist maternell. Morphologische Vergleiche zwischen *P. procumbens* 17 und P17E5 zeigen keine Unterschiede. Wie bei *P. procumbens* 17 ist auch bei der maternellen Tochterpflanze die Meiose stark gestört. Für embryologische Untersuchungen standen uns nur zwei Blütenknospen zur Verfügung. Von diesen konnten 21 Samenanlagen analysiert werden. 8 Samenanlagen waren sexuell bestimmt, während die restlichen 13 vorwiegend apospore Tendenz besassen. Die gegenüber *P. procumbens* erhöhte Aposporie wird verständlich, wenn man bedenkt, dass der für *P. procumbens* in Abbildung 11 (S. 71) angegebene Anteil aposporer Initialen von 4% einen Mittelwert für eine ganze Population darstellt.

2. Der BII-Bastard *P. procumbens* (Hallau) × *P. erecta* (P14E11, 2n = 35)

Es ist zu erwarten, dass die pentaploide Pflanze infolge stark gestörter Meiose einen geringen Auslesewert besitzt, dies um so mehr als P14E11 keine vegetative Vermehrung zeigt. Die Bedeutung für die Evolution ist somit gering.

a) Morphologie

Morphologisch unterscheidet sich der BII-Bastard nur in einem Merkmal von *P. erecta*. Im Gegensatz zum aufsteigenden Stengel der Pollenpflanze ist dieser bei

P14E11 wenigstens am Grunde niederliegend, jedoch ohne an den Knoten Wurzeln zu treiben.

b) Embryologie

Da uns nur 14 Blütenknospen mit je 6 bis 9 Fruchtknoten zur Verfügung standen, sind die embryologischen Untersuchungen dürftig. Immerhin geht daraus hervor, dass P14E11 in allen EMZ die Meiose durchführen kann, wobei ihr Ablauf infolge Anorthoploidie (2n = 35) stark gestört ist. Die Produkte der Meiose sind durchwegs unvollständige Sporentetraden, wobei die chalazalen Makrosporen potentielle Embryosackzellen darstellen. Die meisten Makrosporen degenerieren jedoch schon vor ihrer Keimung. Von den 10 verbleibenden weisen 4 Kleinkerne auf und dürften somit auch keine funktionierenden Embryosäcke liefern. Das sexuelle System wird auch hier weitgehend durch das apospore ersetzt. In 27 untersuchten Samenanlagen zeigten 21 vorwiegend apospore Tendenz, niemals aber konnten Makrosporen gefunden werden, denen eine Chance zur Embryosackbildung eingeräumt werden darf. Die Embryosäcke dürften demnach meist unreduziert sein.

c) Pollenentwicklung und Samenfertilität

Leider war es uns nicht möglich, die zur Klärung der Paarungsverhältnisse entscheidenden Stadien zu finden. Infolge der Anorthoploidie sind aber auch bei P14E11 Univalente zu erwarten, welche zufällig verteilt werden und zum Teil Polyaden liefern. Von 107 untersuchten Tetraden waren denn auch 74 Polyaden, welche zum Teil abortiven Pollen liefern. Zwar ist die Pollenfertilität mit 22,20% höher als beim experimentell erzeugten hexaploiden Bastard und bei den in der Natur aufgefundenen Formen derselben Polyploidiestufe. Dies ist auf eine geringere Anzahl von Univalenten zurückzuführen, kann aber auch von Milieufaktoren abhängen.

Über die Samenfertilität können wir, da uns für Kreuzungsexperimente nur wenige Blüten zur Verfügung standen, keine gesicherten Aussagen machen. 4 Blüten mit 29 Fruchtknoten lieferten nach Bestäubung keine Samen.

Der BII-Bastard aus der Kreuzungskombination *P. procumbens* (Hallau) 14 × *P. erecta* 11 kann demnach die Meiose durchführen. Diese ist aber stark gestört, weshalb nur in geringen Prozentsätzen funktionierende Makrosporen auftreten. Die abortiven Makrosporen werden zum Teil sicher durch unreduzierte Initialen ersetzt, was jedoch keine erhöhte Samenfertilität bewirkt. Diese paradoxe Situation wird im allgemeinen Teil diskutiert.

3. Der BIII-Bastard *P. procumbens* 18 × *P. erecta* 7 (P18E7, 2n = 56) und die oktoploide Wildpopulation von *P. anglica* (PA18) aus England

Morphologisch unterscheiden sich die beiden Pflanzen deutlich. Während der BIII-Bastard P18E7 ausschliesslich 5zählige grundständige Blätter ausbildet, sind sie bei der Wildpopulation aus England zum Teil auch 3zählig. Unterschiede finden sich auch in bezug auf Ausläufer und Bewurzelung. Während die Sprosse des BIII-Bastardes terminal etwas aufgerichtet und gabelig verzweigt sind, sind sie bei den Individuen der

Wildpopulation niederliegend. In bezug auf Blütenbau, Embryologie und Pollenentwicklung sowie in der Samenfertilität unterscheiden sie sich jedoch kaum, weshalb wir sie im folgenden gemeinsam besprechen.

a) Embryologie und Fortpflanzung

Das Material, das uns von je einer Pflanze für zytologisch-embryologische Untersuchungen zur Verfügung stand, ist gering. Vom BIII-Bastard P18E7 konnten 91 Samenanlagen aus 12, von der Wildpopulation deren 59 aus 8 Blütenknospen untersucht werden.

Beide Pflanzen können in den EMZ die Meiose durchführen. Einzig bei P18E7 wurde eine Samenanlage gefunden, bei welcher mehrere EMZ auswachsen, ohne vorher die Reduktionsteilung durchgeführt zu haben. In diesem speziellen Fall handelt es sich um generative Aposporie. Abgesehen von dieser Ausnahme wird jedoch die Meiose beinahe störungsfrei beendet und liefert teils vollständige, teils unvollständige Sporentetraden. Erstere treten bei der Wildpopulation häufiger auf als beim BIII-Bastard. Die Meiosestörungen, die festgestellt werden konnten, beschränken sich auf P18E7, wo von 56 chalazalen Makrosporen, welche potentielle Embryosackzellen darstellen, vier mit Kleinkernen versehen waren und demnach im Laufe ihrer Weiterentwicklung degenerieren dürften.

Auch hier werden die reduzierten durch unreduzierte Initialen aus der Region der Chalaza oder des parietalen Archespors konkurrenziert. Welches der beiden Systeme sich im Laufe der Entwicklung manifestieren wird, lässt sich anhand des uns zur Verfügung stehenden Materials nicht sicher sagen. Wahrscheinlich werden aber auch hier teils reduzierte, teils unreduzierte Embryosäcke gebildet. Von P18E7 wurde eine Blüte kastriert und anschliessend isoliert. Nach 7 Tagen zeigte sie in 9 Samenanlagen 8kernige Embryosäcke mit teils verschmolzenen Polkernen. In 9 Embryosäcken konnten keine parthenogenetischen Embryonen festgestellt werden.

Zur Bestimmung des Fortpflanzungsmodus von P18E7 und von PA18 wurden beide Pflanzen mit *P. erecta* 7 gekreuzt. Kreuzung mit *P. reptans* ergab in beiden Fällen keinen Samenansatz. Die Zusammensetzung der Nachkommenschaft aus den Kreuzungskombinationen P18E7 × E7 und PA18 × E7 geht aus Tabelle 17 hervor. Daraus ist ersichtlich, dass alle 21 Tochterpflanzen der Kreuzung P18E7 × E7 BII-Bastarde sind, während aus der Kreuzung PA18 × E7 neben 21 BII-Bastarden auch 16 maternelle Pflanzen hervorgingen. Auf embryologischem Wege konnte nachgewiesen werden, dass P18E7 und PA18 in der Lage sind, unreduzierte Initialen auszubilden. Diese werden jedoch von Makrosporen konkurrenziert. Wie die Kreuzungsexperimente zeigen, behaupten sich bei P18E7 ausschliesslich reduzierte Embryosäcke. Diesbezüglich unterscheidet sich P18E7 deutlich von seinen Eltern *P. procumbens* (Hallau) und *P. erecta*, welche sich als partiell apomiktisch erwiesen haben. Zu ähnlichen Ergebnissen kam auch Rutishauser (1948), der zeigen konnte, dass sich ein BII-Bastard aus der Kreuzungskombination *P. canescens* × *P. verna* 3 im Gegensatz zu den apomiktischen Eltern auf sexuellem Wege fortpflanzt und fast ausschliesslich reduzierte Embryosäcke ausbildet. Anders verhält sich die Wildpopulation PA18. Bei dieser Pflanze werden neben reduzierten auch unreduzierte Eizellen ausgebildet, welche ohne Befruchtung entwicklungsfähig sind. PA18 ist also partiell pseudogam.

Tabelle 17

Kreuzungsversuche mit P18E7 und PA18 als Samenpflanzen

Samenpflanze	Pollenpflanze	Zahl der ausgelegten Samen	Keimlinge	Zusammensetzung der F_1-Generation maternelle Pflanzen	Bastarde BII	BIII
P18E7	*P. erecta* 7	36	28	–	21	–
PA18	*P. erecta* 7	152	49	16	29	–

b) Pollenentwicklung

Von P18E7 wurden 42, von der Wildpopulation 59 Metaphasen der 1. Reduktionsteilung untersucht. Bei ersterer schwankt die Zahl der Paarungseinheiten zwischen 22 und 34 und beträgt im Mittel 26,92. In 12 Metaphasen konnten mit Sicherheit 28 Bivalente festgestellt werden, während die restlichen Metaphasen neben Bivalenten zum

Tabelle 18

Zahl und Art der Paarungseinheiten in den Pollenmutterzellen des BIII-Bastardes P18E7 und der Wildpopulation PA18 aus England

Bezeichnung	2n	Anzahl untersuchte Metaphasen I	Paarungseinheiten	Anzahl Bivalente	Univalente	Multivalente
		1	22	16	–	6
		2	23	18	–	5
		1	24	20	–	4
		8	25	22	–	3
		7	26	24	–	2
		4	27	26	–	1
P18E7	56	12	28	28	–	–
		3	29	27	2	–
		1	30	26	4	–
		–	31	–	–	–
		2	32	24	8	–
		–	33	–	–	–
		1	34	22	12	–
		3	23	18	–	5
		1	24	20	–	4
		6	25	22	–	3
		3	26	24	–	2
		7	27	26	–	1
PA18	56	22	28	28	–	–
		7	29	27	2	–
		8	30	26	4	–
		1	31	25	6	–
		–	32	–	–	–
		1	33	23	10	–

Teil auch Univalente und Multivalente enthalten (Tab. 18). Eine dieser Metaphasen ist in Tafel I, Figur 5 abgebildet. Noch günstigere Paarungsverhältnisse zeigt bei einem Mittel von 27,67 Paarungseinheiten, einem Minimum von 23 und einem Maximum von 33 die Wildpopulation. 22 Pollenmutterzellen weisen 28 Bivalente auf. Dementsprechend sind auch die Prozentsätze abortiven Pollens, welche in Tabelle 19 zusammengestellt sind, gering.

Erinnern wir uns, dass sowohl *P. reptans* als auch *P. erecta* diploidisierte Tetraploide mit den Genomformeln AABB beziehungsweise A'A'B'B' darstellen. Die BIII-Bastarde aus der 1. Filialgeneration der Kreuzung *P. reptans* × *P. erecta* wären demnach als Triploide beziehungsweise Hexaploide mit der Genomformel AAA'BBB' aufzufassen. Ein solcher rückgekreuzt mit der männlichen Elternpflanze *P. erecta* liefert den BIII-Bastard vom Genotypus AAA'A'BBB'B', also eine orthoploide Form, für welche in der Meiose wieder in hohem Masse Bivalente zu erwarten sind. Als Konsequenz davon ist ein Anstieg der Fertilität wahrscheinlich.

Tabelle 19

Prozentsätze gestörter Tetraden und abortiven Pollens beim BIII-Bastard P18E7 sowie bei der Wildpopulation PA18 aus England

Pflanze	Untersuchte Tetraden total	Gestörte Tetraden in %	Untersuchte Pollenkörner total	Abortiver Pollen in %
P18E7	178	16,90	500	17,70
PA18	96	2,80	500	2,50

c) Samenfertilität und Zusammensetzung der Nachkommenschaft

Tabelle 20 zeigt, dass die Samenfertilität nach freier Bestäubung beim BIII-Bastard P18E7 höher liegt als bei der oktoploiden Wildpopulation aus England.

Die Nachkommen aus freier Bestäubung befinden sich noch im Rosettenstadium, wobei Abkömmlinge derselben Samenpflanze unter sich keine morphologischen Differenzen zeigen. 53 Nachkommen von P18E7 und die 17 von PA18 weisen alle die somatische Chromosomenzahl 2n = 56 auf (Tafel I, Fig. 6). Da sich P18E7 sexuell fortpflanzt und auch PA18 nur partiell pseudogam ist, wäre bei freier Bestäubung eine heterogene Nachkommenschaft zu erwarten. Die Analyse der Syndeseverhältnisse ergab für P18E7 und für PA18 in hohem Masse Bivalente (Tab. 18, S. 78). Deshalb ist bei Selbstbestäubung die chromosomale Uniformität der Nachkommen verständlich.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass der BIII-Bastard P18E7 und die oktoploide Wildpopulation PA18 aus England in den EMZ die Meiose durchführen können. Die Makrosporen werden durch unreduzierte Initialen konkurrenziert. P18E7 pflanzt sich auf sexuellem Wege fort, während PA18 partiell pseudogam ist. Mit *P. erecta* können beide Pflanzen bastardieren. Bei geographischer Isolation von *P. erecta* können sowohl der Additionsbastard P18E7 als auch die Wildpopulation PA18 infolge ihrer guten Samenfertilität und ihrer starken vegetativen Vermehrung einen hohen Auslesewert erreichen.

Tabelle 20

Samenfertilität des BIII-Bastardes P18E7 und der Wildpopulation PA18 nach freier Bestäubung

Samenpflanze	Anzahl Blüten	bestäubte Frucht-knoten	gute Samen	Keimlinge	Nachkommen in %
P18E7	11	264	108	72	26,50
PA18	3	84	64	17	20,20

B. Allgemeiner Teil

I. Die mutmasslichen Eltern von P. procumbens

1. Vergleich ihrer Morphologie

Die beiden mutmasslichen Eltern von *P. procumbens*, *P. reptans* und *P. erecta*, unterscheiden sich morphologisch deutlich voneinander. Die auffälligsten Differenzen zwischen den zwei Arten zeigen sich nach Wolf (1908) im Habitus, im Bau der Blätter, der Blüten und der Bewurzelung an den Knoten. Die charakteristischen Merkmale sind hier kurz zusammengefasst.

1. *P. reptans:* Treibt zahlreiche kriechende, unverzweigte Sprosse, welche an den Knoten früh Wurzeln treiben. Die Blätter sind durchwegs 5zählig und langgestielt. Von grossem diagnostischem Wert ist auch die Gestalt der Blüten. Diese sind gross, bis 3 cm im Durchmesser und immer 5zählig.

2. *P. erecta:* Die Stengel sind aufsteigend bis aufrecht und oben rispig verzweigt. Die grundständigen Blätter sind 3zählig und gestielt, die stengelständigen ebenfalls 3zählig, aber sitzend. *P. erecta* bildet stets 4zählige Blüten aus, welche im Durchmesser immer kleiner sind als 1 cm.

2. Syndeseverhältnisse

Die somatischen Chromosomenzahlen für die von uns untersuchten Individuen von *P. reptans* und *P. erecta* haben wir zu $2n = 28$ bestimmt. Da die Basiszahl für die Potentillen $x = 7$ beträgt, handelt es sich um tetraploide Arten. Die Untersuchung der Syndeseverhältnisse in den Pollenmutterzellen hat ergeben, dass *P. reptans* eine genomische Alloploide mit der Genomformel AABB darstellt. Bei einer genomischen Allotetraploiden sind nur Bivalente zu erwarten. 98 % der möglichen Bivalente werden bei *P. reptans* verwirklicht, die restlichen 2 % liegen, wahrscheinlich infolge mangelnder Chromosomenhomologie, meist als Univalente vor. *P. erecta* verhält sich bezüglich der Chromosomenpaarung gleich wie *P. reptans*. 97,68 % aller erwarteten Bivalente sind verwirklicht. Wie wir bei der Besprechung der Bastarde zeigen werden, sind die Chromosomen von *P. reptans* und *P. erecta* partiell homolog, weshalb wir die Genomformel für *P. erecta* mit A'A'B'B' angeben.

P. reptans und *P. erecta* sind also genomische Allotetraploide. Nach Stebbins (1950) sind Allotetraploide als Kreuzungsprodukte zwischen wenig verwandten Arten aufzufassen. Genomische Alloploide wurden schon oft aus interspezifischen Kreuzungen experimentell erhalten. So gelang Karpetschenko (1928) durch Kreuzung von *Brassica oleracea* mit *Raphanus sativus* die Erzeugung eines genomisch alloploiden Gattungsbastardes *Raphanobrassica*. Aus der Kreuzung *Bromus haenkeanus* × *B. trinii* konnten Stebbins, Tobgy und Harlan (1944) den natürlich vorkommenden *Bromus arizoinicus* synthetisieren. Auch unter den Kulturpflanzen finden sich eine ganze Reihe Beispiele, für welche genomische Alloploidie nachgewiesen werden konnte, so zum Beispiel *Nicotiana tabacum*, *Gossypium hirsutum* und *Triticum aestivum*.

3. Embryologie und Fortpflanzung

Embryologische Untersuchungen haben ergeben, dass sowohl *P. reptans* als auch *P. erecta* in der Lage sind, apospore Embryosackzellen auszubilden. Im Gegensatz zu den von Rutishauser (1948) und Hunziker (1954) untersuchten apomiktischen *Potentillen* können die EMZ von *P. reptans* und *P. erecta* die Meiose durchführen. Darin stimmen unsere Versuchspflanzen mit den von Czapik (1962) untersuchten Populationen von *Potentilla arenaria* überein. Die Makrosporen werden aber von aposporen Initialen konkurrenziert. Deshalb entstehen teils reduzierte, teils unreduzierte Gametophyten. Wie die Nachkommenschaft aus der interspezifischen Kreuzung *P. reptans* × *P. erecta* zeigt, sind die reduzierten Eizellen befruchtungsbedürftig, während die unreduzierten zum Teil mit, grösstenteils aber ohne Befruchtung entwicklungsfähig sind. Morphologische und zytologische Untersuchungen haben übereinstimmend ergeben, dass sich die Nachkommenschaft aus drei Kategorien von Tochterpflanzen zusammensetzt, nämlich aus maternellen Nachkommen, aus BII- und BIII-Bastarden (Abb. 12). Ihre Entstehung kann folgendermassen interpretiert werden:

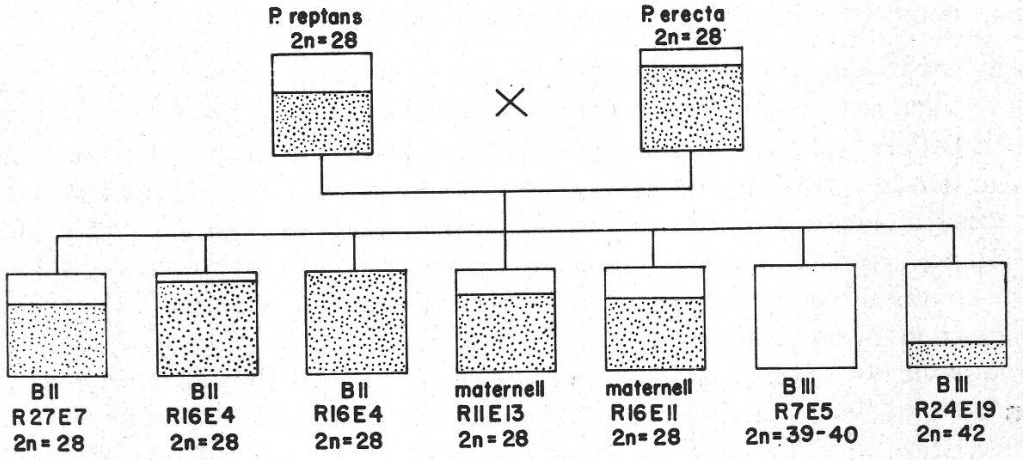


Abbildung 12

Stammbaum der interspezifischen Kreuzung *P. reptans* × *P. erecta*. Weiss: sexuell; punktiert: apospor

1. Reduzierte Eizellen werden durch reduzierte Spermakerne befruchtet und liefern BII-Bastarde, welche die Erbmerkmale beider Eltern kombiniert aufweisen. BII-Bastarde weisen auf sexuelle Fortpflanzung hin.

2. Unreduzierte Eizellen werden befruchtet und erzeugen BIII-Bastarde. BIII-Bastarde können als Anzeichen für Aposporie betrachtet werden.

3. Unreduzierte Eizellen entwickeln sich ohne Befruchtung zu maternellen Nachkommen. Maternelle Tochterpflanzen sind ein Anzeichen für Aposporie und Apomixis.

Für *P. erecta* konnten wir durch Kreuzungsversuche Pseudogamie nachweisen. Ob sie sich auch sexuell oder apomeiotisch fortpflanzt, konnten wir experimentell nicht belegen. Da aber *P. erecta* neben unreduzierten auch reduzierte Gametophyten ausbildet, ist partielle Apomixis wahrscheinlich.

Sexuelle Fortpflanzung und Apomeiose erlauben die Entstehung von BII- und BIII-Bastarden, also Übergangsformen verschiedener Polyploidiestufen, während Pseudogamie diese Übergangsformen reproduktiv isoliert. Einen stabilisierenden Effekt übt wenigstens bei *P. reptans* auch die vegetative Vermehrung aus. Die Hybriden aus der interspezifischen Kreuzung zeigen, dass zwischen *P. reptans* und *P. erecta* keine unüberbrückbare Isolationsbarriere aufgestellt ist.

II. Der P. procumbens-Komplex

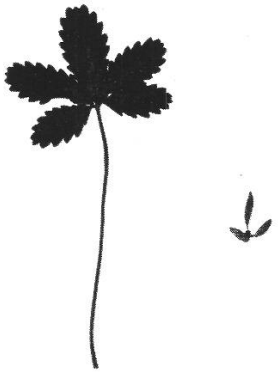
1. Morphologie

Auf die Schwierigkeiten, welche die Gattung *Potentilla* in systematischer Hinsicht bietet, wurde bereits einleitend hingewiesen. Sie bestehen in hohem Masse auch für die Gruppe der *Tormentillen*. Murbeck (1890), Ascherson und Graebner (1900–1905) sowie Wolf (1908) beschreiben eine grosse Zahl von Übergangsformen zwischen den beiden Arten *P. reptans* und *P. erecta*, wobei ihre Meinungen über den Wert der systematischen Einheiten zum Teil weit auseinandergehen.

Die in der Natur aufgefundenen, von uns untersuchten drei Sippen von *P. procumbens* zeigen zum Teil geringe morphologische Unterschiede. Grösser sind die zytologischen Differenzen. Sie gehören verschiedenen Polyploidiestufen an. Dasselbe kann auch von den aus der Kreuzung *P. reptans* × *P. erecta* hervorgegangenen Hybriden gesagt werden. Experimentell erzeugte Bastarde und die drei in der Natur aufgefundenen Sippen von *P. procumbens* zeigen keine neuen morphologischen Merkmale, sondern kombinieren nur diejenigen von *P. reptans* und *P. erecta* neu. Die wichtigsten systematischen Merkmale der mutmasslichen Eltern, ihrer experimentell erzeugten Bastarde sowie der *Procumbens*-Wildpopulationen sind in Tabelle 21 und in den Abbildungen 13 und 14 zusammengestellt. Daraus ist ersichtlich, dass die *Procumbens*-Wildpopulation aus Hallau morphologisch mit dem aus der interspezifischen Kreuzung *P. reptans* × *P. erecta* hervorgegangenen BIII-Bastard R24E19 übereinstimmt. Mit Ausnahme des Blattrandes stimmt auch die Wildpopulation 454-60 aus England mit R24E19 überein. Diese drei hexaploiden Pflanzen unterscheiden sich aber nur

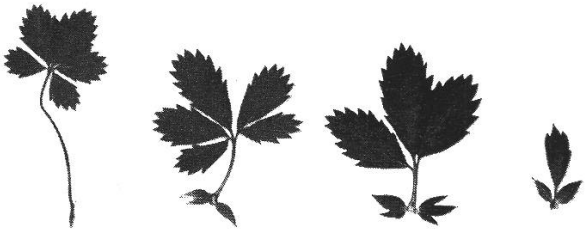
Abbildung 13

Morphologie der Blätter bei den *Tormentillen*

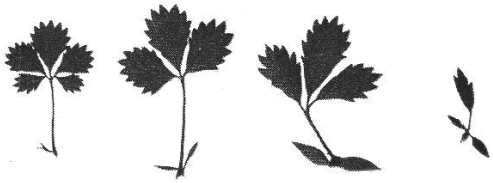


P. reptans (2n = 28)

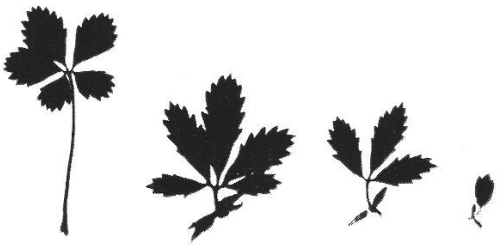
P. erecta (2n = 28)



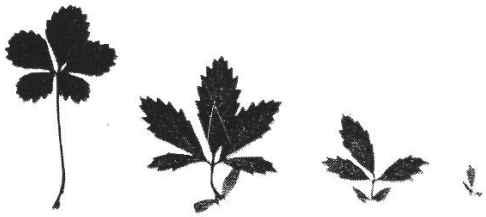
Experimentell erzeugter Bastard *P. procumbens* 18 × *P. erecta* 7 (2n = 56)



Wildpopulation *P. anglica* 18 (2n = 56)



Wildpopulation *P. procumbens* aus Hallau (2n = 42)



Experimentell erzeugter Bastard *P. reptans* 24 × *P. erecta* 19 (2n = 42)

Experimentell erzeugter Bastard *P. procumbens* 14 × *P. erecta* 11 (2n = 35)

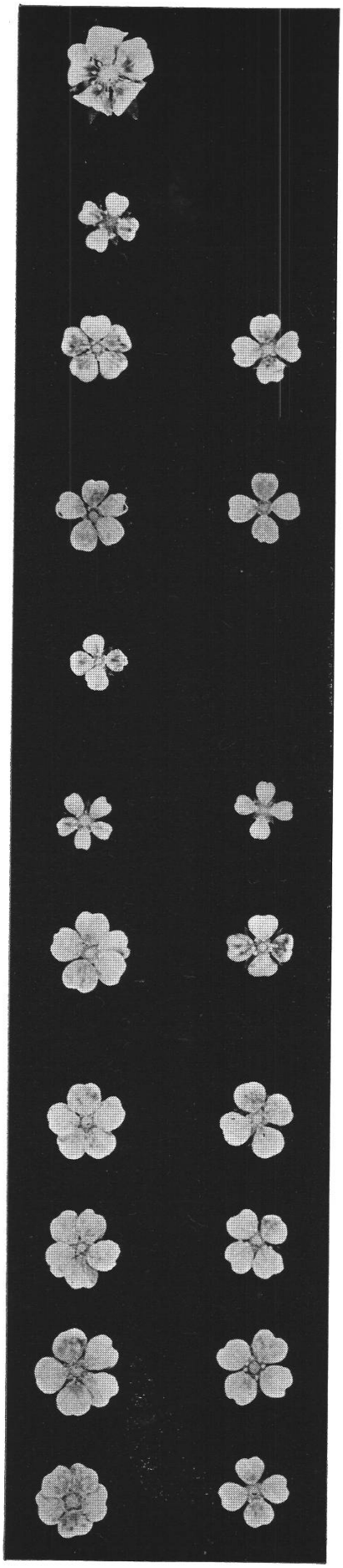


Abbildung 14

Blütenmorphologie der *Tormentillen*

P. reptans (2n = 28)

P. erecta (2n = 28)

Experimentell erzeugter Bastard *P. reptans* 16 × *P. erecta* 4 (2n = 28)

Experimentell erzeugter Bastard *P. reptans* 27 × *P. erecta* 7 (2n = 28)

Experimentell erzeugter Bastard *P. procumbens* 14 × *P. erecta* 11 (2n = 35)

Experimentell erzeugter Bastard *P. reptans* 7 × *P. erecta* 5 (2n = 39–40)

Wildpopulation *P. procumbens* aus Hallau (2n = 42)

Wildpopulation *P. procumbens* 454-60 aus England (2n = 42)

Experimentell erzeugter Bastard *P. reptans* 24 × *P. erecta* 19 (2n = 42)

Wildpopulation *P. anglica* 18 aus England (2n = 56)

Experimentell erzeugter Bastard *P. procumbens* 18 × *P. erecta* 7 (2n = 56)

wenig von den Übergangsformen P18E7 und R16E4, welche anderen Polyploidiestufen angehören. Die Unterschiede bestehen zum Teil in der mit Polyploidie oft verbundenen Vergrösserung der Organe. Diese Merkmale haben aber einen geringen diagnostischen Wert, weil die Grösse der Organe bei verschiedenen Umweltsbedingungen nicht konstant ist. Solche Modifikationen können die geringfügigen morphologischen Differenzen ganz verwischen, so dass es sogar dem *Potentilla*-Spezialisten nicht mehr möglich ist, die Übergangsformen gegeneinander abzugrenzen.

Tabelle 21

Morphologische Vergleiche zwischen den mutmasslichen Eltern, ihren experimentell erzeugten Bastarden und den in der Natur aufgefundenen Sippen von *P. procumbens*

	Bezeichnung	2n	Sprosse	Verzweigung	Bewurzelung
Mutmassliche Eltern	*P. reptans*	28	kriechend	oberirdisch fehlend	stark
	P. erecta	28	aufrecht	terminal, rispig	fehlt
Experimentell erzeugte Bastarde	R27E7	28	vom Grunde aufsteigend	terminal schwach	schwach
	R16E4 I	28	terminal aufsteigend	terminal schwach	schwach
	R16E4 II	28	terminal aufsteigend	terminal schwach	schwach
	R24E19	42	terminal aufsteigend	terminal stark	stark
	R7E5	39–40	vom Grunde aufsteigend	terminal schwach	schwach
	P14E11	35	vom Grunde aufsteigend	terminal rispig	fehlt
	P18E7	56	terminal aufsteigend	terminal stark	stark
In der Natur aufgefundene Sippen von *P. procumbens*	454-60 England	42	terminal aufsteigend	terminal stark	stark
	Hallau	42	terminal aufsteigend	terminal stark	stark
	PA18 England	56	terminal aufsteigend	terminal schwach	stark

Schwieriger ist die Zuordnung der englischen Wildpopulation PA18 zu einem unserer experimentell erzeugten Bastarde. In bezug auf den Polyploidiegrad und die meisten morphologischen Merkmale entspricht PA18 dem oktoploiden BIII-Bastard P18E7. Bezüglich der Blätter unterscheiden sich jedoch die beiden Pflanzen. P18E7 weist 5zählige grundständige Blätter auf, PA18 3–5zählige. In diesem Merkmal steht der experimentell erzeugte Bastard *P. reptans* näher, PA18 gleicht hingegen mehr *P. erecta*. Die Differenzen ergeben sich zum Teil aus den genetischen Unterschieden zwischen den Elternpflanzen, zum Teil aus der Heterozygotie der Eltern.

Die Hybriden aus den interspezifischen Kreuzungen zeigen aber auch, dass es nicht nur schwierig ist, die verschiedenen Übergangsformen gegeneinander abzugrenzen, sondern dass diese zum Teil auch durch Übergänge mit der männlichen Elternpflanze verbunden sind. Eine solche Übergangsform, die sich nur wenig von *P. erecta* unterscheidet, ist die pentaploide Hybride P14E11. Gegenüber der weiblichen Elternpflanze *P. reptans* sind unsere Versuchspflanzen besser isoliert. Weder die Wildpopulationen von *P. procumbens* noch die experimentell erzeugten Bastarde ergeben mit *P. reptans* gekreuzt Nachkommen.

2. Ergebnisse der Meioseanalyse

Unter der Voraussetzung, dass nur genetisch homologe Chromosomen oder Chromosomenstücke paaren, sagt eine Analyse der Syndese von F_1-Bastarden etwas über die verwandtschaftliche Stellung der Eltern aus. Ebenso kann die Untersuchung der Syndeseverhältnisse in Bastarden mithelfen, die Evolution der spontan vorkommenden Arten zu klären.

Für *P. reptans* und *P. erecta* konnten wir genomische Alloploidie nachweisen. Die Untersuchung der Chromosomenpaarung bei den BII-Bastarden aus der Kreuzungskombination *P. reptans* × *P. erecta* hat ergeben, dass vorwiegend Bivalente gebildet werden. Diese deuten auf weitgehende Homologie zwischen den Chromosomen von *P. reptans* und *P. erecta* hin. Wenn wir die Genomformel für *P. reptans* mit AABB angeben, dann lautet die Genomformel für *P. erecta* A′A′B′B′, diejenige der BII-Bastarde AA′BB′. Bei vollständiger Homologie zwischen A und A′ beziehungsweise B und B′ wären nur Bivalente zu erwarten. Die Meioseanalyse hat jedoch ergeben, dass diese nur zum Teil verwirklicht sind. So werden bei R27E7 92% aller erwarteten Bivalenten verwirklicht, bei R16E4 I 89% und bei R16E4 II 78%. Die Chromosomen von *P. reptans* und *P. erecta* sind demnach segmentell homolog, und die BII-Bastarde stellen segmentelle Allotetraploide dar. Bei der Hybride R27E7 konnten vereinzelt auch Multivalente gefunden werden. Daraus geht hervor, dass die Eltern verschiedener Kreuzungskombinationen genetisch verschieden sind.

Die hypothetische Genomformel für die hexaploiden BIII-Bastarde lautet AAA′BBB′. Die Analyse der Syndeseverhältnisse ergab für den BIII-Bastard R24E19 nur Bivalente und Univalente. Multivalente konnten keine gefunden werden. Dies zeigt, dass die Affinität homologer Chromosomen grösser ist als diejenige segmentell homologer. Es sind deshalb 14 Bivalente zu erwarten, während die Chromosomen des A′- und des B′-Genoms infolge mangelnder Homologie als Univalente zurückbleiben. Die *Procumbens*-Wildpopulationen aus Hallau und 454-60 aus England stimmen in bezug auf die Chromosomenpaarung mit dem experimentell erzeugten Bastard R24E19 überein, weshalb auf Bastardcharakter der beiden Wildpopulationen zu schliessen ist.

Der oktoploide Bastard P18E7 ist das Verschmelzungsprodukt einer unreduzierten Eizelle der Genomformel AAA′BBB′ mit einem reduzierten Spermakern der Genomformel A′B′ von *P. erecta*. Seine Genomformel lautet demnach AAA′A′BBB′B′.

Wie zu erwarten ist, treten bei der Syndese vorwiegend Bivalente, zum Teil aber auch Multivalente auf. Hingegen sind Univalente, wie Tabelle 18 (S. 78) zeigt, selten. Darin stimmt die oktoploide Wildpopulation PA18 aus England mit dem experimentell erzeugten Bastard P18E7 überein. Die Ergebnisse aus der Meioseanalyse der Bastarde lassen folgende Schlüsse zu:

1. *P. reptans* und *P. erecta* sind infolge weitgehender Homologie ihrer Chromosomen nahe verwandt.

2. Die drei Wildpopulationen von *P. procumbens* lassen sich bezüglich der Chromosomenpaarung den von uns erzeugten Bastarden zuordnen.

3. Fortpflanzung und Evolution

Die experimentell erzeugten Bastarde und die zum Vergleich herangezogenen Wildpopulationen von *P. procumbens* lassen sich bezüglich des Fortpflanzungsmodus in drei Kategorien einteilen:

1. Partiell apomiktische Sippen mit geringer oder gar fehlender vegetativer Vermehrung

2. Mehr oder weniger sexuelle Sippen mit starker vegetativer Vermehrung

3. Partiell apomiktische Sippen mit starker vegetativer Vermehrung

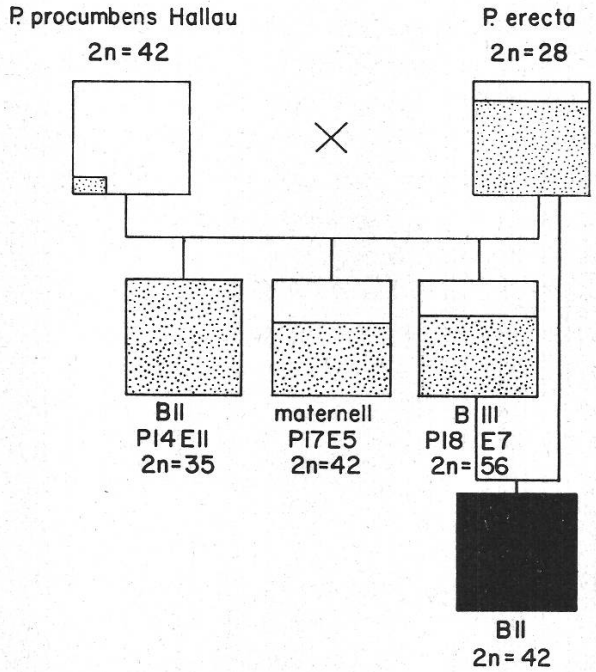


Abbildung 15

Stammbaum der interspezifischen Kreuzung *P. procumbens* (Hallau) × *P. erecta*. Weiss: sexuell; punktiert: apospor; schwarz: embryologische Untersuchung fehlt

Zur ersten Gruppe gehören die BII-Bastarde aus der interspezifischen Kreuzung *P. reptans* × *P. erecta* (Abb. 12, S. 81) sowie der BII-Bastard aus der Kreuzungskombination *P. procumbens* (Hallau) 14 × *P. erecta* 11 (Abb. 15). Ihre Samenfertilität ist sehr gering. Sie bewegt sich je nach Kreuzungskombination zwischen 0% und 0,8%. Da sie sich ausserdem als nicht samenkonstant erwiesen haben, sind ihre Erfolgsaussichten bei der natürlichen Auslese gering. Leider sind wir nicht im Besitze entsprechender *Procumbens*-Wildpopulationen, die wir den experimentell erzeugten Bastarden dieser Gruppe gegenüberstellen könnten. Wulff (1939) beschreibt eine tetraploide (2n = 28) Wildpopulation von *P. procumbens*. Dies zeigt, dass solche Bastarde spontan auftreten. Es ist jedoch anzunehmen, dass ihr Auslesewert aus obengenannten Gründen gering ist.

Die zweite Gruppe umfasst die aus der Kreuzungskombination *P. reptans* × *P. erecta* hervorgegangenen BIII-Bastarde (Abb. 12, S. 81) sowie die ebenfalls hexaploiden *Procumbens*-Sippen aus Hallau und 454-60 aus England. Diese Pflanzen haben sich ebenfalls als hochgradig samensteril erwiesen. Die höchste Samenfertilität konnte nach freier Bestäubung bei der Wildpopulation aus Hallau festgestellt werden. Sie betrug 4,80%. Morphologische und zytologische Untersuchungen der aus Samen aufgezogenen Nachkommenschaft haben gezeigt, dass die Wildpopulation aus Hallau und der experimentell erzeugte BIII-Bastard R7E5 nicht samenkonstant sind. R24E19 und die Wildpopulation 454-60 aus England lieferten keine Samen. Als vorwiegend sexuelle Sippen mit stark gestörter Meiose dürften auch diese Pflanzen eine heterogene Nachkommenschaft erzeugen. Geringe Samenfertilität verbunden mit starker vegetativer Vermehrung gibt insbesondere den Wildpopulationen aus England und Hallau sowie dem BIII-Bastard R24E19 einen gewissen Auslesewert. So konnte sich die von Gremli (1870) beschriebene *Procumbens*-Population aus Hallau bis heute halten. Alle Individuen dieses Taxons sind morphologisch und in bezug auf die Chromosomenzahl identisch und sind wahrscheinlich durch vegetative Vermehrung aus einer einzigen Stammpflanze hervorgegangen. Auf einem wenig begangenen Waldweg ist die Konkurrenzierung durch andere Pflanzen gering. Da sich die zwischen *P. reptans* und *P. erecta* auftretenden hexaploiden Übergangsformen fast nur vegetativ vermehren, dürften sie meist kleine Areale besiedeln. Sie sind aber für die Evolution insofern von Bedeutung, als sie das Ausgangsmaterial für fertile, erbkonstantere Formen darstellen. In diese Gruppe ist ferner der aus der Kreuzungskombination *P. procumbens* 18 (Hallau) × *P. erecta* 7 hervorgegangene oktoploide BIII-Bastard P18E7 einzureihen (Abb. 15). Der experimentell erzeugte Bastard zeichnet sich durch eine hohe Samenfertilität aus. Diese Pflanze ist zwar gegenüber *P. erecta* ebenfalls nicht reproduktiv isoliert (Tab. 17, S. 78). Sofern sie aber von *P. erecta* getrennte Areale bewohnt, ist sie als Additionsbastard mit einer günstig ablaufenden Meiose weitgehend samenkonstant. Starke vegetative Vermehrung erhöht den Auslesewert dieser Pflanze entscheidend.

Einer gesonderten Besprechung bedarf die oktoploide Wildpopulation PA18 aus England. Diese Pflanze stimmt zytologisch und hinsichtlich der Samenfertilität mit dem oben besprochenen, experimentell erzeugten BIII-Bastard P18E7 überein. Auch in bezug auf die vegetative Vermehrung herrscht Übereinstimmung. Hingegen hat sich PA18 als partiell pseudogam erwiesen (Tab. 18, S. 77, und Abb. 16). Pseudogamie ist neben vegetativer Vermehrung als weiterer Selektionsvorteil zu werten.

Es stellt sich nun die Frage, ob wenigstens bei den fertilen, mehr oder weniger samenkonstanten Sippen von einer Art gesprochen werden darf. Murbeck (1890) sowie Ascherson und Graebner (1900–1905) schreiben diesen Sippen wegen ihrer

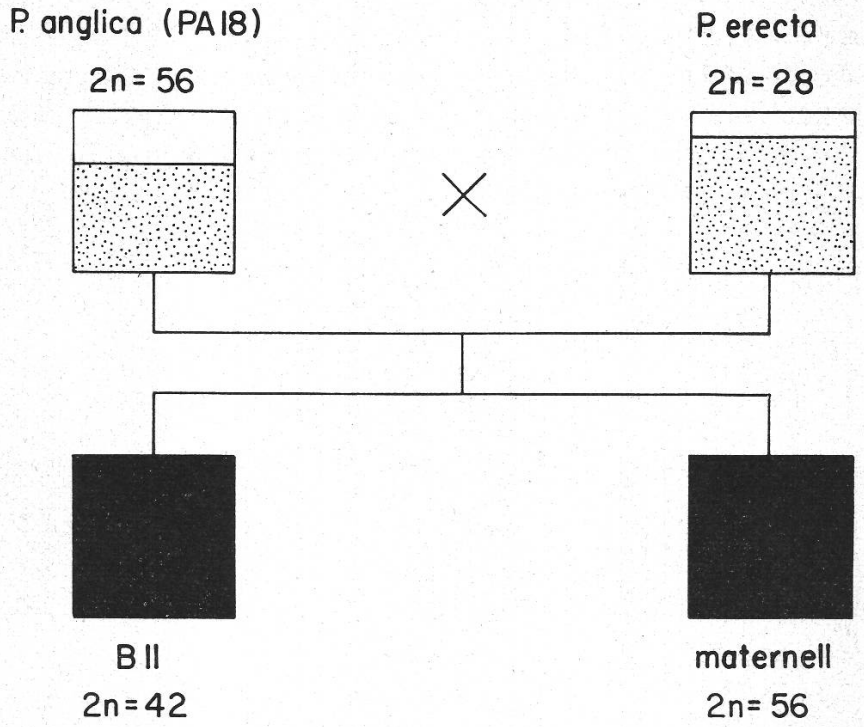


Abbildung 16

Stammbaum der interspezifischen Kreuzung *P. anglica* × *P. erecta*. Weiss: sexuell; punktiert: apospor; schwarz: embryologische Untersuchung fehlt

hohen Samenfertilität und der zum Teil von einer Elternart getrennten Wohngebiete den Charakter einer Art zu. Wolf (1908) neigt hingegen eher dazu, *P. procumbens* als Bastard aufzufassen. Unsere Untersuchungen haben ergeben, dass alle Sippen mit *P. erecta* zu bastadieren vermögen. Totale oder hochgradige Apomixis konnte weder bei den Wildpopulationen noch bei den experimentell erzeugten Bastarden nachgewiesen werden. Deshalb neigen wir eher der Ansicht von Wolf zu.

Beachtenswert scheinen uns vor allem die verschiedenen Möglichkeiten zur Variation und zur Erhaltung von Varianten innerhalb der *Tormentillen*. Neue Variationen entstehen durch Befruchtung reduzierter und unreduzierter Eizellen. Die Stabilisierung der so entstandenen BII- und BIII-Bastarde erfolgt teils durch vegetative Vermehrung, teils durch Apomixis. So konnte sich die hexaploide Wildpopulation von *P. procumbens* (Hallau) dank ihrer starken vegetativen Vermehrung und ihrer hochgradigen Samensterilität über 100 Jahre hinweg erhalten, obschon sie nicht samenkonstant ist. Dass vegetative Vermehrung und Apomixis einander nicht ausschliessen, zeigt die Wildpopulation PA18 aus England. Die Pflanze ist infolge starker vegetativer Vermehrung und partieller Apomixis weitgehend stabil. Die relativ hohe Samenfertilität ermöglicht die Besiedelung grosser Areale. Zytologisch und in bezug auf die meisten morphologischen Merkmale stimmt PA18 mit dem experimentell erzeugten Bastard

P18E7 überein. Dass die beiden Pflanzen nicht in allen Merkmalen gleich sind, erstaunt nicht, wenn man bedenkt, dass die Eltern des experimentell erzeugten Bastardes, *P. reptans* und *P. erecta*, nicht demselben Areal entstammen wie die oktoploide Wildpopulation PA18 aus England. Selbst wenn für die Artkreuzung Pflanzen aus dem Wohngebiet der Wildpopulation PA18 verwendet würden, so bestünde infolge der Heterozygotie von *P. reptans* und *P. erecta* geringe Aussicht auf eine exakte Reproduktion der Wildpopulation. Die vielen Übereinstimmungen zwischen dem experimentell erzeugten Bastard P18E7 und der Wildpopulation lassen aber doch den Schluss zu, dass der Bastard P18E7 dem genetischen Rohmaterial für die oktoploide Wildpopulation PA18 nahesteht.

Zusammenfassung

In dieser Arbeit werden die Fortpflanzungsverhältnisse von *Tormentillen* besprochen. Die wichtigsten Resultate sind:

1. Alle Pflanzen unseres Versuchsmaterials können in den Embryosackmutterzellen die Meiose durchführen. Die Makrosporen werden jedoch zum Teil mit Erfolg von unreduzierten Initialen aus der Chalaza oder aus dem parietalen Archespor konkurrenziert.

2. Aus den interspezifischen Kreuzungen *P. reptans* × *P. erecta* und *P. procumbens* (Hallau) × *P. erecta* resultieren drei Kategorien von Nachkommen, maternelle Tochterpflanzen, BII- und BIII-Bastarde. Aus der interspezifischen Kreuzung *P. anglica* 18 × *P. erecta* 7 gingen BII-Bastarde und maternelle Pflanzen hervor, während die Rückkreuzung des oktoploiden BIII-Bastardes P18E7 mit der männlichen Elternpflanze *P. erecta* 7 nur BII-Bastarde lieferte.

3. Zwischen *P. reptans*, *P. procumbens* und *P. erecta* sind keine unüberbrückbaren Isolationsbarrieren aufgerichtet. *P. reptans* und *P. erecta* sind partielle Allotetraploide. Die Analyse der Syndeseverhältnisse bei den BII-Bastarden *P. reptans* × *P. erecta* ergab segmentelle Homologie zwischen je zwei Genomen von *P. reptans* und *P. erecta*.

4. Neue Varianten verschiedener Polyploidiestufen zwischen *P. reptans*, *P. procumbens* und *P. erecta* gehen entweder aus befruchteten, reduzierten Eizellen (BII-Bastarde) oder aus befruchteten, unreduzierten Eizellen (BIII-Bastarde) hervor.

5. Für Erhaltung der Varianten erfolgt durch vegetative Vermehrung und durch Apomixis. Vegetative Vermehrung und Apomixis schliessen einander nicht aus.

6. Hinsichtlich der Erfolgsaussichten bei der natürlichen Auslese können über unsere Versuchspflanzen folgende Aussagen gemacht werden:

a) *P. reptans* (Hallau) ist fertil und zeigt eine starke vegetative Vermehrung. Infolge hochgradiger Apomixis ist sie weitgehend samenkonstant und besitzt damit einen hohen Auslesewert. Zwischen *P. reptans* und *P. erecta* ist jedoch keine unüberbrückbare Isolationsbarriere aufgerichtet.

b) Bei *P. erecta* sind hohe Samenfertilität und Samenkonstanz als Selektionsvorteile zu werten. Im Gegensatz zu *P. reptans* zeigt *P. erecta* keine vegetative Vermehrung.

c) Geringe Samenfertilität verbunden mit starker vegetativer Vermehrung geben insbesondere den hexaploiden Wildpopulationen aus Hallau und 454-60 aus England sowie dem experimentell erzeugten hexaploiden Bastard *P. reptans* 24 × *P. erecta* 19 einen gewissen Auslesewert. So konnte sich die von Gremli 1870 beschriebene *Procumbens*-Population aus Hallau bis heute erhalten, obschon sie nicht samenkonstant ist.

d) Einen geringen Auslesewert besitzen infolge Samensterilität und fehlender vegetativer Vermehrung die BII-Bastarde *P. reptans* × *P. erecta* (2n = 28), der aneuploide BII-Bastard *P. reptans* 7 × *P. erecta* 5 (2n = 39–40) und der BII-Bastard *P. procumbens* 14 × *P. erecta* 11 (2n = 35).

e) Der experimentell erzeugte Additionsbastard *P. procumbens* 18 (Hallau) × *P. erecta* 7 (2n = 56) hat sich als fertil erwiesen. Bestäubungen mit Pollen von *P. reptans* ergaben keinen Samenansatz, hingegen liefert P18E7, mit Pollen von *P. erecta* bestäubt, eine grosse Zahl BII-Bastarde. Die Nachkommenschaft aus Selbstbestäubungen ist weitgehend uniform. Neben der hohen Samenfertilität ist auch die starke vegetative Vermehrung als Selektionsvorteil zu werten. Bei geographischer Isolation von *P. erecta* ist der Auslesewert dieser Pflanze hoch.

f) Die oktoploide Wildpopulation *P. anglica* 18 (PA18) besitzt dieselben Selektionsvorteile wie der Additionsbastard P18E7. Ihr Auslesewert wird durch partielle Apomixis noch weiter erhöht. Als partiell apomiktische Pflanze ist PA18 gegenüber *P. erecta* ebenfalls nicht reproduktiv isoliert.

7. Aufgrund morphologischer und zytologischer Übereinstimmungen lassen sich die hexaploiden Wildpopulationen von *P. procumbens* (Hallau) und 454-60 aus England unserem experimentell erzeugten BIII-Bastard *P. reptans* 24 × *P. erecta* 19 (2n = 42) zuordnen. Auch in der Fortpflanzungsweise besteht wenigstens zwischen der Wildpopulation aus Hallau und dem experimentell erzeugten Bastard weitgehende Übereinstimmung. Sie sind vorwiegend sexuell, vermögen aber zu geringen Prozentsätzen unreduzierte Gametophyten auszubilden. Die oktoploide Wildpopulation von *P. anglica* (PA18) stimmt zytologisch und in bezug auf die meisten morphologischen Merkmale mit dem experimentell erzeugten BIII-Bastard *P. procumbens* (Hallau) 18 × *P. erecta* 7 (2n = 56) überein.

8. Es wird der Versuch unternommen, die Evolution von *P. procumbens* zu klären. Aufgrund der in dieser Arbeit dargelegten Resultate gelangten wir zur Auffassung, dass *P. reptans* und *P. erecta* die Eltern von *P. procumbens* sind.

Die vorliegende Arbeit entstand im zytologischen Laboratorium des Institutes für Allgemeine Botanik der Universität Zürich unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Rutishauser. Meinem verehrten Lehrer, der mich zur Bearbeitung dieses Themas anregte, bin ich für die Anteilnahme, mit welcher er den Verlauf dieser Untersuchungen verfolgte, zu herzlichem Dank verpflichtet. Dank schulde ich auch Herrn Prof. Dr. H. Wanner, der mir nach dem Hinschied meines verehrten Lehrers beratend zur Seite stand. Den Herren Dr. S. M. Walters von der Universität Cambridge und H. Oefelein, Neunkirch SH, danke ich für die Versuchspflanzen, die sie mir in freundlicher Weise zur Verfügung stellten. Herzlich gedankt sei an dieser Stelle auch Herrn Dr. F. Steindl für die vielen Ratschläge bei mikrotechnischen und photographischen Fragen.

Literatur

Ascherson P. und P. Graebner. 1900–1905. Synopsis der mitteleuropäischen Flora, **16**, 1. Abt., 664–872.

Christoff M. und G. Papasova. 1943. Die genetischen Grundlagen der apomiktischen Fortpflanzung in der Gattung *Potentilla*. Zschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre **81**, 1, 1–27.

Clausen J., W. M. Hiesey und M. A. Nobs. 1961/62. Studies in *Poa* hybridization. Carnegie Inst. Wash. Year Book **61**, 325–333.

Czapik R. 1962. Embryological Studies in the Genus *Potentilla*. II. *Potentilla arenaria*. Acta biologica Cracoviensia, Série botanique, Vol. V, 29–42.

Gremli A. 1870. Beiträge zur Flora der Schweiz (Nachtrag zur Exkursionsflora), 67–69. Aarau 1870.

Gustafsson Å. 1947. Apomixis in higher plants. Part III, Biotype and Species Formation. Lunds Univ. Årsskrift **43**, 184–303.

Hunziker H. R. 1954. Beitrag zur Aposporie und ihrer Genetik bei *Potentilla*. Arch. Jul.-Klaus-Stiftg. f. Vererb.forsch. **29**, 135–222.

Karpetschenko G. D. 1928. Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. Zschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre **48**, 1–85.

Müntzing A. 1958. Heteroploidy and polymorphism in some apomictic species of *Potentilla*. Hereditas **44**, 280–328.

— und G. Müntzing. 1941. Some new results concerning apomixis, sexuality and polymorphism in *Potentilla*. Bot. Not. (Lund), 237–278.

Murbeck Sv. 1890. Studier öfver kritiska kärlväxt-former. I. *Potentilla*, Grupp *Axilliflorae* Lehm. Bot. Not. Lund. 1890.

Rutishauser A. 1943 a. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Bastardbildung apomiktischer *Potentillen*. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **53**, 5–83.

— 1943 b. Konstante Art- und Rassenbastarde in der Gattung *Potentilla*. Mitt. Nat. Ges. Schaffhausen **18**, 111–134.

— 1945. Über die Fortpflanzung einiger Bastarde von pseudogamen *Potentillen*. Arch. Jul.-Klaus-Stiftg. f. Vererb.forsch., Erg.bd. zu Bd. **20**, 300–314.

— 1948. Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung *Potentilla*. Arch. d. Jul.-Klaus-Stiftg. f. Vererb.forsch. **23**, 267–424.

— 1967. Fortpflanzung und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen. Protoplasmatologia, Springer, Wien, 2455.

— und H. R. Hunziker. 1954. Weitere Beiträge zur Genetik und Aposporie pseudogamer *Potentillen*. Arch. Jul.-Klaus-Stiftg. f. Vererb.forsch. **29**, 223–233.

Schnarf K. 1929. Embryologie der Angiospermen. Handb. der Pfl.anatomie, II. Abt., 2. Teil, 689 S. Berlin.

Skalinska M. und R. Czapik. 1958. Studies in the cytology of the genus *Potentilla* L. Acta biologica Cracoviensia 1958, Série botanique **1**, 137–149.

Stebbins G. L. Jr. 1950. Variation and Evolution in Plants. Columbia University Press (New York), 643 S.

— H. A. Tobgy und J. R. Harlan. 1944. The cytogenetics of hybrids in *Bromus*. II. *Bromus carinatus* and *Bromus arizoinicus*. Proc. Calif. Acad. Sci. **25**, 307–322.

Swanson C. P. 1958. Cytology and Cytogenetics. Prentice Hall, Englewood Cliffs N. J.

Wolf Th. 1908. Monographie der Gattung *Potentilla*. Bibliotheca Botanica, H. **71**, 714 S.

Wulff H. D. 1939. Chromosomenstudien an der schleswig-holsteinschen Angiospermen-Flora III. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **57**, 84–91.

Erklärung der Tafeln

Tafel I

Figur 1

Metaphase der 1. Reduktionsteilung in einer PMZ von *P. reptans* mit einem Trivalent, einem Univalent und 12 Bivalenten

Figur 2

Metaphase der 1. Reduktionsteilung in einer PMZ von *P. erecta* mit 13 Bivalenten und 2 Univalenten

Figur 3

Metaphase I in einer PMZ von *P. procumbens* (Hallau). Bei den 26 Paarungseinheiten handelt es sich wahrscheinlich um 16 Bivalente und 10 Univalente

Figur 4

Metaphase I in den PMZ von *P. procumbens* (Hallau) nach Zahl und Grösse zu urteilen mit 14 Bivalenten und 14 Univalenten

Figur 5

Metaphase der 1. Reduktionsteilung in einer PMZ von *P. anglica* (PA18) mit 25 Bivalenten und 2 Multivalenten

Figur 6

Metaphase aus einer Wurzelspitze der Wildpopulation von *P. anglica* (PA18) aus England mit der somatischen Chromosomenzahl 2n = 56

Tafel II

Figur 1

Medianer Längsschnitt durch das sekundäre Archespor von *P. reptans*. Junge T-Tetrade, darunter chalazale Zellen mit aposporer Tendenz

Figur 2

Archespor von *P. reptans* mit unvollständiger, linear angeordneter Sporentetrade. Darunter eine vakuolisierte chalazale Zelle. Links eine Zelle des parietalen Archespors stark vakuolisiert

Figur 3

Archespor von *P. reptans* mit unvollständiger, linearer Sporentetrade. Die unterste Makrospore keimend. Rechts neben ihr eine vakuolisierte Zelle chalazaler Herkunft, welche von der keimenden Makrospore konkurrenziert wird

Figur 4

Archespor von *P. reptans* mit degenerierter, unvollständiger Sporentetrade. Rechts wahrscheinlich ein zweikerniger, unreduzierter Embryosack aus parietalen Zellen des Archespors

Figur 5

Medianer Längsschnitt durch das Archespor von *P. reptans* mit keimenden Embryosackinitialen chalazaler Herkunft (somatische Aposporie). Darüber eine stark vakuolisierte EMZ (generative Aposporie). Im lateralen Archespor degenerierte EMZ.

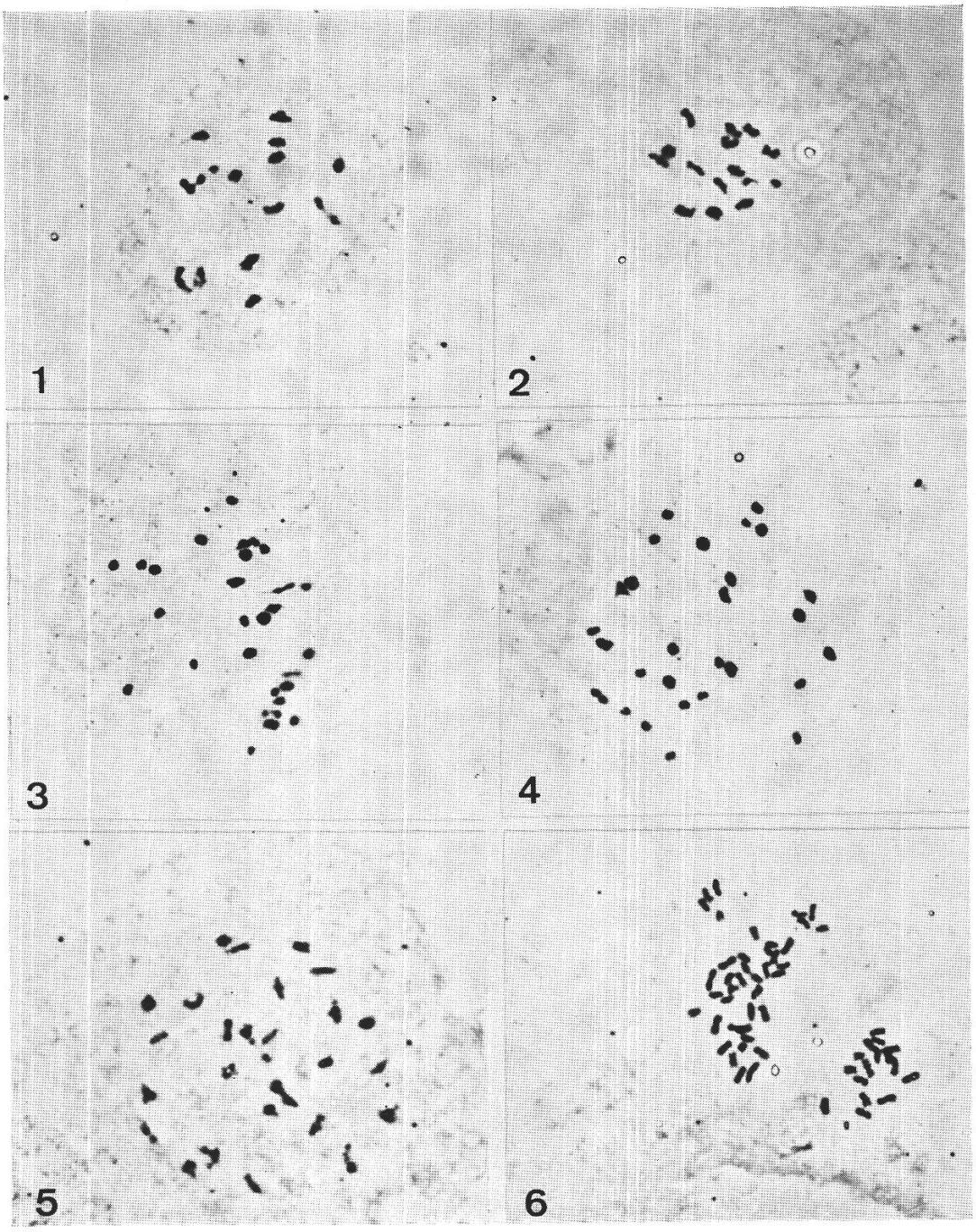
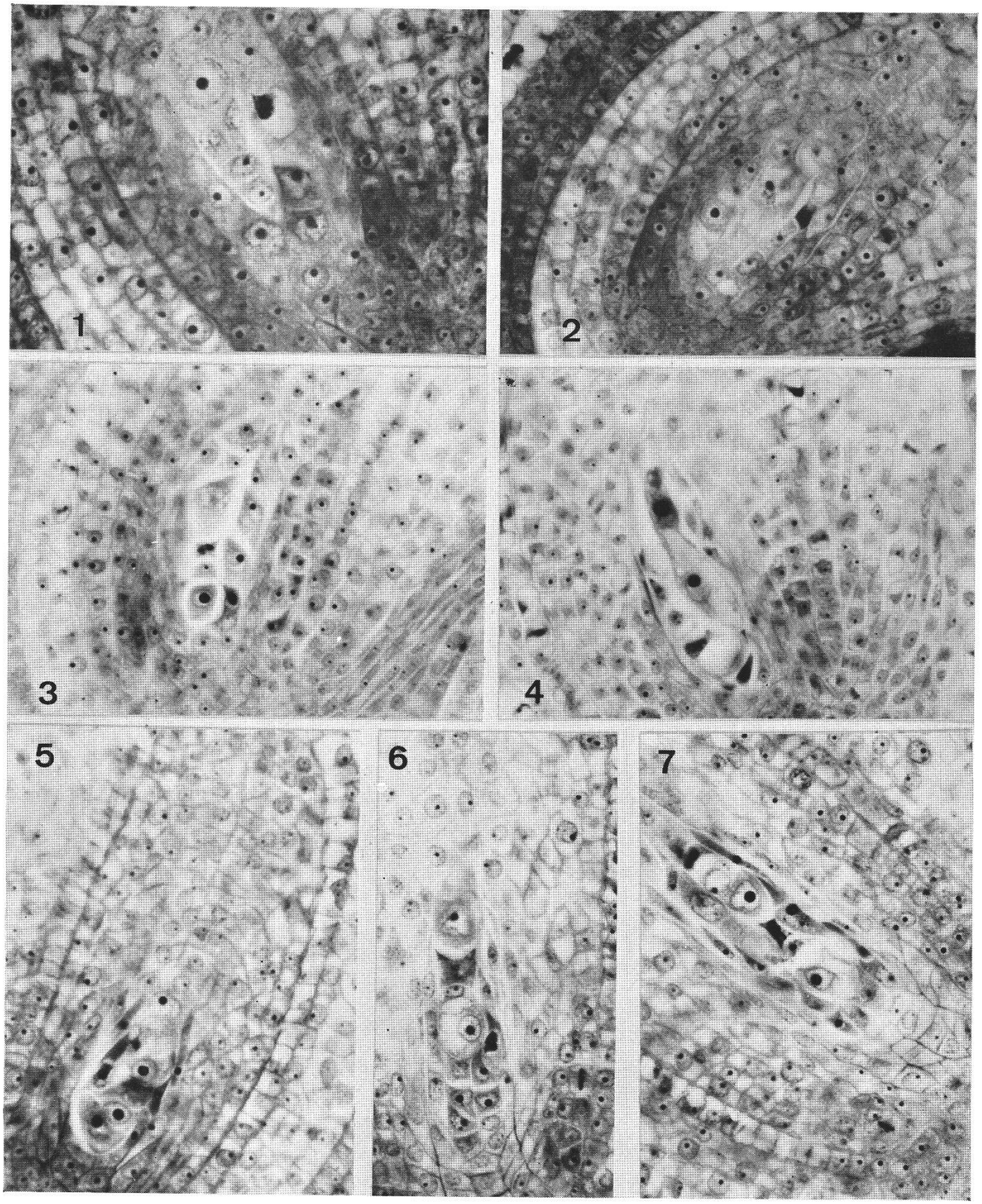
Figur 6

Tangentialer Schnitt durch das Archespor von *P. procumbens* (Hallau) mit unvollständiger, linear angeordneter Sporentetrade. Die unterste Makrospore auswachsend

Figur 7

Medianer Längsschnitt durch das Archespor von *P. procumbens* (Hallau) mit zwei übereinanderliegenden, unvollständigen Sporentetraden. Die unterste Makrospore jeweils auswachsend

Tafel I



Tafel II