Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Schaffhausen

Band: 25 (1953-1954)

Artikel: Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen Ranunculusarten

Autor: Rutishauser, A.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-584878

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: 10.12.2025

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

1.

Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen Ranunculusarten

VON A. RUTISHAUSER

Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich

Ausgeführt u. herausgegeben mit Unterstützung der Georges u. Antoine Claraz-Schenkung

Die Entwicklung des Embryos pseudogamer Pflanzen geht in der Regel von nicht reduzierten und nicht befruchteten Eizellen aus. In vielen Fällen *(Potentilla, Poa, Parthenium,* u. a.) teilt sich die Eizelle schon vor, in anderen *(Ranunculus)* erst nach der Bestäubung. Die Zentralzelle aller Pseudogamen entwickelt sich dagegen erst dann weiter, wenn die Narben zuvor mit Pollen belegt worden sind. Im Gegensatz zur Eizelle muß also die Zentralzelle der Pseudogamen stets durch den Pollen zur Entwicklung angeregt werden.

Obwohl nun aber sehr häufig Befruchtung des sekundären Embryosackkernes beobachtet worden ist, gehen die Ansichten der Embryologen über die Art der Entwicklungserregung des Endosperms auseinander. Während die einen Autoren annehmen, daß die Befruchtung der Zentralzelle unerläßliche Voraussetzung für die Endospermentwicklung sei, halten es andere für wahrscheinlich, daß sich die Zentralzelle ebensogut auch «parthenogenetisch», d. h. also unabhängig von einer vorausgegangenen Verschmelzung zwischen Sperma- und sekundärem Embryosackkern zu Endosperm umwandeln könne.

Dieser Mangel an Übereinstimmung mag natürlich darauf beruhen, daß bei den verschiedenen pseudogamen Pflanzen tatsächlich Differenzen in Bezug auf die Entwicklungserregung von Endosperm, Embryo und Samenschale bestehen. Eine genaue Durchsicht der einschlägigen Literatur zeigt indessen, daß nur wenige Pflanzen eingehend genug auf diesen Punkt hin unter-

sucht worden sind, um ein sicheres Urteil zu gestatten. Eine kurze Übersicht über die tatsächlich erzielten Versuchsergebnisse mag die Richtigkeit dieser Aussage dartun.

Als erste hat wohl PACE (1913) Befruchtung des sekundären Embryosackkerns bei einer pseudogamen Pflanze, nämlich *Atamasco texana,* beobachtet. Von Mixis unabhängige Entwicklung des Endosperms scheint nicht vorzukommen.

Eingehender ist die Cytologie des Endosperms von NOACK (1939) bei *Hypericum perforatum* untersucht worden. NOACK suchte durch Auszählen der Chromosomen von Endospermmitosen festzustellen, ob Befruchtung des sek. ES-Kernes vorkommt oder nicht. Es wurde die Chromosomenzahl von 98 Endospermen selbst- und kreuzbestäubter Blüten bestimmt; 97 Zahlen sprachen für Befruchtung des sek. ES-Kernes, nur ein Endosperm wies die tetraploide Chromosomenzahl 64 auf, was auf autonome Entwicklung der Zentralzelle hindeutet (die beiden Polkerne sind nicht reduziert und bauen daher einen tetraploiden sek. ES-Kern auf). NOACK zieht aus seinen Untersuchungen den Schluß, daß der sek. ES-Kern zwar in der Regel befruchtet werde, daß aber das Endosperm zu seiner Entwicklung doch keine Befruchtung notwendig habe.

Die Hypericumarbeit von NOACK stellt die einzige Arbeit dar, die zum Problem der Entwicklungserregung des Endosperms genügend Unterlagen beisteuert. Von allen übrigen pseudogamen Arten existieren nur vereinzelte und oft noch unsichere Angaben. So gelang es ÅKERBERG (1943) nur, eine einzige Chromosomenplatte im Endosperm von *Poa pratensis* auszuzählen und auch dies nur angenähert. Die Entstehung der gefundenen Zahl, 168 bis 170, ist aber schwer zu interpretieren. Die untersuchte Rasse wies $2n = 78$ Chromosomen auf; bei Befruchtung des sek. ES-Kernes wären daher 195, bei autonomer Entwicklung der Zentralzelle dagegen 156 Chromosomen zu erwarten gewesen. Da aber nach dem Autor die aufgefundene Zahl als Minimalzahl aufgefaßt werden muß und da ferner Fremdbestäubung möglich ist (die Untersuchungen wurden an frei bestäubten Blüten vorgenommen), glaubt ÅKERBERG auf Grund seiner Beobachtung doch Befruchtung des sek. ES-Kerns annehmen zu dürfen. Sein Befund wird ferner bestätigt durch Untersuchungen von NYGREN (1950) bei *Poa pratensis ssp. alpigena* und von NIELSEN (1945) bei *Poa pratensis;* beide Autoren haben je eine Endosperm-

metaphase oder -anaphase ausgezählt und dabei übereinstimmend pentaploide Chromosomenzahlen gefunden.

Genauere Angaben liegen für *Poa alpina* (2n = 33) vor. HÅKANSSON (1943) bildet 3 Beispiele von Endospermbefruchtung ab und konnte zudem in einem Endosperm die Chromosomenzahl 81 ermitteln, was ebenfalls mit der Annahme einer Verschmelzung zwischen Sperma- und sek. ES-Kern übereinstimmt

$$\left(33 + 33 + \frac{33}{2} = 82 - 83\right).$$

Zu einem etwas abweichenden Resultat führten dagegen die Untersuchungen NYGRENS (1950) über die Endospermentwicklung von *Poa artica ssp. caespitosa* (2n = 56). In Endospermen von Samen frei bestäubter Blüten wurden 5 Metaphaseplatten ausgezählt, nämlich 1×84, 1×112 und 3×140. Die erste Zahl ist nach NYGREN so zu interpretieren, daß der sek. ES-Kern eines unreduzierten ES befruchtet worden ist $(28 + 28 + 28 = 84)$. Die Chromosomenzahl 140 deutet auf befruchtetes Endosperm eines reduzierten ES hin $(56 + 56 + 28 = 140)$, während die tetraploide Zahl 112 für autonome Entwicklung des betreffenden Endosperm spricht $(56 + 56 = 112)$. Der Autor zieht in Übereinstimmung mit NOACK den Schluß, daß Befruchtung der Zentralzelle nicht notwendige Voraussetzung für die Endospermentwicklung sei.

Über die Cytologie des Endosperms pseudogamer Potentillen ist bisher nur eine Untersuchung veröffentlicht worden. GENTSCHEFF und GUSTAFSSON (1940) haben an je einem Biotyp der Arten *P. argentea* und *P. collina* einige Chromosomenzählungen im Endosperm durchführen können. *P. argentea* (2n = 42) wies in einem Prophasekern die Zahl ± 101 auf, was ungefähr der Chromosomenzahl entsprechen würde, die bei Befruchtung der beiden Polkerne durch einen haploiden Spermakern zustande kommen sollte $(42 + 42 + 21 = 105)$. Bei *P. collina* (2n = 35) wurden 4 Zahlen bestimmt, die zwischen 87 und 93 liegen und die ebenfalls auf befruchtetes Endosperm hindeuten

$$\left(35 + 35 + \frac{35}{2} = 87 - 88\right).$$

GENTSCHEFF und GUSTAFSSON nehmen daher an, daß das Endosperm der beiden untersuchten Biotypen stets befruchtet sei. Ihrer Ansicht nach ist aber bei andern Biotypen auch «autonome» Entwicklung des Endosperms nicht ausgeschlossen.

Noch dürftiger als bei den oben besprochenen Gattungen sind die Resultate, die von HAEFLIGER (1943) bei *Ranunculus auricomus s. l.* erzielt werden konnte. Er fand im Endosperm einer Pflanze mit 2n = 32 Chromosomen eine einzige auszählbare Metaphaseplatte mit 64 Chromosomen, also der tetraploiden Zahl, und zog daraus den Schluß, daß bei den Auricomi überhaupt keine Endospermbefruchtung vorkomme.

Autonome Entwicklung der Zentralzelle wird ferner auch für diploide und triploide Rassen von *Arabis Holoboellii* angegeben. Nach BOECHERER (1951) ist das Endosperm diploider Rassen tetraploid, das Endosperm triploider Rassen hexaploid. Die Angabe ist durch zwei Zeichnungen von tetraploiden und hexaploiden Prophasestadien von Endospermkernen belegt. Der Autor hält es aber doch nicht für ausgeschlossen, daß auch befruchtetes Endosperm vorkomme.

Daß autonome Entwicklung der Zentralzelle möglich ist, glaubt auch FAGERLIND (1946) auf Grund embryologischer Untersuchungen für *Rudbeckia laciniata* annehmen zu dürfen. Befruchtungsstadien wurden zwar beobachtet; daneben lagen aber auch Präparate vor, in welchen freie Spermakerne im Zellraum von zweizelligem Endosperm gefunden wurden. FAGERLIND hält dafür, daß in diesem Falle keine Befruchtung der Zentralzelle stattgefunden habe. BATTAGLIA (1947), der die gleiche Art einer sorgfältigen Untersuchung unterzog, konnte sich der Ansicht FAGERLINDS aber nicht anschließen. Er macht geltend, daß sich die Zentralzelle in 30% aller Fälle nicht weiter entwickelt und daß in diesen Zellen auch keine Spur eines Spermakerns beobachtet werden kann. Seiner Meinung nach sind alle Endosperme befruchtet. Eine Bestätigung der einen oder andern Ansicht durch Auszählen der Chromosome im Endosperm konnte wegen der sehr hohen Chromosomenzahl der Versuchspflanzen (2n = 76) weder von FAGERLIND noch von BATTAGLIA beigebracht werden.

Die obige Zusammenstellung von Untersuchungen über die Entwicklungserregung des Endosperms pseudogamer Pflanzen zeigt wohl deutlich genug, daß, abgesehen vielleicht von *Hypericum perforatum*, zu wenig Tatsachenmaterial vorliegt, um uns ein klares Bild von den Vorgängen bei der Samenbildung von Pseudogamen zu vermitteln. Daß Befruchtung des sek. ES-Kernes

vorkommt, ist zwar in vielen Fällen sichergestellt. Ob aber die Entwicklung der Zentralzelle auch ebensogut ohne den entwicklungserregenden Anstoß der Kernverschmelzungen vor sich gehen kann, wie für *Ranunculus auricomus, Rudbeckia laciniata,* usw., behauptet wird, kann doch nicht als bewiesen gelten. Das Fehlen von Befruchtungsstadien kann dafür, sofern nicht ein sehr großes Material untersucht worden ist, nicht als Beweis gelten. Es ist ja wohlbekannt, daß es auch bei sexuellen Pflanzen nicht immer gelingt, solche Stadien aufzufinden. Aber auch Fälle von tetraploidem Endosperm, die bisher als sicheres Zeichen für autonome Entwicklung des Endosperms galten, müssen mit Vorsicht interpretiert werden. Da nämlich die Eizelle der Pseudogamen nicht befruchtet wird und, abgesehen von *Rudbeckia laciniata* und wohl auch *Atamasco texana,* auch kein Spermakern in die Eizelle eindringt, muß damit gerechnet werden, daß nicht nur drei, sondern vier Komponenten, nämlich die beiden Sperma- und die beiden Polkerne, sich an den Kernverschmelzungen in der Zentralzelle beteiligen können. Bei der Interpretation solcher Untersuchungsergebnisse darf ferner nicht außeracht gelassen werden, daß die Embryosackentwicklung der Pseudogamen durch eine große Variabilität ausgezeichnet ist. Umgekehrt polarisierte Embryosäcke, Anomalien im Bau der Eiapparate und Antipoden und, was für unser Problem besonders wichtig ist, auch Abweichungen in der Zahl der Polkerne sind nicht selten. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß die tetraploide Chromosomenzahl von Endospermmitosen auch auf anderem Wege als nur durch Verschmelzung zweier unreduzierter Polkerne zustande kommen kann.

Unsicherheit oder Unklarheit herrscht aber auch über die Faktoren, welche anstelle der Befruchtung die Entwicklung des Endosperms in Gang setzen könnten. Wenn z. B. HAEFLIGER (1943) von autonomer Endospermentwicklung spricht, versteht er darunter nicht etwa die Fähigkeit des sek. ES-Kernes, unabhängig von äußeren Einflüssen (also z. B. der Bestäubung) in Teilung einzutreten. Nach seinen Angaben vermag sich die Zentralzelle des Embryosacks pseudogamer *Ranunculus*arten in Samenlagen kastrierter und nicht bestäubter Blüten nicht weiter zu entwickeln. Auch bei *Ranunculus* muß das Endosperm durch den Pollen zur Entwicklung angeregt werden. Die Entwicklungserregung soll aber nicht durch Befruchtung des sek. ES-Kerns,

sondern durch eine vom Pollenschlauch ausgehende Fernwirkung erfolgen, eventuell durch Vermittlung von Hormonen.

Eine ganz andere Ansicht vertritt FAGERLIND (1946) auf Grund eines eingehenden Vergleiches aller bisher bekannt gewordenen Fälle von Pseudogamie und induzierter Nuzellarembryonie. Er glaubt, «daß die parthenogenetische Embryobildung (und oft auch die Endospermbildung) bei *Ranunculus auricomus* und *Rudbeckia laciniata* in Wirklichkeit autonom ist. Der autonome Prozeß kann jedoch nicht einsetzen, weil ihm bei ausgebliebener Bestäubung eine Veränderung des vegetativen Fruchtblattgewebes vorangeht, die dieses zu einem die Vitalität der Eizelle (und die der Zentralzelle) herabsetzenden oder zerstörenden Milieu werden läßt» (FAGERLIND 1946, S. 81). Nach FAGERLIND liegt also die Bedeutung der Bestäubung bei Pseudogamen in erster Linie darin, das mütterliche Gewebe des Fruchtknotens in einen Zustand zu überführen, der allein den normalen Ablauf der an sich autonomen Embryo- und Endospermentwicklung gewährleistet.

Schließlich vertritt HÅKANSSON (1951) neuerdings die Auffassung, daß bei pseudogamen *Allium*arten auch Endospermentwicklung vorkommen könnte, die nicht nur von Befruchtung, sondern auch von Bestäubung unabhängig ist. Er fand, daß manche Samenanlagen kastrierter Blüten von *Allium nutans* 3—4 Wochen nach der Kastration Endosperm und Embryonen enthielten.

Die vorliegende Arbeit stellt einen weiteren Beitrag zum Problem der Entwicklungserregung des Samens pseudogamer Pflanzen dar. Es wird vor allem versucht, durch Auszählen der Chromosomenzahlen von Endospermmitosen kreuz- und selbstbestäubter Blüten einen Einblick in die Faktoren zu gewinnen, welche die Zentralzelle zur Entwicklung veranlassen. In einer zweiten Arbeit sollen dann die Beziehungen zwischen Embryo- und Endospermentwicklung dargelegt werden.

Diese Untersuchungen sind durch eine Zuwendung der GEORGES und ANTOINE CLARAZ-Schenkung ermöglicht worden. Der genannten Stiftung spreche ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aus. Herrn Prof. KOCH, ETH, danke ich für die Überlassung eines großen Pflanzenmaterials, Herrn Prof. WANNER für die Bereitwilligkeit, mir die Hilfsmittel und das

technische Personal des Institutes zur Verfügung zu stellen. Besonderen Dank schulde ich Herrn K. FRANK, Assistent, Herrn Dr. H. R. HUNZIKER und Frl. K. SPIELER für treue und aufopfernde Mitarbeit. Der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen bin ich für die Überlassung eines Forschungsmikroskopes zu Dank verpflichtet.

MATERIAL UND METHODE

Die vorliegenden Untersuchungen sind an 2 Individuen von *Ranunculus cassubicus L.* und an einer großen Zahl von Mikrospezies der Sammelart *R. auricomus L.* ausgeführt worden. Weitaus die meisten Versuchspflanzen sind mir in zuvorkommender Weise von Herrn Prof. W. KOCH, ETH, Zürich, zur Verfügung gestellt worden. *R. puberulus* und einige Exemplare von *R. cassubicifolius W. Koch* habe ich selbst gesammelt.

Alle Versuchspflanzen wurden in Töpfe von 12—20 cm Lichtweite eingepflanzt und im Kalthaus kultiviert. Die Kastration der Blüten erfolgte 1—3 Tage vor der Anthese. Das Alter der Knospen ließ sich aber nicht immer genau abschätzen. Nach der Kastration wurden die Blüten in Stoffsäckchen eingeschlossen und die Versuchspflanzen zudem noch durch Drahtkäfige voneinander isoliert. Die Bestäubung der Blüten geschah kurz nach der Anthese, wobei es sich aber auch hier als unmöglich erwies, die Zeit, die seit dem Öffnen verstrichen war, genau zu bestimmen. Es ist also damit zu rechnen, daß die Fruchtknoten zur Zeit der Bestäubung nicht alle gleich alt waren.

Die Präparation der Endosperme erfolgte zum größten Teil nach der in einer früheren Arbeit beschriebenen Methode (RUTISHAUSER und HUNZIKER 1951). Die Samen wurden aus den Fruchtknoten herauspräpariert, ca. 1—3 Stunden in Eisessig-Alkohol (1 : 4) fixiert und darauf über Nacht in 80% Alkohol aufbewahrt. Die Samen können aber, ohne ihre Färbbarkeit zu verlieren, bis 3 Wochen und mehr in der Fixierungsflüssigkeit verbleiben, wenn sie im Kühlschrank bei ca. —5° C aufbewahrt werden. Aus dem 80% Alkohol werden die Samen stufenweise in Wasser überführt und darauf dem für die gewöhnliche Feulgen'sche Nuklealreaktion üblichen Verfahren unterworfen. Nach Färbung mit fuchsinschwefliger Säure lassen sich die Endosperme sehr leicht aus den Samen herauslösen und

entweder über absoluten Alkohol direkt in Euparal oder Saleucal überführen oder dann zu Quetschpräparaten verarbeiten.

Die embryologischen Untersuchungen sind an Schnittpräparaten ausgeführt worden.

HERKUNFT UND CHROMOSOMENZAHL DER VERSUCHSPFLANZEN

Von den 14 untersuchten Sippen gehören 13 zu *R. auricomus L.* und eine zu *R. cassubicus L.* Nur ein Teil von ihnen ist bisher beschrieben worden (vergl. W. Koch 1933, 1939). Obwohl sie den Eindruck einer Reihe erblich fixierter Aufspaltungsprodukte von Kreuzungen zwischen Pflanzen eines «*auricomus*»-Typus und eines «*cassubicus*»-Typus erwecken, faßt sie W. Koch doch als wohl fixierte Arten auf. In Tabelle 1 sind alle diese Arten mit den ihnen von Koch gegebenen Namen aufgeführt (noch nicht publizierte Namen sind mit * bezeichnet). Beigefügt ist ferner ihr Fundort und ihre Chromosomenzahl. Um Platz zu sparen, werden in den folgenden Tabellen die abgekürzten Bezeichnungen benützt, die in der letzten Kolonne von Tabelle 1 enthalten sind.

Herkunft und Chromosomenzahl der Elternarten Tabelle 1

Art	Herkunft	2n	Autor	Bezeichnung
R. argoviensis W. Koch	Amriswil	32	!	Arg 1—3
	Kl. Laufenburg	32	!	Arg 4—7
	Bözberg	32	Häfliger	
R. cassubicifolius W. Koch	Lindenberg ?	32	!	Cfol 1
	Horbachwald, Sursee	16	!	Cfol 2, 3
	Willadingen, Bern	16	Häfliger	Cfol 4, 5
	Aesch	16	!	Cfol 11—14
R. cassubicus L.	Kowno, Aussaat	32	Häfliger !	Cass
R. distentus *	Kl. Laufenburg, Aussaat	32	!	Dist 1—3
R. fragifer *	Troinex	32	!	Frag 1—3
R. grossidens *	La Heutte	32	!	Gross 1
R. laeteviridis *	Kowno, Aussaat	32	!	Laet 1—5
R. puberulus W. Koch	Mühlental, Schaffhausen	32	Häfliger !	Pub 1—25
R. auricomus (L)em W. Koch	Rümlang, F_1 = Generation	32	Häfliger !	Aur 1—5
R. chalarocarpus *	Veltheim	32	!	Chal 1—2

Art	Herkunft	2n	Autor	Bezeichnung
R. genevensis *	Troinex	32	!	Gen 1, 2
R. gracillimus *	Forêt communale de Colmar, Aussaat	32	Häfliger !	Grac 1—8
R. megacarpus W. Koch	Rümlang, Aussaat	32	Häfliger	Meg 1
R. pseudobiformis *	Birstal bei Basel, Aussaat	32	!	Pbif 1
R. pseudocassubicus Christ	Brüglingen, Aussaat	32	Häfliger !	Pcass 1—4

* W. Koch inedit. ! eigene Untersuchungen

Die meisten Versuchspflanzen sind am Standort ausgegraben und im Versuchsgarten von Prof. Koch seit Jahren kultiviert worden. Einige Pflanzen stammen aus Aussaaten von Samenproben, die im Freien eingesammelt wurden. Die Individuen von *R. auricomus (L.) em. W. Koch.* schließlich sind Nachkommen von Tochterpflanzen, welche von Koch zum Nachweis der Pseudogamie aufgezogen wurden (W. Koch 1939).

Wie aus Tabelle 1 ersichtlich ist, stammen die Versuchspflanzen der gleichen Art in der Regel auch von demselben Fundort. Eine Ausnahme bilden nur *R. argoviensis* mit 7 Exemplaren von 2 verschiedenen Orten und *R. cassubicifolius* mit 9 Pflanzen von 4 verschiedenen Orten. Da manchmal kleine morphologische Differenzen zwischen Exemplaren verschiedener Provenienz existieren, habe ich die mit ihnen angestellten Versuche getrennt aufgeführt. Hingegen glaube ich es verantworten zu dürfen, die Versuchsresultate von Pflanzen gleicher Herkunft zusammengefaßt darzustellen. Es haben sich zwischen ihnen keine wesentlichen Differenzen ergeben.

Die Chromosomenzahl wurde meist von je einem bis fünf Exemplaren jeder Versuchsart und jeder Provenienz bestimmt. Sie beträgt bei fast allen Pflanzen 2n = 32. Einzig bei *R. cassubicifolius* fand ich bei je einem Exemplar von Horbachwald und Aesch 2n = 16 und bei einem Exemplar von Lindenberg (?) 2n = 32 Chromosomen (Abb. 1 h, i). *R. cassubicifolius* tritt also in einer diploiden und in einer tetraploiden Rasse auf. Morphologisch läßt sich die tetraploide Rasse durch die größeren Fruchtknoten und Früchte, sowie durch die größeren Spaltöffnungen deutlich von den diploiden unterscheiden. Leider ist gerade die

Provenienz der tetraploiden Rasse nicht ganz sicher, sodaß noch nicht gesagt werden kann, ob die tetraploide Rasse zusammen mit der diploiden vorkommt oder ob sie eine abweichende Verbreitung aufweist.

Länge der Stomata der Hochblattunterseite in Teilstrichen

1 Teilstrich des Mikrometerokulars = 2,6 μ Tabelle 2

Versuchspflanze	2n	Mittelwert aus 20 Messungen	Versuchspflanze	2n	Mittelwert aus 20 Messungen
Pub 2	32	14,3	Dist 1	32	13,9
Pub 3		14,3	Dist 2		14,5
Pub 5	32	14,0	Dist 3		14,8
Pub 6		15,1	Frag 1		14,2
Pub 7		15,5	Frag 2	32	13,7
Pub 8	32	14,7	Ps. cass 1	32	15,6
Pub 17		13,7	Gross 1	32	14.3
Pub 22		15,0	Cfol 1	32	13,3
Pub 24		15,7	Cfol 2	16	10,3
Arg 1	32	14,3	Cfol 3		11,3
Arg 2		16,1	Cfol 4	16	11,2
Arg 3		16,2	Cfol 5	16	11,6
Arg 4	32	16,4	Cfol 12		10,7
			Cfol 13	16	11,5

Um auch über den Polyploidiegrad von Versuchspflanzen, deren Chomosomenzahl nicht bestimmt wurde, einige Anhaltspunkte zu gewinnen, wurden eine große Zahl von Messungen der Stomatalängen der Hochblattunterseiten durchgeführt. Die Ergebnisse dieser Messungen stehen mit den gefundenen Chromosomenzahlen in guter Übereinstimmung (Tabelle 2). Die Mittelwerte der Stomatalängen variieren sowohl innerhalb verschiedener Individuen derselben Art, wie auch zwischen verschiedenen Arten. Die Mittelwerte aller tetraploiden Pflanzen sind aber eindeutig höher als jene der diploiden: sie liegen zwischen 13,3 und 16,4, jene der Diploiden zwischen 10,3 und 11,6. Messungen der Stomatalängen geben uns also gute Anhaltspunkte über den Polyploidiegrad der verschiedenen Ranun-

culussippen. Leider standen mir keine penta- und hexaploiden Sippen der Sammelart *R. auricomus* zur Verfügung, sodaß wir nicht wissen, ob auch zwischen tetra- und höher-polyploiden Arten Differenzen existieren.

FORTPFLANZUNG DER ELTERNARTEN

Rozanova (1932) und Koch (1933, 1939) haben festgestellt, daß *R. cassubicus L.* und manche Sippen von *R. auricomus L.* nach Kreuzbestäubung nur maternelle Nachkommen entwickeln, daß aber kastrierte und nicht bestäubte Blüten keine Früchte ansetzen. Sie schlossen daraus mit Recht auf apomiktische, bzw. pseudogame Fortpflanzung der untersuchten Arten. Sowohl Rozanova, wie auch Koch haben nur eine kleine Anzahl von Arten auf ihre Fortpflanzung hin untersucht. Koch macht Angaben über *R. auricomus (L.) em. W. Koch* (Rümlang), *R. puberulus W. Koch* (Mühlental, Schaffhausen), *R. megacarpus W. Koch* (Rümlang) und *R. cassubicus L.* (Kowno, Litauen). Diese vier Arten wurden kreuzbestäubt und daraus insgesamt 97 Nachkommen aufgezogen, die sich alle als vollkommen maternell erwiesen. «Eine durch Selbstbestäubung aus einigen dieser Individuen herangezogene F_2-Generation von 70 Nachkommen zeigt wiederum keinerlei Abweichungen von den ursprünglich als Mutterpflanzen verwendeten Arten» (W. Koch 1939, S. 541).

Ob auch die übrigen von Koch beschriebenen und aufgefundenen Arten pseudogam sind, ist bisher auf experimentellem Wege noch nicht festgestellt worden. Es hat sich daher als notwendig erwiesen, die Fortpflanzung einer möglichst großen Anzahl von *Auricomi* auch experimentell zu untersuchen. Die Zahl der aufgezogenen Nachkommen, welche durch Kreuzbestäubung gewonnen wurden, ist allerdings noch sehr klein. Doch hoffe ich, in einer späteren Arbeit noch über einige weitere Resultate berichten zu können. Die Ergebnisse der ersten Versuchsserie sind in Tabelle 3 zusammengefaßt worden.

Fortpflanzung einiger Kleinarten von R. auricomus L. Tabelle 3

Samen-pflanzen	Pollen-pflanzen	Zahl ausges. Samen	Keimlinge	Nachkommen	
				maternell	aberrant
Cfol 1	Pub	7	0		
Cfol 2	Pub	44	0		
Cfol 2	Arg	12	1	1	0
Cfol 12	Arg	10	0		
Dist	Pub	5	5	3	2
Frag 1	Pub	11	0		
Frag 2	Pub	27	1	0	
Frag 3	Pub	19	1	0	0
Frag 3	Arg	43	9	9	0
Laet 1	Pub	16	9	9	0
Laet 2	Pub	17	5	4	0
Laet 2	Arg	28	8	8	0
Laet 3	Pub	12	4	4	0
Pbif 1	Pub	14	4	4	0
Pub 2	Arg	6	3	3	0

Obwohl die Samen schon im Herbst 1951 ausgelegt worden waren, keimten sie doch erst im Frühjahr 1952 und auch dann nur zum kleineren Teil. Der Prozentsatz gekeimter Samen betrug im ersten Jahr durchschnittlich 18,2. Es gelang, daraus 47 blühende Pflanzen aufzuziehen und zu klassifizieren. Alle Nachkommen von *R. fragifer*, *laeteviridis*, *puberulus* und *pseudobiformis* waren maternell. Die betreffenden Sippen sind also apomiktisch. Ob ihre Apomixis total ist, oder ob doch gelegentlich Bastarde gebildet werden können, läßt sich aber wegen des geringen Umfanges der Nachkommenschaften nicht feststellen. Im Gegensatz zu den oben genannten Arten traten in der Nachkommenschaft von *R. distentus* neben maternellen Pflanzen auch deutlich abweichende Tochterpflanzen auf. Ihre Chromosomenzahl beträgt wie jene der Elternarten, *R. distentus* und *R. puberulus*, $2n = 32$. Beide abweichenden F_1-Individuen waren bedeutend schwächer entwickelt als ihre maternellen Schwesterpflanzen. Da sie zudem bisher noch keine gut ausgebildeten grundständigen Blätter entwickelt haben, läßt sich leider nicht mit Sicherheit beurteilen, ob es sich um Bastarde handelt oder

nicht. Die Frage, ob *R. distentus* partiell oder total pseudogam ist, muß deshalb noch offen bleiben. Eine Anzahl von Arten, über die hier berichtet wird, ist noch nicht auf ihre Fortpflanzungsweise untersucht worden. Diese Arten sind: *R. argoviensis, cassubicifolius* (tetraploide Rasse), *chalarocarpus, gracillimus, grossidens, genevensis* und *pseudocassubicus*. Wir werden weiter unten sehen, daß sich alle diese Arten in Bezug auf die Cytologie des Endosperms gleich verhalten wie die tetraploiden Sippen, für die Apomixis nachgewiesen wurde. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß sie ebenfalls pseudogam sind. Für einige der oben genannten Arten, nämlich *argoviensis* und *pseudocassubicus*, hat HAEFLIGER (1943) auf Grund embryologischer Untersuchungen Pseudogamie nachgewiesen.

Zu den Arten, deren Fortpflanzungsweise noch nicht experimentell überprüft werden konnte, gehört auch die diploide Rasse von *R. cassubicifolius*. Von den 66 zur Keimung ausgelegten Samen keimte nur einer. Die daraus aufgezogene Tochterpflanze stammt aus der Kreuzung *R. cassubicifolius* 2 × *argoviensis* und ist rein maternell und diploid wie die Mutterpflanze. Dieses Resultat weist auf apomiktische Fortpflanzung von *R. cassubicifolius* hin. Wie aber weiter unten dargelegt wird, sprechen die zytologischen Eigenschaften des Endosperms gegen einen solchen Schluß. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß der einzige keimfähige Same dieser Kreuzung auf einen Versuchsfehler zurückgeführt werden muß (Selbstbestäubung).

BAU DES EMBRYOSACKES

Obwohl die Embryologie verschiedener apomiktischer Auricomi von HAEFLIGER (1943) untersucht worden ist, hat es sich doch als notwendig erwiesen, einige seiner Angaben nochmals zu überprüfen und zu erweitern. Leider war es mir bis jetzt nicht möglich gewesen, Untersuchungen über den Ursprung und die Entwicklung des Embryosackes durchzuführen. HAEFLIGER gibt für alle Arten, einschließlich *R. cassubicifolius*, somatische Aposporie an, macht aber geltend, daß es unmöglich war, die ganze Entwicklung an einem einzigen Objekt zu verfolgen. Seine Darstellung beruht also auf der Analyse von Präparaten, die von 9 verschiedenen Auricomi herstammen. Danach vermag die einzige EMZ eine gestörte RT durchzuführen. Gewöhnlich wird

aber die Meiose schon vor der Anaphase, spätestens nach der Dyadenbildung gestoppt, worauf die EMZ oder ihre Tochterzellen absterben. An ihrer Stelle entwickelt sich ein unreduzierter ES aus einer Zelle der Chalaza (somatische Aposporie). Es werden keine reduzierten ES ausgebildet.

Der Bau des fertig ausgebildeten ES ist meist normal. Der Eiapparat besteht aus der Eizelle und zwei Synergiden; die beiden Polkerne der Zentralzelle verschmelzen vor oder nach der Anthese zum sek. ES-Kern und die Basis des ES wird von drei großen Antipoden eingenommen. Entwicklungsstörungen sind aber doch relativ häufig und führen entweder zur Bildung teratologischer ES oder die Samenanlagen, die solche gestörte Entwicklungsprodukte enthalten, degenerieren.

Embryologie bestäubungsreifer Blüten Tabelle 4

Versuchspflanze	Anzahl Samenanl.	Samenanl. deg.	EMZ deg.	ES in Entwicklg.		ES fertig ausgebildet						
						ES abnorm				ES normal		
				normal	abnorm	monopol.	invers.	3 Polk.	andere Abw.	2 Polk. frei	sek. ES-Kern	Endosperm
Pub unbest.	44	—	9	3[1])	2	3	—	1	2	14	10	—
Pub best. 24 h	230	40	35	10[1])	5	5	1	2	12	105		15
Arg unbest.	113	2	30	22[2])	1	4	1	—	6	47		—
Cfol unbest.	97	—	4	2	—	—	—	—	—	91		—

[1]) davon 2 achtkernige ES [2]) davon 8 achtkernige ES

Die Resultate meiner eigenen embryologischen Untersuchungen stehen nicht in allen Punkten mit HAEFLIGERS Angaben in Übereinstimmung. Untersucht wurden die Samenanlagen bestäubungsreifer Blüten von *R. puberulus, argoviensis* und *cassubicifolius* kurz vor oder nach der Bestäubung. Die Resultate dieser Untersuchungen sind in Tabelle 4 zusammengefaßt. Sie zeigen, daß bei den beiden tetraploiden Arten *R. puberulus* und *argoviensis* zur Zeit der Bestäubung nur 50%, bzw. 42% aller Samenanlagen fertig ausgebildete und normale ES enthalten (Taf. I, Fig. a), In den Nuzelli aller übrigen Samenanlagen finden wir entweder gar keine ES oder nur Entwicklungsstadien von

solchen oder dann fertig ausgebildete ES, die teratologischen Bau aufweisen. Die Entwicklungsstörungen lassen sich nicht immer genau umschreiben. Häufig sind Polarisationsstörungen. Sie führen zur Bildung von umgekehrt polarisierten oder monopolaren ES. Die letzteren sind meist dadurch ausgezeichnet, daß sowohl Ei- wie Antipodenapparat im chalazalen Teil des ES liegen. Auf Entwicklungsstörungen geringeren Ausmaßes weisen die wenigen ES hin, deren Zentralzelle dreikernig ist (Taf. I, Fig. b). Diese Anomalie tritt aber nur in 2,3% aller Samenanlagen von *R. puberulus* auf. Da die Eiapparate dieser ES ganz normal zu sein scheinen, darf wohl angenommen werden, daß sie im Gegensatz zu den übrigen gestörten ES funktionsfähig sind.

Bemerkenswert ist die relativ große Zahl von in Entwicklung begriffenen Embryosäcken. Sie machen bei *R. argoviensis* fast einen Fünftel aller Samenanlagen aus und umfassen die verschiedensten Entwicklungsstadien des weiblichen Gametophyten.

In scharfem Gegensatz zu den mitgeteilten Befunden stehen die Ergebnisse der embryologischen Untersuchungen von *R. cassubicifolius* (diploide Rasse). Fast alle Samenanlagen (95,4%) enthalten durchaus normale ES. Entwicklungsstörungen sind relativ selten und machen keine 5% aus. *R. cassubicifolius* unterscheidet sich also nicht nur durch das Pollenbild (fast 100% aller Pollenkörner sind morphologisch normal) von den apomiktischen tetraploiden Arten, auch die ES-Entwicklung läuft augenscheinlich viel regelmäßiger ab. Auch in Bezug auf diese Eigenschaft stimmt *R. cassubicifolius* mehr mit sexuellen als mit apomiktischen Pflanzen überein. Von einiger Bedeutung für unser Problem ist der Befund, daß alle ES von *R. cassubicifolius* achtkernig sind. Die Zentralzelle weist 2 Polkerne auf, die relativ früh zum sek. ES-Kern verschmelzen.

CYTOLOGIE DES ENDOSPERMS

a) Diploide Arten

Die Chromosomenzahl von Endospermen selbstbestäubter Blüten betrug bei den diploiden Versuchspflanzen von *R. cassubicifolius* stets 24, in einem Fall 48 (Tabelle 5, Tafel III, Fig. h, i, Abb. 1 b). Da der sek. Embryosackkern von *R. cassubicifolius* aus 2 Polkernen zusammengesetzt ist, läßt sich die

Entstehung der triploiden Endosperme nur so interpretieren, daß 2 haploide Polkerne, bzw. ein diploider sek. ES-Kern und ein haploider Spermakern zum Endospermkern verschmolzen sind (8 + 8 + 8 = 24). Diese Auffassung wird bestätigt durch die Resultate der Kreuzungsversuche. Die Endosperme der Kreuzungen *R. cassubicifolius* (2n = 16) × *puberulus* (2n = 32) und *R. cassubicifolius* (2n = 16) × *argoviensis* (2n = 32) haben durchwegs die Chromosomenzahl 32 (Tafel III, Fig. g). Gerade diese Zahl aber ist bei Befruchtung eines diploiden sek. ES-Kernes mit einem haploiden Spermakern einer tetraploiden Pflanze zu erwarten (8 + 8 + 16 = 32).

Cytologie des Endosperms diploider Auricomi Tabelle 5

Samenpflanze	Herkunft	Pollenpflanze	Chromosomenzahlen der Endosperme			
			24	32	40	48
R. cassubicifolius 2, 3	Horbachwald	Cfol 2, 3	4	—	—	—
		Pub (2n=32)	—	2	—	—
		Arg (2n=32)	—	1	—	—
R. cassubicifolius 11-14	Aesch	Cfol 11—14	7	—	—	1
		Pub (2n=32)	—	5	—	—
		Arg (2n=32)	—	2	—	—

Schwieriger ist es, die Chromosomenzahl 48, die nur einmal auftrat, zu verstehen. Es ist denkbar, daß die Versuchspflanze, von der das Endosperm abstammt, einen unreduzierten ES entwickelt hat, dessen Polkerne von zwei Spermakernen befruchtet wurden (16 + 16 + 8 + 8 = 48). Näher liegt aber die Vermutung, die hexaploide Chromosomenzahl sei durch Verdoppelung der triploiden Zahl zustandegekommen. Wir werden weiter unten sehen, daß nachträgliche Verdoppelung der Chromosomenzahlen im Endosperm vorkommen können.

Die triploide Chromosomenzahl der Endosperme von *R. cassubicifolius* weist eindeutig darauf hin, daß diese Versuchsart ausschließlich oder doch vorwiegend reduzierte ES ausbildet. Eine andere Erklärung des cytologischen Befundes ist im Hinblick auf die Tatsache, daß der sek. ES-Kern aus zwei Polkernen aufgebaut ist, wohl kaum möglich. Damit ist nun aber auch die

Angabe HAEFLIGERS (1943), wonach *R. cassubicifolius* pseudogam sein soll, in Frage gestellt. Obligate Pseudogamie ist, soviel wir bis heute wissen, immer mit Apomeiose verknüpft. Haploide Pseudogamie kommt nur als Ausnahmefall vor.

Unsere Ansicht, daß *R. cassubicifolius* sexuell sei, wird ferner gestützt durch die Versuchsergebnisse LANDOLTS (unpubliziert) an sexuellen Sippen von *R. montanus*. Auch die diploiden Rassen dieser Art erzeugen nach Selbstbestäubung triploides, nach Keuzung mit tetraploiden Arten dagegen tetraploides Endosperm. Mitosen mit der doppelten Chromosomenzahl kommen wie bei *R. cassubicifolius* vor, sind aber stets mit Mitosen des niedrigeren Polyploidiegrades vermischt.

b) Tetraploide Arten

Der zum Teil sehr hohe Polyploidiegrad im Endosperm tetraploider Arten — die Chromosomenzahlen schwanken zwischen 32 und 192 — bringt es mit sich, daß nicht alle Zahlen mit absoluter Genauigkeit bestimmt werden konnten. Obwohl die Präparate in der Regel klar waren, gab es doch hin und wieder unübersichtliche Stellen, die kleine Fehler verursachen konnten. Wir haben bei Zahlen von 80 an aufwärts auch Mittelwerte solcher Zählungen berücksichtigt, die um 2 Einheiten voneinander abwichen und sie in Tabelle 6 der 16-Zahl zugeordnet, die ihnen am nächsten lag. Neben solchen, durch Zählfehler bedingten Abweichungen von Vielfachen der Zahl 16 (Haploidzahl der tetraploiden Arten), kamen aber auch sicher feststellbare Abweichungen vor, z. B. 81 statt 80, 98 statt 96, usw. Auch diese Zahlen wurden in den Tabellen 6 und 7 der nächstliegenden Vielfachen von 16 zugeteilt. Auf ihre Entstehungsweise werden wir weiter unten eingehen.

aa) Endosperme selbstbestäubter Blüten

Wie aus Tabelle 6 hervorgeht, variieren die Chromosomenzahlen von Endospermen selbstbestäubter Blüten zwischen 32 und 128 (Tafel II und III). Einzelne Endosperme wiesen noch höhere Zahlen auf, z. B. 160 und 192. Da die letztgenannten Zahlen in keinem Falle mit Sicherheit ausgezählt werden konnten und da sie zudem meist zusammen mit niedrigeren vorkommen, sind sie in Tabelle 6 nicht aufgeführt. Die gefundenen Zahlen

treten mit verschiedener Frequenz auf. Am häufigsten sind hexaploide Endosperme mit 96 Chromosomen (16 wird hier als Grundzahl betrachtet). Sie erscheinen in 68,8% aller untersuchten Samen. Darauf folgen mit 24,4% pentaploide Endosperme. Alle übrigen Zahlen sind viel seltener. Zusammen machen sie nur 8,8% aller Endosperme aus.

Die Zahl der untersuchten Endosperme ist leider für die meisten Versuchsarten nur sehr gering. Ein Vergleich über die Verteilung der Chromosomenzahl läßt sich daher nur für wenige Arten, nämlich *R. argoviensis, cassubicifolius 1, distentus, grossidens* und *puberulus* ziehen. Zwei Verhaltensweisen heben sich mehr oder weniger deutlich ab: bei den einen Arten überwiegen die hexaploiden Endosperme, bei den anderen die pentaploiden. Zu der ersten Gruppe gehören *R. argoviensis* und *grossidens*, zur zweiten *R. cassubicifolius 1, distentus* und *puberulus*. Von den übrigen Arten liegen zu wenig Zählungen vor, als daß eine Einordnung in eine der beiden Gruppen möglich wäre. Aus Tabelle 7 ist aber ersichtlich, daß vermutlich auch *R. cassubicus, fragifer* und *laeteviridis* zur zweiten Gruppe gehören. *R. fragifer* entwickelte in allen Versuchen überhaupt keine anderen als hexaploide Endosperme.

Allen tetraploiden Sippen ist gemeinsam, daß sie vorwiegend pentaploides oder hexaploides Endosperm ausbilden. Die triploide Zahl, die allein auf sexuelle Fortpflanzung, bzw. Ausbildung von haploiden ES hinweisen könnte, tritt im Endosperm tetraploider Auricomi nur sehr selten auf. Es darf daher wohl angenommen werden, daß sich alle tetraploiden Auricomi in Bezug auf die Fortpflanzung und Entwicklung des ES gleich verhalten. Sie sind vermutlich alle pseudogam.

Wie oben schon ausgeführt, sind nicht alle gefundenen Zahlen Vielfache von 16. Gelegentlich können auch Abweichungen hievon auftreten. So gelang es uns, in einem Endosperm von *R. puberulus* die Chromosomenzahl 102 nachzuweisen. Diese Zahl konnte in 3 Metaphaseplatten ausgezählt werden (Tafel II, Fig. c und e, Abb. 2g) und dürfte somit gesichert sein. Metaphasen mit 81 Chromosomen traten bei *R. cassubicus* und *R. puperulus* auf, allerdings nicht in selbstbestäubten Endospermen (Abb. 1d). Eine weitere starke Abweichung wurde schließlich bei *R. distentus* gefunden, nämlich 52 statt 48 (Taf. III, Fig. c).

Abb. 1 a - g Metaphasen von Endospermmitosen: a *R. genevensis* 6n = 96; b *R. cassubicifolius* 3n = 24; c *R. cassubicius* 8n = 128; d *R. puberulus* 5n = 81; e, f *R. puberulus* 4n = 64 und 6n = 96; g *R. puberulus* ± 6n = 102. h, i Mitosen von Wurzelspitzen: h *R. cassubicifolius* 4n = 32; i *dito* 2n = 16. (Vergr. 1 : 1200)

Chromosomenzahlen selbstbestäubter Endosperme von tetraploiden Arten

Tabelle 6

Samenpflanze	Chromosomenzahlen der Endosperme							
	32	48	64	80	96	112	128	Total
R. argoviensis 1—3	—	2	—	7	3	—	—	12
R. argoviensis 4—7	—	—	1	2	2	—	—	5
R. cassubicus	—	—	—	3	5	—	—	8
R. cassubicifol. 1	—	—	—	4	11	—	—	15
R. fragifer	—	—	—	—	7	—	—	7
R. distentus	—	3	1	2	11	—	1	18
R. grossidens	—	2	—	10	3	—	1	16
R. laeteviridis	—	—	—	2	1	1	—	4
R. puberulus	2	—	—	3	52	—	—	57
R. auricomus s. str.	—	—	—	—	6	—	—	6
R. chalarocarpus	—	—	—	1	1	—	—	2
R. genevensis	—	—	—	—	2	—	—	2
R. gracillimus	—	—	—	2	6	—	—	8
R. megacarpus	—	—	—	—	1	—	—	1
R. pseudobiformis	—	—	—	—	2	—	—	2
R. pseudocassubicus	—	—	1	2	4	—	—	7
Total	2	7	3	38	117	1	2	170

In der Regel wiesen alle Metaphaseplatten desselben Endospermes die gleiche Chromosomenzahl auf. Ausnahmen kommen aber vor. So zählte ich in einem Endosperm von *R. puberulus* mehrere Platten mit 96 Chromosomen aus. Daneben kamen aber auch zwei Metaphasen mit 64 Chromosomen vor (Abb. 1 e, f). Ein weiteres Endosperm von *R. puberulus* wies Metaphaseplatten mit 96 und 192 Chromosomen auf. Wahrscheinlich ist diese Ausnahme durch Verdoppelung der Chromosomenzahl 96 zustandegekommen. Dieselbe Beobachtung konnte bei anderen Arten noch mehrfach gemacht werden, besonders bei *R. grossidens* und *R. distentus*, wo mehrfach Metaphaseplatten mit 80 und 160 Chromosomen gefunden wurden.

bb) Endosperme kreuzbestäubter Blüten

In zwei aufeinanderfolgenden Jahren wurde eine große Zahl von Blüten kreuzbestäubt und die Endosperme nach der angegebenen Methode auf ihre Chromosomenzahl hin untersucht. Es ging mir dabei vor allem darum, festzustellen, ob die Tendenz hexaploide Endosperme auszubilden durch Bestäubung mit Pollen von Pflanzen mit Tendenz zur Ausbildung pentaploiden Endosperms beeinflußt werden könne. Schließlich wurde auch eine Anzahl von Endospermen cytologisch untersucht, die durch Kreuzbestäubung zwischen tetraploiden und diploiden Arten gewonnen wurden. Die Ergebnisse sind in Tabelle 7 zusammengestellt.

Chromosomenzahlen von Endospermen kreuzbestäubter Blüten Tabelle 7

Samenpflanze	Pollenpflanze	Chromosomenzahlen der Endosperme									Total
		32	40	48	64	72	80	96	112	128	
1. 4n × 4n											
Argoviensis	Cassubicifol.1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	2
Cassubicus	Argoviensis	—	—	—	—	—	1	5	—	—	6
—	Puberulus	—	—	—	—	—	—	4	—	1	5
Distentus	Argoviensis	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1
—	Puberulus	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1
Fragifer	Argoviensis	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1
—	Puberulus	—	—	—	—	—	—	18	—	—	18
Laeteviridis	Argoviensis	—	—	—	—	—	—	3	—	—	3
—	Puberulus	—	—	—	—	—	—	13	—	—	13
Puberulus	Argoviensis	—	—	—	—	—	—	6	—	—	6
—	Grossidens	—	—	—	—	—	1	8	—	—	9
—	Cassubicifol.1	—	—	—	—	—	1	9	—	—	10
	Total	—	—	—	—	—	7	67	—	1	75
2. 4n × 2n											
Argoviensis	Cassubicifol. (2n = 16)	—	2	—	—	1	10	—	—	—	13
Puberulus	Cassubicifol. (2n = 16)	—	—	1	—	—	17	—	—	—	18
	Total	—	2	1	—	1	27	—	—	—	31

Tabelle 7 zeigt, daß die Chromosomenzahlen der Endosperme aus Kreuzungen zwischen tetraploiden Zahlen die gleichen Maxima aufweisen wie jene der selbstbestäubten. Besonders deutlich läßt sich das aus den Resultaten ablesen, die mit *R. puberulus* als Samenpflanze gewonnen wurden: die überwiegende Mehrzahl aller Endosperme sind hexaploid. Auch die Endosperme der Kreuzungen *puberulus* × *argoviensis* und *puberulus* × *grossidens* machen hievon keine Ausnahme. Dieser Befund ist deshalb bemerkenswert, weil *R. argoviensis* und *grossidens* nach Selbstbestäubung vorwiegend pentaploide Endosperme ausbilden. In diesen Versuchen entschied also die Samenpflanze darüber, ob penta- oder hexaploides Endosperm ausgebildet wird.

Die Arten mit pentaploidem Endosperm scheinen sich ähnlich zu verhalten. Sowohl *R. argoviensis* wie *grossidens* entwickeln nach Kreuzbestäubung vorwiegend pentaploide Endosperme. Die Zahl der untersuchten Endosperme ist aber für diese Kategorie von Versuchen nur sehr klein, die Aussage deshalb nicht gesichert.

Auffällig ist, daß kreuzbestäubte Endosperme weniger variieren als selbstbestäubte. Von 75 Endospermen der Kreuzungskombination 4n × 4n war nur eines nicht penta- oder hexaploid. Das sind 1,3% gegenüber 8,8% bei selbstbestäubten Blüten. Bemerkenswert ist vor allem, daß weder diploide noch tetraploide Endosperme auftraten, daß also gerade jene Gruppe von Endospermen fehlte, die am ehesten auf autonome Entwicklung der Zentralzelle hinweisen.

Während in den Kreuzungen 4n × 4n die hexaploiden Endosperme am häufigsten sind, überwiegen in den Kreuzungskombinationen des Typus 4n × 2n die pentaploiden Endosperme bei weitem. Obwohl sich *R. argoviensis* und *puberulus* in Bezug auf die Lage des Maximums in den Selbstungen und 4n × 4n - Kreuzungen unterscheiden, verhalten sie sich doch gleich, wenn die Blüten mit Pollen diploider Arten bestäubt worden sind. Beide Versuchsarten weisen ein deutliches Maximum bei 5n = 80 auf. In geringerer Zahl werden daneben Endosperme mit 40, 48 und 72 Chromosomen ausgebildet.

ABNORME MITOSEN UND RIESENKERNE

Die Teilungen der Endospermkerne laufen bei den apomiktischen Auricomi meist in normaler Weise ab. Solange die Endosperme noch aus wenigen Kernen bestehen, sind sie streng synchronisiert. Später erscheinen sie in Form von Teilungswellen (Tafel IV, Fig. c), die, an einem der beiden Pole beginnend, über das ganze Endosperm hinwegziehen. Nach der Anlage der Zellwände wird diese Gesetzmäßigkeit gestört. Die Mitosen sind dann einzeln oder in Gruppen über das Endosperm zerstreut.

Häufiger als in anderen Geweben, das Tapetum vielleicht ausgenommen, treten aber in den Endospermen der Auricomi auch abweichende Mitosen auf. Sie lassen sich nach ihrem Verlauf und auch nach der Form der Chromosomen in zwei Gruppen ordnen. Die erste Gruppe von Abweichungen ist dadurch charakterisiert, daß sich im Anaphasestadium ähnliche Störungen einstellen oder sichtbar machen, wie sie auch nach Behandlung mit mutagenen Stoffen oder Röntgenstrahlen auftreten (Tafel V, Fig. b, Taf. IV, Fig. d und Taf. I, Fig. c—e, zeigen solche abnorme Mitosen). Nicht selten können Chromosomen- oder Chromatidfragmente beobachtet werden (Tafel I, Fig. e), die unbeweglich in der Äquatorialebene liegen bleiben und nicht in die Tochterkerne einbezogen werden, sondern meist Kleinkerne ausbilden.

Weitaus am häufigsten unter diesen Anomalien sind die Abweichungen, die zur Bildung von Brücken führen. Meistens beteiligen sich daran mehrere Chromosomen und bilden entweder nur einen breiten oder mehrere schmale Stränge. Viele Brücken, besonders die breiten, bleiben sehr lange erhalten oder reißen überhaupt nicht auseinander. Wahrscheinlich in Zusammenhang mit diesen Erscheinungen stehen Prophasestadien von Kernen, die deutlich Hantelform aufweisen (Tafel I, Fig. c). Auch bei diesen Kernen können die Verbindungsstücke schmal oder breit, einfach oder aus mehreren Stücken zusammengesetzt sein. Es läßt sich oft deutlich erkennen, daß die breiten Verbindungsstücke aus mehreren, die schmalen dagegen nur aus einem Chromosom bestehen. Es ist daher wohl nicht abwegig anzunehmen, daß die hantelförmigen Kerne aus Mitosen entstanden sind, deren Brücken während des vorausgegangenen Anaphasestadiums nicht aufgelöst wurden. Ähnliche Beobachtungen hat schon COOPER *(1933)* an Zellkernen des Antherenta-

petums von *Lilium canadense* und *Podophyllum peltatum* gemacht, und über analoge Erscheinungen im Endosperm von *Hordeum jubatum* × *Secale cereale* berichten COOPER und BRINK (1944). DARLINGTON und UPCOTT (1941) betrachteten die Befunde COOPERS als Beispiele für spontane Chromosomenbrüche.

Die zweite Gruppe von Mitosestörungen ist vor allem durch die beträchtliche Verkürzung der Chromosomen gekennzeichnet. Auch diese Mitosen können gehäuft im Endosperm auftreten. Sie heben sich gewöhnlich, ähnlich wie die vorher besprochenen, durch dunklere Färbung von normalen Mitosen ab. Die kurzen Chromosomen, welche meist einen deutlichen Längsspalt aufweisen, sind dicht gehäuft. Ihre Zahl ließ sich deshalb in den meisten Fällen nicht bestimmen, liegt aber in manchen Endospermen schätzungsweise zwischen einigen 100 bis über 1000. Ein Teil eines solchen Chromosomenhaufens ist in Tafel V, Fig. a dargestellt. Bemerkenswert ist, daß wir bis heute noch keine Anaphasestadien gefunden haben, die auf eine Wanderung der Chromatiden nach zwei Polen hingewiesen hätten. Es sieht also so aus, als ob überhaupt keine Verteilung der Chromosomen auf zwei Tochterkerne stattfinden würde.

Dieselben Beobachtungen hat MECHELKE (1952) an Zellkernen des Tapetums von *Anthirrhinum majus* gemacht. Auch dort erscheinen die Chromosomen schon in der Prophase in stark verkürzter Form, ähnlich wie bei C-Mitosen. Sie trennen sich in diesem verkürzten Zustand, ohne daß darauf eine Verteilung auf zwei Tochterkerne stattfinden würde. MECHELKE bezeichnet diesen Typus abweichender Mitosen als Kontraktionsmitosen.

Verkürzte Chromosomen treten gelegentlich auch in Endospermen auf, die keine großen Chromosomenhaufen enthalten. Eine derartige Mitose ist in Tafel II, Fig. f dargestellt. Sie stammt von *R. argoviensis* und zählt 64 Chromosomen. Da auch in Endospermen mit Kontraktionsmitosen Teilungsstadien auftreten, die zwar durch eine normale Chromosomenzahl, aber auch durch Verkürzung der Chromosomen auffallen, liegt der Gedanke nahe, in diesen leichten Abweichungen von der Norm erste Anzeichen für diesen Mitosetyp zu sehen. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß auch die Chromosomenzahlen der mehr oder weniger normalen Endosperme gelegentlich auf dem Wege über die Kontraktionsmitosen erhöht werden können. Einen Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht erblicken wir in dem

Befund, daß manchmal im selben Endosperm Mitosen mit 96 und 192 oder 80 und 160 Chromosomen gefunden wurden. Auch das Endosperm von *R. distentus*, von welchem ein Teil eines Chromosomenhaufens in Tafel V, Fig. a abgebildet ist, weist daneben noch hexaploide Mitosen auf. Nun ist allerdings anzunehmen, daß nur relativ selten alle Kerne eines Endosperms Verdoppelungen der Chromosomenzahl erfahren werden. Wie LANDOLT (unpubliziert) nachweisen konnte, sind die Mitosen mit verdoppelten Chromosomenzahlen bei *R. montanus* stets mit solchen des niedrigeren Polyploidiegrades vermischt. Wahrscheinlich entstehen auf dem Wege über die Kontraktionsmitosen meist nur Mischendosperme mit hoch- und niedrig-polyploiden Teilstücken.

Eine auffällige Konsequenz der oben besprochenen abnormalen Mitosen besteht in der Bildung von hochpolyploiden Riesenkernen. Die Ruhekerne der Endosperme aller untersuchten Auricomi haben meist länglich ovale Form und sind regelmäßig in der Außenwand des Endospermes verteilt. Gelegentlich treten aber auch Größenunterschiede zwischen den Kernen auf, die manchmal beträchtliche Ausmaße annehmen können. Während die Längsachse der normalen Kerne etwa 10—12 μ beträgt, konnte bei den Riesenkernen (Tafel V, Fig. c und d) bis 170 μ gemessen werden. Die Riesenkerne sind häufig hantelförmig oder gelappt und ihre pseudopodiumähnlichen Auswüchse oft durch Chromatinbrücken untereinander verbunden (Tafel V, Fig. c). Ihre Färbung ist nach Feulgenbehandlung intensiver als jene der normalen Kerne, was auf einen höheren Gehalt an Nukleinsäuren hindeutet.

Die Verteilung der Riesenkerne wechselt von Same zu Samen. Manchmal sind sie über das Endosperm verstreut, meistens aber treten sie gehäuft an irgendeiner Stelle des Nährgewebes auf. Bevorzugte Orte für ihre Entstehung sind das Antipodialende und die Mikropylargegend (Tafel V, Fig. d). Dieser Umstand, der mit meinen Befunden über die Verteilung der abnormen Mitosen übereinstimmt, ferner die Tatsache, daß die einzelnen Lappen vieler Riesenkerne durch einen schmalen Isthmus oder durch mehrere getrennte Chromatinfäden untereinander verbunden sind, lassen es als wahrscheinlich erscheinen, daß sie als Endprodukte der oben beschriebenen abweichenden Mitosen aufzufassen sind.

BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE

1. Die Entstehung der Chromosomenzahlen im Endosperm apomiktischer Ranunculaceen

Das Endosperm tetraploider und pseudogamer *Ranunculus*-arten sollte, wenn Befruchtung der Zentralzelle stattfindet, pentaploid sein; bei autonomer Entwicklung der Zentralzelle dagegen tetraploid. Wie ich nun aber zeigen konnte, variieren die Chromosomenzahlen der Endosperme fast aller tetraploiden Arten beträchtlich. Es treten alle 16-Zahlen zwischen 32 und 128 auf. Bezeichnen wird 16 als Haploidzahl der tetraploiden Auricomi, so sind also die untersuchten Endosperme di-, tri-, tetra-, penta-, hexa-, hepta- und octoploid. Noch höhere Polyploidiegrade kommen zusammen mit niedrigeren vor und stellen dann stets das Doppelte der kleineren Zahl dar.

Diese große und unerwartete Variabilität im chromosomalen Aufbau der Endosperme apomiktischer Auricomi läßt sich nur unter der Annahme verstehen, daß die Zahl der Kerne, die zum Endospermkern verschmelzen, veränderlich ist und daß auch noch nach der Bildung der Endospermzelle Änderungen der Chromosomenzahlen möglich sind. Meiner Ansicht nach sind dafür drei Faktoren verantwortlich, nämlich 1. die Zahl und der Verschmelzungsgrad der Polkerne, 2. die Zahl der Spermakerne, welche mit dem sek. Embryosackkern verschmelzen und 3. die Anomalien der Kernteilungen im auswachsenden Endosperm.

Wie oben (S. 14) schon dargelegt wurde, ist die Zentralzelle der apomiktischen Auricomi zur Zeit der Anthese meist zweikernig; die beiden unreduzierten Polkerne liegen dicht nebeneinander in einer zentralen Ansammlung von Cytoplasma und verschmelzen oft schon vor der Bestäubung. Dieser Entwicklungszustand wird aber nicht von allen weiblichen Gametophyten rechtzeitig erreicht. In wechselnden Prozentsätzen können bei unseren Versuchspflanzen zur Zeit der Anthese, ja oft sogar noch Wochen später, Samenanlagen beobachtet werden, die erst 8-kernige ES enthalten. Die Zentralzelle solcher verspäteter ES ist zwar ebenfalls zweikernig, da aber ihre Polkerne noch frei im Zytoplasma liegen, müssen sie im Zeitpunkt der Bestäubung als diploide Zellen betrachtet werden. Es ist klar, daß durch dieses verschiedene Verhalten der Polkerne die Chromosomen-

zahl des Endosperms wesentlich beeinflußt werden kann. Einfache Befruchtung eines sek. Embryosackkerns, der aus zwei Polkernen aufgebaut ist, wird zur Bildung eines pentaploiden Endospermes führen, einfache Befruchtung eines einzelnen Polkernes dagegen muß triploides Endosperm zur Folge haben.

Eine weitere Anomalie der Zentralzelle des befruchtungsreifen ES besteht darin, daß drei statt nur zwei Polkerne gebildet werden. Diese Abweichung vom normalen Verhalten ist relativ selten; sie wurde bei *R. puberulus* in nur 2,3% aller ES gefunden.

Als zweite Variable kommt die Zahl der Spermakerne in Betracht, welche die Zentralzelle befruchten. In der Regel wird zwar angenommen, daß der sek. Embryosackkern nur mit einem Spermakern verschmilzt. Das mag für sexuelle Pflanzen, für die doppelte Befruchtung nachgewiesen ist, richtig sein. Wie aber schon in der Einleitung auseinandergesetzt worden ist und wie auch schon für Apomikten mehrfach nachgewiesen wurde, dringen in die Zentralzelle apomiktischer Pflanzen zwei Spermakerne ein. Es muß daher damit gerechnet werden, daß am Aufbau des Endospermkernes nicht nur drei, sondern vier Komponenten, nämlich die beiden Polkerne und die beiden Spermakerne beteiligt sein können.

Als dritter bestimmender Faktor für den Polyploidiegrad des Endosperms kommen nach den vorliegenden Versuchsergebnissen ferner auch die gestörten Mitosen in Betracht. Es ist möglich, wenn auch wahrscheinlich nur relativ selten realisiert, daß durch die eine oder andere Form dieser Mitosen Verdoppelungen der Chromosomenzahlen aller Kerne zustandekommen können. Vorstadien dafür bilden die Endosperme, in welchen gleichzeitig Mitosen mit 96 und 192, bzw. 80 und 160 Chromosomen gefunden wurden.

Nach Haefliger (1943) sind die Pollenkörner aller apomiktischen Auricomi reduziert. Zum gleichen Schluß führen auch die Kreuzungsversuche, die mit sexuellen, diploiden und apomiktischen tetraploiden Auricomi durchgeführt worden sind. Alle hybriden Endosperme dieser Kreuzung wiesen die Chromosomenzahl 32 auf, sind also aus der Befruchtung eines sekundären Embryosackkerns der diploiden Samenpflanze mit einem haploiden Spermakern der tetraploiden Pollenpflanze hervorgegangen ($8 + 8 + 16 = 32$). Es ist also mindestens für die beiden Pollenpflanzen *R. puberulus* und *R. argoviensis* nachgewiesen, daß

ihre Pollenkörner reduziert sind*. Unter Berücksichtigung dieser Tatsache müssen auf Grund der oben entwickelten Ansicht über die Zahl der Kerne, die in der Zentralzelle miteinander verschmelzen können, in den Endospermen tetraploider, apomiktischer Auricomi folgende Chromosomenzahlen erwartet werden:

Entstehung der Chromosomenzahlen im Endosperm tetraploider Auricomi

Tabelle 8

Zahl und Verschmelzungsgrad der Polkerne	Zahl der Spermakerne		
	0	1	2
2 getrennte Polkerne	32 + 32	48 + 32	48 + 48 oder 64 + 32
2 verschmolzene Polkerne	64	80	96
3 verschmolzene Polkerne	96	112	128

Von den in Tabelle 8 eingetragenen Zahlen lassen sich nur zwei, nämlich 80 und 112 eindeutig erklären. Sie müssen durch die Befruchtung von 2 bzw. 3 unreduzierten Polkernen mit je einem reduzierten Spermakern entstanden sein. Alle übrigen Zahlen erscheinen in 2 oder sogar 3 Feldern oder können durch Verdoppelung aus einfacheren hervorgegangen sein. Es ist daher notwendig, jede der angegebenen Möglichkeiten auf ihren Wahrscheinlichkeitsgrad hin zu überprüfen.

Die diploide Zahl 32 kann, vorausgesetzt, daß nur unreduzierte ES ausgebildet werden, nur in solchen ES vorkommen, deren Polkerne nicht verschmelzen und die nicht befruchtet worden sind. Diploides Endosperm kann also auf autonome Entwicklung der Zentralzelle hinweisen. Daneben ist aber auch noch eine andere Entstehungsweise denkbar. Diploide Mitosen können auch in solchen Endospermen auftreten, bei welchen ein Polkern einfach oder doppelt befruchtet worden ist, während der andere nicht mit einem Spermakern zusammenkam. In einem solchen Falle müßten im selben Endosperm diploide und triploide oder diploide und tetraploide Mitosen vorkommen (Tab. 8). Das

* Die Annahme HAIRS (1951), daß bei *Agropyron scabrum* hexaploide Endosperme durch Verschmelzung unreduzierter Pol- und Spermakerne entstehen, trifft daher für *R. auricomus* nicht zu.

trifft aber mindestens für eines der beiden aufgefundenen diploiden Endosperme nicht zu. Alle auszählbaren Mitosen eines großen Teilungsfeldes waren diploid. Im zweiten diploiden Endosperm wurden nur wenige Mitosen aufgefunden. Mindestens eines der beiden Endosperme ist also wahrscheinlich aus einer nicht befruchteten Zentralzelle hervorgegangen, deren Polkerne nicht miteinander verschmolzen sind.

Auch die Zahl 48 läßt sich, vorausgesetzt daß keine reduzierten ES gebildet werden, relativ leicht ableiten. Triploide Endosperme können nur von Zentralzellen mit unverschmolzenen Polkernen abstammen. Wird nur ein Polkern befruchtet, so entsteht ein Mischendosperm mit 48 und 32 Chromosomen; werden beide befruchtet, so muß ein rein triploides Endosperm entstehen. Alle aufgefundenen Endosperme dieser Kategorie wiesen nur triploide Metaphasen auf, die zudem z. T. über das ganze Gewebe verstreut waren. Endosperme mit 48 und 32 Chromosomen wurden nicht aufgefunden. Dagegen entdeckte ich, wie schon oben erwähnt, einmal ein Endosperm, in welchem sowohl Mitosen mit 96, wie auch solche mit 64 Chromosomen ausgezählt werden konnten. Dieser Befund ließe sich am einfachsten so erklären, daß ursprünglich triploide und diploide Kerne vorhanden waren, die dann nachträglich durch Verdoppelung der Chromosomenzahl auf die tetraploide, bzw. hexaploide Stufe gebracht worden sind. Da ferner bedeutend mehr hexaploide Metaphasen vorhanden waren als tetraploide, müßte dann allerdings noch angenommen werden, daß die ersteren sich schneller teilen als die letzteren, woraus dann eine allmähliche Ausmerzung der tetraploiden Kerne resultieren könnte.

Die tetraploide Chromosomenzahl der Endosperme pseudogamer Pflanzen wurde bisher von den meisten Autoren als untrügliches Zeichen für autonome Entwicklung der Zentralzelle aufgefaßt. Der Befund, daß auch doppelte Befruchtung der Zentralzelle vorkommen kann, läßt indessen auch eine andere Erklärungsweise zu. Bleiben nämlich die beiden Polkerne einer Zentralzelle frei und wird der eine von zwei reduzierten Spermakernen befruchtet, dann entsteht ebenfalls die Chromosomenzahl 64. Daneben sollten dann allerdings auch Kerne mit 32 Chromosomen auftreten. Die in meinen Versuchen aufgefundenen tetraploiden Endosperme weisen nur Metaphasen mit der Chromosomenzahl 64 auf. Mischendosperme wurden noch

nicht entdeckt. Dennoch ist aber noch nicht sicher bewiesen, daß tatsächlich unbefruchtetes Endosperm entwickelt worden ist. Wie schon oben ausgeführt wurde, ist nicht ausgeschlossen, daß die diploiden Endospermkerne ausgeschaltet worden sind. Ferner könnten sie unter Umständen auch deshalb der Beobachtung entgehen, weil sie nicht gleichzeitig mit den tetraploiden Kernen in die Teilung eintreten.

Für die Entstehung der hexaploiden Chromosomenzahl 6n = 96, die in 74,5% aller untersuchten Endosperme gefunden wurde, lassen sich drei Möglichkeiten angeben: doppelte Befruchtung eines sek. ES-Kernes, autonome Entwicklung einer Zentralzelle mit 3 verschmolzenen Polkernen und Verdoppelung der Chromosomenzahl 48. Voraussetzung für die letztgenannte Entstehungsweise ist einfache Befruchtung eines freien unreduzierten Polkernes. Welche der drei Möglichkeiten realisiert ist, läßt sich natürlich auch in diesem Falle aus den Resultaten der zytologischen Untersuchung allein nicht ablesen. Dagegen ist es gerade bei den hexaploiden Endospermen leicht möglich, eine Entscheidung auf Grund der embryologischen Versuchsergebnisse zu fällen. Jede der drei diskutierten Möglichkeiten setzt nämlich einen bestimmten Zustand der Zentralzelle voraus. Die erste, doppelte Befruchtung des sek. ES-Kernes, verlangt die Existenz einer zweikernigen Zentralzelle, deren Polkerne miteinander verschmelzen; drei verschmelzende Polkerne sind notwendig für die autonome Entwicklung eines hexaploiden Endosperms, und die Bildung eines hexaploiden Endosperms auf dem Umweg über die triploide Stufe schließlich setzt eine Zentralzelle voraus, deren beide Polkerne nicht verschmolzen sind. In der folgenden Zusammenstellung sind die relativen Häufigkeiten dieser drei Zustände der Zentralzelle für *R. puberulus* zusammengestellt:

Bau der Zentralzelle:	*Frequenz:*
2 getrennte Polkerne (bzw. nicht fertigentwickelte 8-kernige ES)	1,7%
2 verschmolzene Polkerne	96 %
3 verschmolzene Polkerne	2,3%

Wie man sieht, machen die beiden abweichenden Entwicklungstypen der Zentralzelle zusammen nur 4% aus. Maximal 4% aller hexaploiden Endosperme könnten also auf diesen beiden Wegen zustandekommen. Alle übrigen müssen von Zentralzellen

mit zwei verschmolzenen Polkernen abstammen. Damit ist aber auch gezeigt, daß weitaus die meisten Endosperme von *R. puberulus* (und wahrscheinlich auch aller anderen Arten) aus einer doppelten Befruchtung der Zentralzelle resultieren.

Daß dieser Schluß richtig ist, geht auch aus den Kreuzungsversuchen zwischen tetraploiden und diploiden Auricomi hervor. Wird die diploide Pflanze als Pollenspender verwendet, so steht zu erwarten, daß folgende Chromosomenzahlen in den Endospermen auftreten:

Entstehung der Chromosomenzahlen in den Endospermen der Kreuzung 4n × 2n Tabelle 9

Zahl und Verschmelzungsgrad der Polkerne	Zahl der Spermakerne		
	0	1	2
2 getrennte Polkerne	32 + 32	40 + 32	40 + 40 oder 48 + 32
2 verschmolzene Polkerne	64	72	80
3 verschmolzene Polkerne	96	104	112

Aufgefunden wurden bei *R. puberulus* nur die Zahlen 48 und 80. Die Zahl 48 spricht für doppelte Befruchtung eines Polkernes. die Zahl 80 für doppelte Befruchtung zweier verschmolzener Polkerne. Die Übereinstimmung ist, soweit es sich um *R. puberulus* handelt, relativ gut. Wie die folgende Zusammenstellung der gefundenen Werte für die Selbstungen und 4n × 4n-Kreuzungen einerseits und die 4n × 2n-Kreuzungen anderseits zeigt (Tab. 10), sind in der ersteren 94% aller Endosperme aus der doppelten Befruchtung zweier verschmolzener Polkerne hervorgegangen, in der letzteren 100%. Die Kreuzung 4n × 2n hat also nur um wenig mehr doppelt befruchtetes Endosperm hervorgebracht als die Selbstungen und die Kreuzung 4n × 4n. Dagegen erscheinen in der Kreuzung 4n × 2n weder diploide (nicht befruchtete), noch 72-chromosomige (einfach befruchtete) Endosperme.

Etwas abweichend verhält sich nun allerdings *R. argoviensis*. Diese Pflanze hat in den Selbstungen und 4n × 4n-Kreuzungen vorwiegend pentaploides Endosperm entwickelt, was eindeutig

Chromosomenzahlen der Endosperme von R. puberulus Tabelle 10

	32	40	48	64	72	80	96
4n × 4n und Selbstungen	2	—	—	—	—	5	75
4n × 2n	—	—	1	—	—	17	—

für einfache Befruchtung zweier verschmolzener Polkerne spricht. Dieser Befund stimmt gut mit den Ergebnissen der embryologischen Beobachtungen überein. Weitaus die meisten Zentralzellen enthalten zwei nebeneinanderliegende Polkerne oder deren Verschmelzungsprodukt. Man sollte daher erwarten, daß in den Kreuzungen 4n × 2n die Endosperme mit der Chromosomenzahl 72 (32 + 32 + 8 = 72) vorherrschen würden. Wie ein Blick auf die folgende Zusammenstellung lehrt (Tab. 11), ist das aber nicht der Fall.

Chromosomenzahlen der Endosperme von R. argoviensis Tabelle 11

	32	40	48	64	72	80	96
4n × 4n und Selbstungen	—	—	2	1	—	11	5
4n × 2n	—	2	—	—	1	10	—

Auf einfache Befruchtung deuten in der Kreuzung 4n × 4n und in den Selbstungen die Chromosomenzahlen 48 und 80, in der Kreuzung 4n × 2n dagegen die Zahlen 40 und 72. Lassen wir die tetraploide Zahl 64 beiseite, so ergibt das für die erstgenannten Kreuzungen 72% einfach und 28% doppelt befruchtetes Endosperm. In der Kreuzung 4n × 2n stehen dagegen 3 Fällen (= 24%) einfacher, 10 Fälle (= 76%) doppelter Befruchtung gegenüber, also gerade umgekehrt wie bei der obigen Kreuzungskombination. In einem wesentlichen Punkte stimmen aber beide Versuchsreihen dennoch sehr gut miteinander überein. In beiden Versuchen haben vorwiegend Zentralzellen mit zwei verschmolzenen Polkernen reagiert. Anders ließen sich die hohen Chromosomenzahlen 72, 80 und 96 wohl kaum erklären. Die Übereinstimmung mit den Ergebnissen der embryologischen Untersuchung ist daher in beiden Fällen sehr gut. Schon aus diesem Grunde muß angenommen werden, daß die pentaploiden Endosperme der 4n × 2n-Kreuzungen durch doppelte Befruchtung zweier Polkerne zustandegekommen sind. Auch die Kreu-

zungsversuche zwischen tetraploiden und diploiden Arten sprechen daher eindeutig dafür, daß bei den meisten Auricomi beide Spermakerne in die Zentralzelle eindringen und mit den Polkernen, die sie dort vorfinden, verschmelzen.

Die Entstehung der Zahl 128 ist, obwohl sie nur in einem Felde der Tabelle 8 auftaucht, nicht eindeutig festzulegen. Sie kann ebensogut aus der Verdoppelung der Chromosomenzahl 64, wie aus der doppelten Befruchtung dreier Polkerne hervorgehen. Beide Voraussetzungen dafür dürften gleich selten realisiert sein. Da wir aber in den octoploiden Endospermen meist Metaphasen mit kurzen Chromosomen vorfanden, halten wir eher dafür, daß Verdoppelungen der Chromosomenzahlen eine Rolle gespielt haben.

Zum Schluß seien noch einige Bemerkungen über die Endosperme angefügt, deren Chromosomenzahl nicht ganzzahlige Vielfache von 16 darstellen. Folgende Zahlen wurden gefunden: 81 statt 80, 98 und 102 statt 96 und 52 statt 48 (?). Was die ersten zwei Zahlen anbetrifft, so geht man wohl nicht fehl, wenn man annimmt, daß in diesen Fällen aneuploide Spermakerne funktioniert haben, und zwar in beiden Versuchen Spermakerne, die von einem Pollenkorn mit 17 Chromosomen herkamen. Da in der Regel die Spermakerne eines Pollenschlauches beide Befruchtungen durchführen dürften, so ist zu erwarten, daß bei einfacher Befruchtung des sek. ES-Kernes Endosperme mit 81, bei doppelter Befruchtung dagegen Endosperme mit 98 Chromosomen entstehen ($32 + 32 + 17 = 81$ und $32 + 32 + 17 + 17 = 98$). Schwieriger hält es, die Entstehung der Chromosomenzahl 102 zu erklären. Versucht man, wie oben, die abweichende Chromosomenzahl des Endosperms aus Störungen der Meiose in den PMZ abzuleiten, so müßte angenommen werden, daß funktionsfähige aneuploide Pollenkörner mit $n = 19$ Chromosomen vorkommen. Ob solche Pollenkörner wirklich gebildet werden und ob sie auch funktionsfähig sind, entzieht sich unserer Kenntnis. Nach Haefliger (1943) sind allerdings Störungen in der Meiose der PMZ von pseudogamen Auricomi sehr häufig, genaue Angaben über die Chromosomenzahlen der Pollenkörner fehlen aber vollständig. Bevor solche Untersuchungen durchgeführt sind, kann nicht entschieden werden, ob die aneuploiden Chromosomenzahlen im Endosperm nur auf die Unregelmäßigkeiten in der Meiose der PMZ zurückgehen, oder ob noch andere Faktoren (z. B. gestörte Endospermmitosen) eine Rolle spielen.

2. *Entwicklungserregung des Endosperms*

Embryologische und zytologische Untersuchungen der Samenentwicklung pseudogamer Arten der Gattung *Ranunculus* haben zu der Annahme geführt, daß der Polyploidiegrad der Endosperme dieser Arten von folgenden drei Faktoren abhängig ist:

1. Zahl und Verschmelzungsgrad der Polkerne.
2. Zahl der Spermakerne, die die Zentralzelle befruchten.
3. Kontraktionsmitosen und andere Störungen des Kernteilungsmechanismus im Endosperm.

Aus den unter 1. und 2. angeführten Faktoren ergeben sich folgende Möglichkeiten für die Entwicklungserregung des Endosperms:

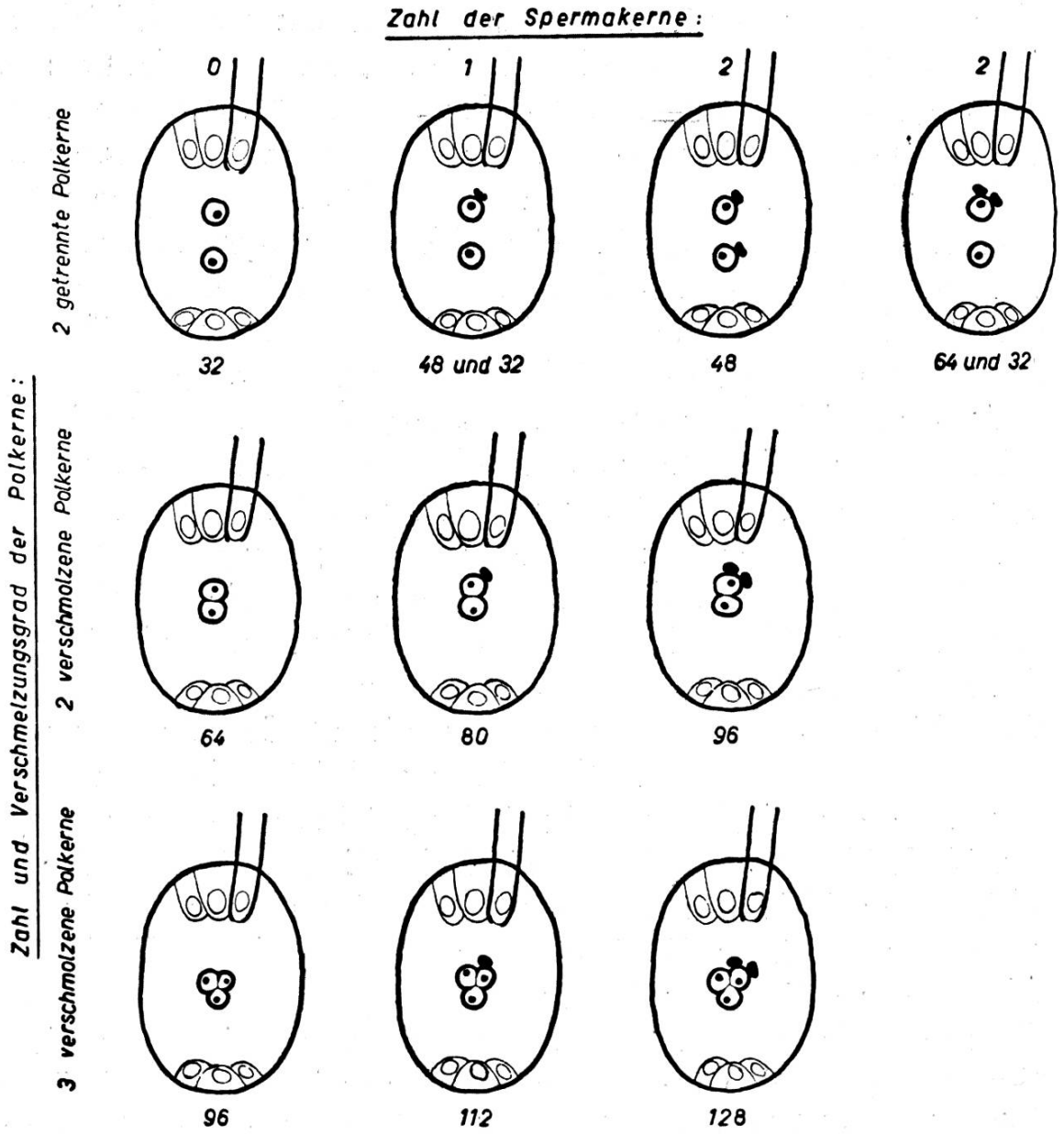


Abb. 2

Von diesen 10 Fällen dürfen als sicher nachgewiesen nur 3 gelten: nämlich einfache und doppelte Befruchtung des aus zwei Polkernen aufgebauten sek. ES-Kernes und einfache Befruchtung des aus drei Polkernen zusammengesetzten sek. ES-Kernes. Sie bilden zusammen 93,1% aller untersuchten Endosperme und zwar sowohl der Selbst- wie auch der Kreuzbestäubungen.

Alle übrigen Fälle lassen sich nicht eindeutig bestimmen, wenn auch einige davon mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit als realisiert betrachtet werden können. Unter die Kategorie der nicht eindeutig bestimmbaren Endospermtypen fallen gerade alle jene, die über das Vorkommen autonomer Entwicklung der Zentralzelle Aufschluß geben könnten.

Von den drei Chromosomenzahlen 32, 64 und 96, die für diesen Entwicklungsmodus in Betracht fallen, muß die hexaploide Zahl von vorneherein als ganz unwahrscheinlich ausgeschaltet werden. Hexaploide Endosperme sind zwar sehr häufig — 74,5% aller Endosperme fallen in diese Kategorie —, wie aber die Gegenüberstellung der cytologischen und embryologischen Untersuchungsergebnisse eindeutig ergeben hat, muß die überwiegende Mehrzahl durch doppelte Befruchtung von zwei verschmolzenen Polkernen zustandegekommen sein. Drei Polkerne wurden nur in 2,3% aller Samenanlagen von *R. puberulus* angetroffen. Ob eine autonome Entwicklung hexaploiden Endospermes aus solchen Zentralzellen überhaupt möglich ist, läßt sich nicht entscheiden.

Auch die tetraploiden Endosperme können nicht von vornherein als Beweis für die autonome Entwicklung der Zentralzelle angeführt werden. Es läßt sich denken, daß Endosperme mit 64 Chromosomen auch durch doppelte Befruchtung eines der beiden nicht verschmolzenen Polkerne entstanden sein könnten. Der eindeutige Nachweis für diese Möglichkeit, die Entdeckung von Mischendosperm mit tetraploiden und diploiden Kernen, ist aber bis jetzt noch nicht gelungen. Daß tetraploide Endosperme aus unbefruchteten Zentralzellen entstanden sind, kann dennoch nur als wahrscheinlich, nicht aber als sicher bezeichnet werden.

Am ehesten für autonome Entwicklung der Zentralzelle sprechen die Befunde über das Vorkommen von diploiden Endospermen. Auch die diploiden Endosperme könnten zwar von Mischendospermen mit diploiden und tetraploiden oder triplo-

iden und diploiden Kernen herstammen. Wenigstens für eines der beiden diploiden Endosperme darf aber als nachgewiesen gelten, daß nur diploide Kerne an seinem Aufbau beteiligt waren.

Wir gelangen somit zu dem Schluß, daß von den insgesamt 276 untersuchten Endospermen wenigstens 2 (die beiden diploiden), im Maximum 5—7 (die diploiden, die tetraploiden und evtl. die octoploiden), also rund 1—2%, auf autonome Entwicklung der Zentralzelle hinweisen. Weitaus die größte Zahl aller Endosperme, alle triploiden, pentaploiden, heptaploiden, sowie die überwiegende Mehrzahl aller hexaploiden, stammen sicher von einfach oder doppelt befruchteten Zentralzellen ab. Autonome Entwicklung der Zentralzelle ist also unserer Ansicht nach möglich, tritt aber nur ausnahmsweise auf. Diese Aussage gilt auch für *R. auricomus s. str.* von Rümlang, Kt. Zürich, für die HAEFLIGER (1943) autonome Endospermentwicklung angibt, für die ich aber in 6 Fällen hexaploides Endosperm nachgewiesen habe.

Ähnlich wie *Ranunculus auricomus* verhält sich nach NOACKS (1939) Untersuchungen auch *Hypericum perforatum.* Mit einer, höchstens zwei bis drei Ausnahmen haben sich dort die Endosperme als befruchtet erwiesen. Der Prozentsatz der autonom entwickelten Endosperme dürfte ungefähr gleich sein wie bei *Ranunculus.* Andere Pseudogame, nämlich *Potentilla argentea* und *collina* (GUSTAFSSON und GENTSCHEFF, 1940), *Poa pratensis* (NIELSEN, 1945), *Poa alpina* (HÅKANSSON, 1943) und *Poa arctica* (NYGREN, 1950) verhalten sich vermutlich gleich. Ein eingehender Vergleich ist aber wegen der geringen Zahl von Daten, oder weil nicht unter kontrollierten Bedingungen gearbeitet wurde, nicht möglich.

Die einzige pseudogame Art für die noch vorwiegend autonome Endospermentwicklung angenommen werden kann, ist *Arabis Holoboellii* (BÖCHER, 1951). Nachdem aber nun für *R. auricomus* nachgewiesen, für *Rudbeckia laciniata* wahrscheinlich gemacht wurde, daß die Zentralzelle in der Regel befruchtet ist (BATTAGLIA, 1945) und sich nur ausnahmsweise autonom entwickeln kann, erscheint es wohl notwendig, auch *Arabis Holoboellii* nochmals auf diesen Punkt hin zu untersuchen. Einige Zeichnungen BÖCHERS deuten darauf hin, daß, wie übrigens der Autor selber antönt, auch bei *Arabis* Befruchtung der Zentralzelle vorkommen könnte.

Der Nachweis autonomer Endospermentwicklung bei *Hypericum perforatum* hat NOACK (1939) zu der Auffassung geführt, daß Befruchtung der Zentralzelle nicht notwendige Voraussetzung für die Endospermbildung sei. Dieselbe Meinung vertritt auch FAGERLIND (1946) auf Grund seiner Beobachtungen bei *Rudbeckia laciniata* und HAEFLIGERS Angaben über *Ranunculus auricomus*. Nach FAGERLIND soll die parthenogenetische Embryobildung und oft auch die Endospermbildung bei den beiden genannten Pflanzen autonom sein. Abgesehen davon, daß nun für die überwiegende Mehrzahl aller Endosperme von *R. auricomus* einfache oder doppelte Befruchtung der Zentralzelle nachgewiesen ist, existieren aber eine Reihe von Befunden, welche gegen NOACKS und FAGERLINDS Auffassung sprechen.

In diesem Zusammenhang ist vor allem darauf hinzuweisen, daß die Zentralzelle aller Pseudogamen erst *nach* der Bestäubung teilungsfähig wird. Wie ich ferner schon für *Potentilla* gezeigt habe (vergl. RUTISHAUSER 1943, 1948), spielt dabei die Beschaffenheit des Pollens eine nicht zu unterschätzende Rolle. Alle experimentell hergestellten pseudogamen *Potentilla*bastarde entwickeln nach Rückkreuzung mit der Mutterpflanze nur wenige und unvollkommen entwickelte Samen, während der Samenansatz, sowohl was Qualität als auch was Quantität anbetrifft, relativ gut ist, wenn die Narben der Bastarde mit Pollen der Vaterpflanze belegt worden sind. Nur der letztere hat die Fähigkeit, die normale Entwicklung des Endosperms und damit des Samens zu gewährleisten.

Zum gleichen Resultat gelange ich nun auch bei der Untersuchung der Samenfertilität der apomiktischen *Ranunculus*arten. Alle tetraploiden Auricomi entwickeln nach Selbstung oder Kreuzung mit anderen tetraploiden Arten wenigstens teilweise gut entwickelte, keimfähige Früchte. Die Samen der Kreuzungskombination $4n \times 2n$ aber sind nur unvollständig entwickelt und keimen nie aus. Endosperm wird auch bei ihnen ausgebildet (und zwar, wie oben mitgeteilt wurde, ausschließlich befruchtetes Endosperm), es entwickelt sich aber nur bis zu einem gewissen Grade und stirbt dann ab. Die Samen der Kreuzung $4n \times 2n$ sind daher kleiner als jene der Kreuzung $4n \times 4n$ und sind nicht funktionsfähig. Bei den pseudogamen *Ranunculus*arten vermag sich also die Zentralzelle nur dann zu normalem

Endosperm zu entwickeln, wenn der sek. ES-Kern durch einen geeigneten Spermakern befruchtet worden ist.

Diese Beobachtungen, die in einer späteren Arbeit eingehender dargestellt werden sollen, führen mich zu der Auffassung, daß Befruchtung der Zentralzelle bei pseudogamen Auricomi unerläßliche Voraussetzung für die *normale* Ausbildung des Endosperms ist. Autonome Entwicklung der Zentralzelle ist nur in Ausnahmefällen möglich, führt aber in der Regel nicht zur Ausbildung von funktionsfähigem Endosperm. Die Tendenz zu autonomer Entwicklung von Endosperm ist zudem sowohl bei *Ranunculus*, wie auch bei *Rudbeckia* nur sehr gering und dürfte die Samenfertilität wohl kaum beeinflussen. Praktisch enthalten vermutlich alle Samen von *Ranunculus auricomus* befruchtetes Endosperm. Ob die anderen Pseudogamen, *Potentilla*, *Rubus*, *Poa* etc., sich gleich verhalten, ist noch nicht sicher bekannt. Die vorliegenden Versuchsergebnisse deuten aber darauf hin, daß auch bei ihnen die Zentralzelle befruchtet wird. Bis jetzt ist der klare Nachweis für obligate Samenbildung unter dem bloßen entwicklungserregenden Einfluß des Pollens nicht erbracht worden.

3. Einfache und doppelte Befruchtung der Zentralzelle

Es ist oben gezeigt worden, daß die Zentralzellen der tetraploiden Auricomi von einem oder zwei Spermakernen befruchtet werden können. Disperme Befruchtung des sek. ES-Kernes ist bei sexuellen Pflanzen schon mehrfach, aber nur in Ausnahmefällen nachgewiesen worden. Bei den tetraploiden Auricomi stellt die Verschmelzung zweier Spermakerne mit dem sek. ES-Kern keine Ausnahmeerscheinung dar, sondern ist im Gegenteil die verbreitetste Art der Entwicklungserregung der Zentralzelle; 74,9% aller untersuchten Endosperme sind hexaploid und manche Arten, so z. B. *R. fragifer*, entwickeln überhaupt keine anderen Nährgewebe. Daneben existieren aber auch Sippen, so z. B. *R. argoviensis*, die vorwiegend pentaploide Endosperme ausbilden, deren Zentralzellen sich also schon teilen, wenn sie von einem einzigen Spermakern befruchtet worden sind. Es erhebt sich die Frage, warum die einen Sippen vorwiegend pentaploides Endosperm entwickeln, während bei anderen die Tendenz zur Entwicklung hexaploiden Endosperms vorherrscht.

Die Versuche, welche zur Aufklärung dieses Problems beitragen sollten, gaben leider keine klare Antwort. In den 4n × 4n-Kreuzungen scheint es die Samenpflanze zu sein, welche darüber entscheidet, ob einfache oder doppelte Befruchtung vorkommt. Die 4n × 2n-Kreuzungen sprechen dagegen eher dafür, daß der Qualität des Pollens die größere Bedeutung zukommt. So entwikkelt *R. argoviensis*, geselbstet und kreuzbestäubt mit Pollen tetraploider Arten, 72% einfach befruchtetes, pentaploides, und 28% doppelbefruchtetes, hexaploides Endosperm, in den Kreuzungen 4n × 2n dagegen erwiesen sich nur 24% aller Endosperme als einfach, dafür aber 74% als doppelt befruchtet. Der Pollen der diploiden, sexuellen Sippen von *R. cassubicifolius* hat also bedeutend mehr doppelte Befruchtungen erzeugt als der Pollen der tetraploiden apomiktischen Arten.

Dieses Resultat legt den Gedanken nahe, daß sich die verwendeten Pollenqualitäten in Bezug auf ihre Tendenz, mit den Polkernen zu verschmelzen, unterscheiden. Es scheint, daß die Sexualität der Pollen diploider, sexueller Pflanzen stärker ist als jene der tetraploiden, apomiktischen. Weitere Versuche werden zeigen, ob es möglich ist, die erhaltenen Ergebnisse auf dieser Basis zu erklären.

Auf eine weitere, sich in diesem Zusammenhang aufdrängende Frage, ob nämlich die verschiedenen Polyploidiegrade des Endosperms die Samenfertilität zu beeinflussen vermögen, wie nach MÜNTZINGS (1933) Hypothese zu erwarten ist, werden wir in einer späteren Arbeit eingehen.

4. Spontane Chromosomenbrüche im Endosperm

Es ist schon lange bekannt, daß karyologische Anomalien im Endosperm der Blütenpflanzen häufiger sind als in anderen Geweben des Fruchtknotens und der Samenanlagen. Besonders aufgefallen sind den Embryologen dabei hantelförmige und amöboide Kernformen. SCHNARF (1927) und TISCHLER (1922) geben darüber Zusammenfassungen. Die Form und das gehäufte Auftreten dieser Kerne im nukleären Endosperm hat zu der Auffassung geführt, daß sie durch Verschmelzung zweier oder mehrerer Kerne oder Kernspindeln zustandegekommen sind. Es ist wahrscheinlich, daß diese Erklärung in manchen Fällen richtig ist. So haben z. B. eigene, unveröffentlichte Chromosomen-

zählungen im Endosperm von *Fritillaria meleagris* ergeben, daß neben pentaploiden Mitosen mit 5n = 60 Chromosomen auch gelegentlich Metaphasen vorkommen, die 15n = 180 Chromosomen enthielten. Es ist wohl am naheliegendsten, die 15-ploiden Kerne als Verschmelzungsprodukt dreier pentaploider Kernspindeln aufzufassen.

Nachdem nun aber schon DUNCAN und ROSS (1950) wahrscheinlich gemacht haben, daß Verdoppelungen der Chromosomenzahl im Endosperm auch durch endomitotische Teilungen zustandekommen könnten, hat die Untersuchung der Endospermzytologie von *R. auricomus* auch noch andere abweichende Mitosetypen zu Tage gefördert. Zwei Typen abweichender Teilungsvorgänge konnten bisher im Endosperm gefunden werden: die Kontraktionsmitosen (MECHELKE 1952) und ferner Mitosen mit spontanen Chromosomenbrüchen und Reunionen. Die Kontraktionsmitosen sind dadurch charakterisiert, daß die Chromosomen schon in der Prophase stark verkürzt sind, daß ihre Hälften in der Metaphase parallel auseinanderweichen oder um das eine Ende aufklappen und nicht auf zwei Tochterkerne verteilt werden. Auf diese Weise entstehen hochpolyploide Kerne, deren Chromosomenzahl auf über 1000 ansteigen kann. Wegen des relativ häufigen Vorkommens verkürzter Chromosomen im Endosperm tetraploider Auricomi ist wahrscheinlich, daß die meisten beobachteten Chromosomenverdoppelungen auf diesen Mitosetyp zurückgehen. Endosperme mit starker Erhöhung der Chromosomenzahl machen aber einen krankhaften Eindruck und dürften kaum lebensfähig sein.

Häufiger noch als die Kontraktionsmitosen sind Teilungsfiguren mit spontanen Chromosomenbrüchen und Reunionen. Unter diesen sind am zahlreichsten und auffälligsten Brückenbildungen, die oft von Fragmenten begleitet sind, aber auch frei davon sein können. Vermutlich infolge des Fehlens von Zellwandbildungen reißen diese Brücken in der Anaphase nicht auf, und es entstehen infolgedessen hantelförmige Kerne mit verdoppelter Chromosomenzahl. Ähnliche Beobachtungen sind inzwischen auch an anderen Pflanzen, so z. B. *Fritillaria* und *Trillium* gemacht worden, und BROCKE (unpubliziert) konnte an *Lilium regale, L. centifolium,* vor allem aber an zwei *Lilium*-hybriden den Vorgang genauer verfolgen. Wenn auch eine exakte Analyse der Metaphasen nicht möglich war, so konnte

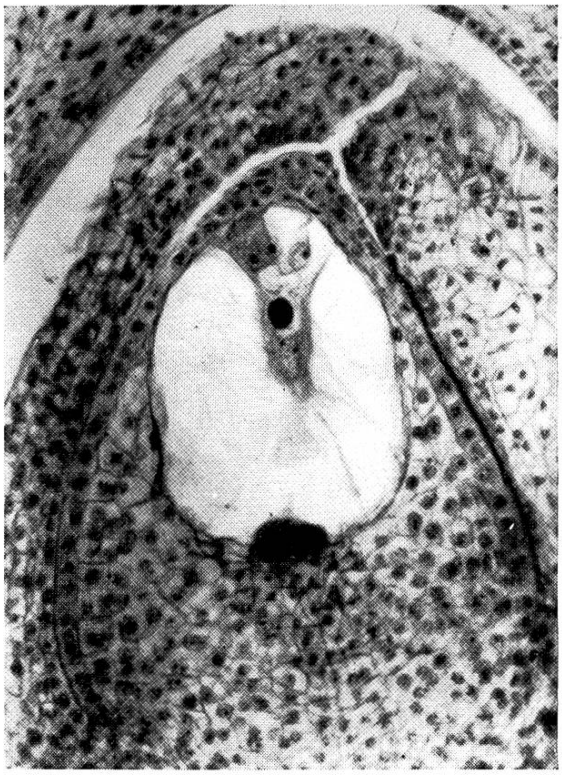
doch gezeigt werden, daß alle abnormalen Teilungen des Endosperms von Chromosomenbrüchen und Reunionen herrühren. Schon vorher hatten CLARK und COPELAND (1940) im Endosperm von *Zea mays* Chromosomenbrüche beobachten können, nachdem sie von MC CLINTOCK (1939) auf Grund genetischer Untersuchungen postuliert worden waren. Ebenfalls auf Chromosomenbrüche deuten vermutlich die Angaben hin, die von BRINK und COOPER (1944) und anderen an Gramineenhybriden gemacht wurden. Alle diese Hinweise zeigen, daß spontane Chromosomenbrüche im Endosperm der Blütenpflanzen relativ häufig sind. Dasselbe trifft wahrscheinlich auch auf das Tapetum zu. Es ist daher sehr wohl möglich, daß viele Angaben über Kernverschmelzungen im Endosperm als Anzeichen für spontane Chromosomenbrüche aufgefaßt werden sollten.

Die starke Häufung spontaner Chromosomenbrüche im Endosperm deutet darauf hin, daß die Faktoren, welche sie hervorrufen, nur im Endosperm auftreten oder aber, daß das Endosperm mutagenen Agenzien gegenüber sensibler ist als z. B. die meristematischen Gewebe der Wurzelspitzen. Dasselbe trifft vermutlich auch auf das Tapetum zu.

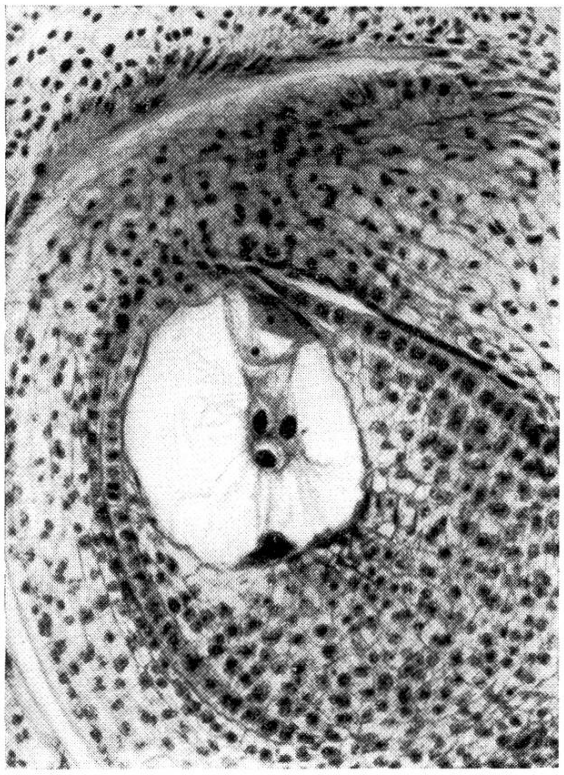
Endosperm und Tapetum haben beide Ernährungsfunktionen. Es ist daher zu erwarten, daß in beiden Geweben besonders lebhafte stoffliche Umsetzungen stattfinden. Man ist versucht, die relativ große Zahl gestörter Mitosen im Endosperm und Tapetum mit diesen besonderen Verhältnissen in Zusammenhang zu bringen. Es ließe sich denken, daß im Verlaufe der stofflichen Umsetzungen welche im Endosperm ablaufen, mutagene Substanzen auftreten oder angereichert werden, die spontane Chromosomenbrüche verursachen und die, sofern sie in genügender Menge vorhanden sind, schließlich zum Zusammenbruch der Endospermentwicklung führen. Die mehrfach beobachtete Häufung spontaner Chromosomenbrüche im Endosperm von Artbastarden ließe sich auf dieser Basis leicht verstehen als Ausfluß einer Störung des Chemismus des Endosperms, wie sie durch die ungeordnete Wirkung von Genomen entstehen könnte, die nicht aufeinander abgestimmt sind.

SUMMARY

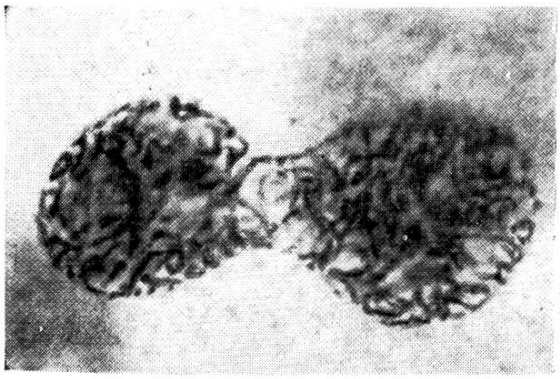
1. Pseudogamous propagation is shown to occur in 5 tetraploid micro-species of the collective species *Ranunculus auricomus L.* Cytological investigation of the endosperm in 6 other micro-species indicates a similar behaviour. One micro-species, *R. cassubicifolius,* exists both in tetraploid pseudogamous and diploid sexual races.
2. The endosperm of the diploid race of *R. cassubicifolius* is triploid when selfpollinated, tetraploid when crossed with tetraploid species.
3. Endosperms with a range in all steps of ploidy between 2x — 8x and occasional higher multiples are found in self-pollinated flowers of tetraploid pseudogamous micro-species of *R. auricomus* as well as in seeds of the crosses $4n \times 4n$. In most of the micro-species the preponderant chromosome number is $6n = 96$, in others $5n = 80$ (16 being the haploid number). In the endosperms of the crosses $4n \times 2n$ the prevailing chromosome number is $5n = 80$.
4. In the endosperms of diploid and tetraploid micro-species of *R. auricomus* spontaneous chromosome breakage and endomitotic divisions are frequent. Both abnormalities lead to doubling of chromosome numbers and giant nuclei.
5. The unexpected variability in chromosome number found in the endosperms of *R. auricomus* can be attributed to the following factors:
   (i) number of polar nuclei, building up the embryosac-nucleus
   (ii) number of spermnuclei fusing with the secondary embryosac-nucleus (single and double fertilization of the central cell)
   (iii) spontaneous chromosome breakage and other types of disturbed divisions.
6. The diploid and eventually also the tetra- and octoploid endosperms are signs for parthenogenetic development of non fertilized central cells. They appear in only one or two percent of all investigated seeds.
   Most of the endosperms need for development single or double fertilization of the secondary embryosac-nucleus.



a



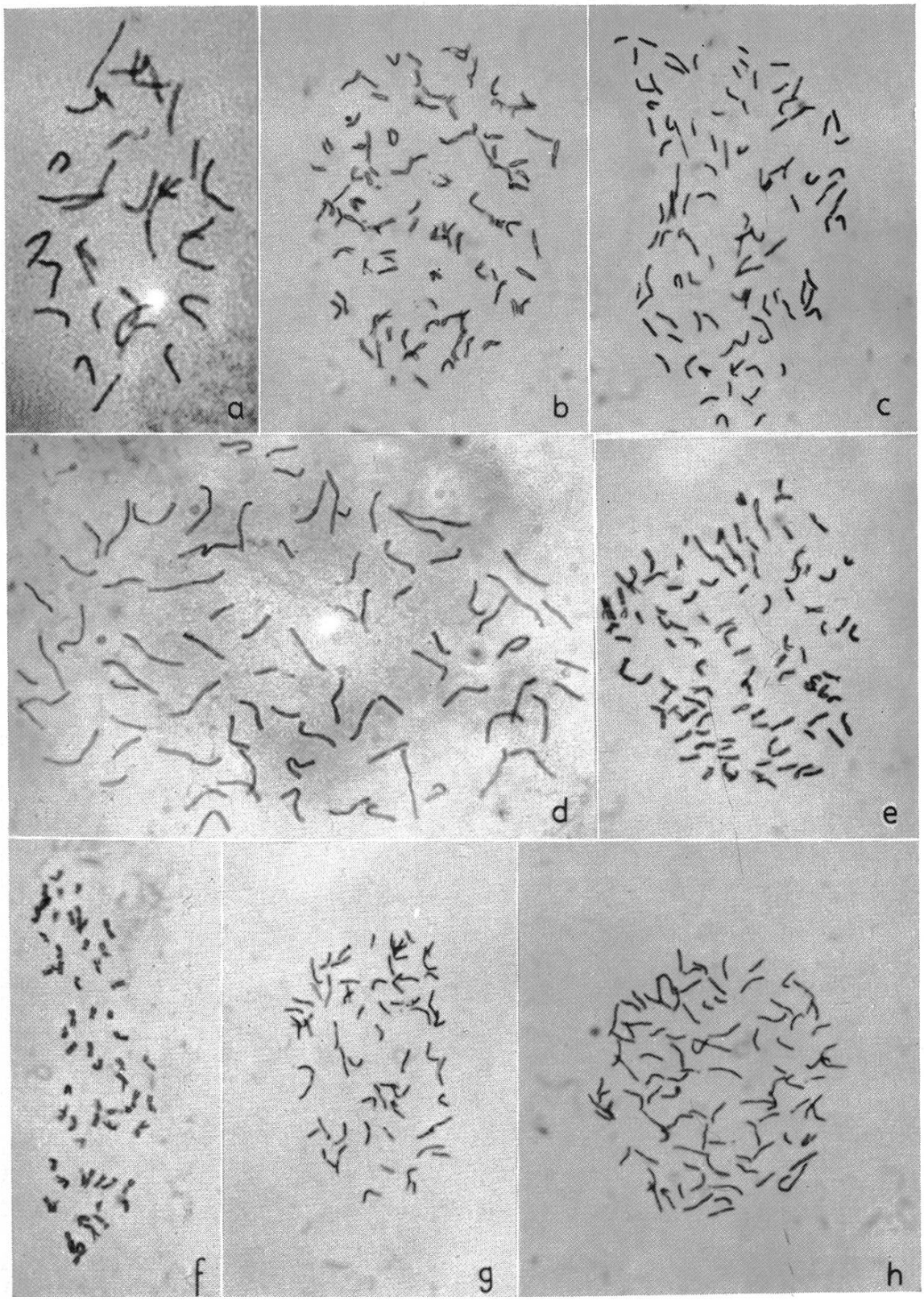
b

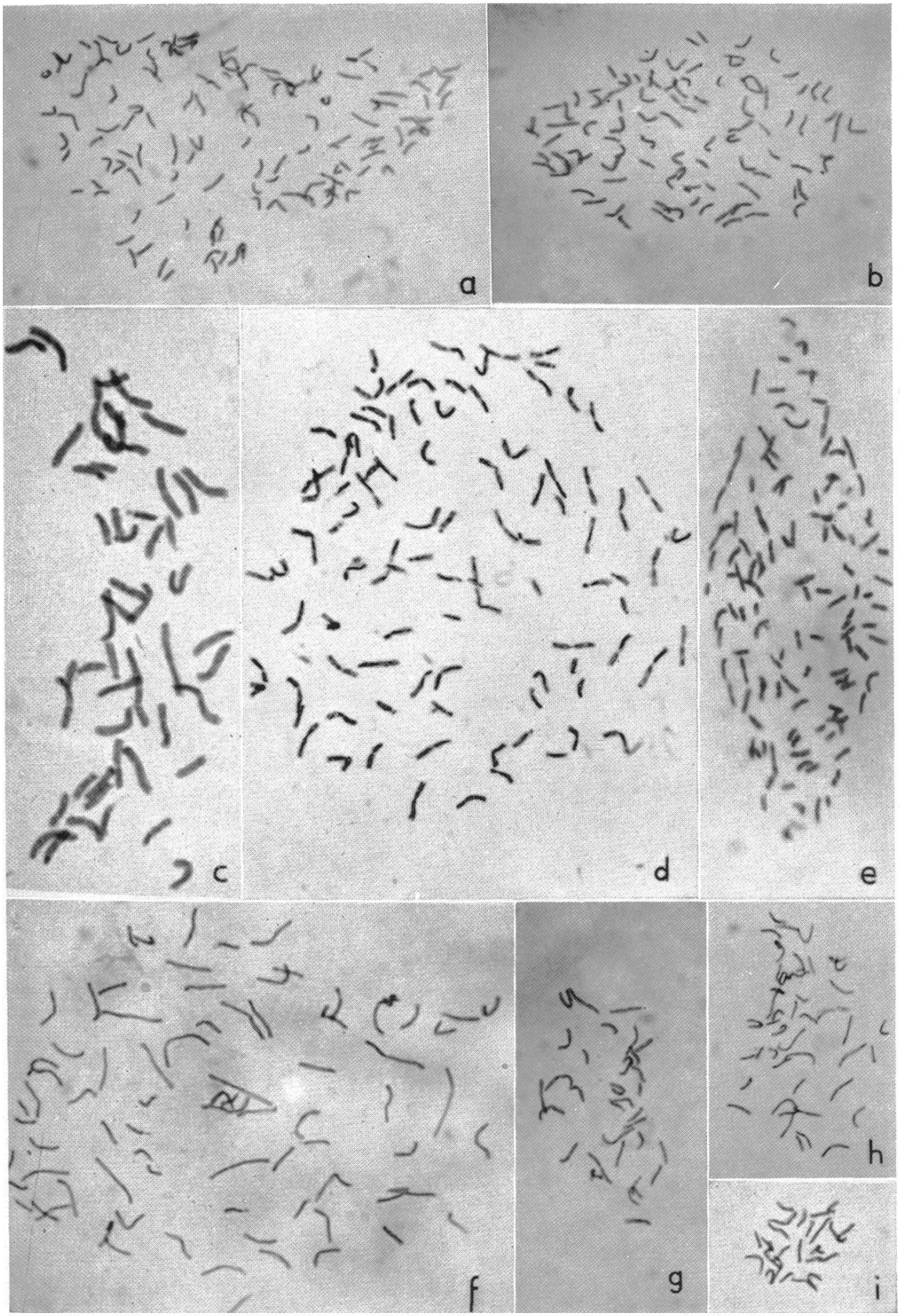


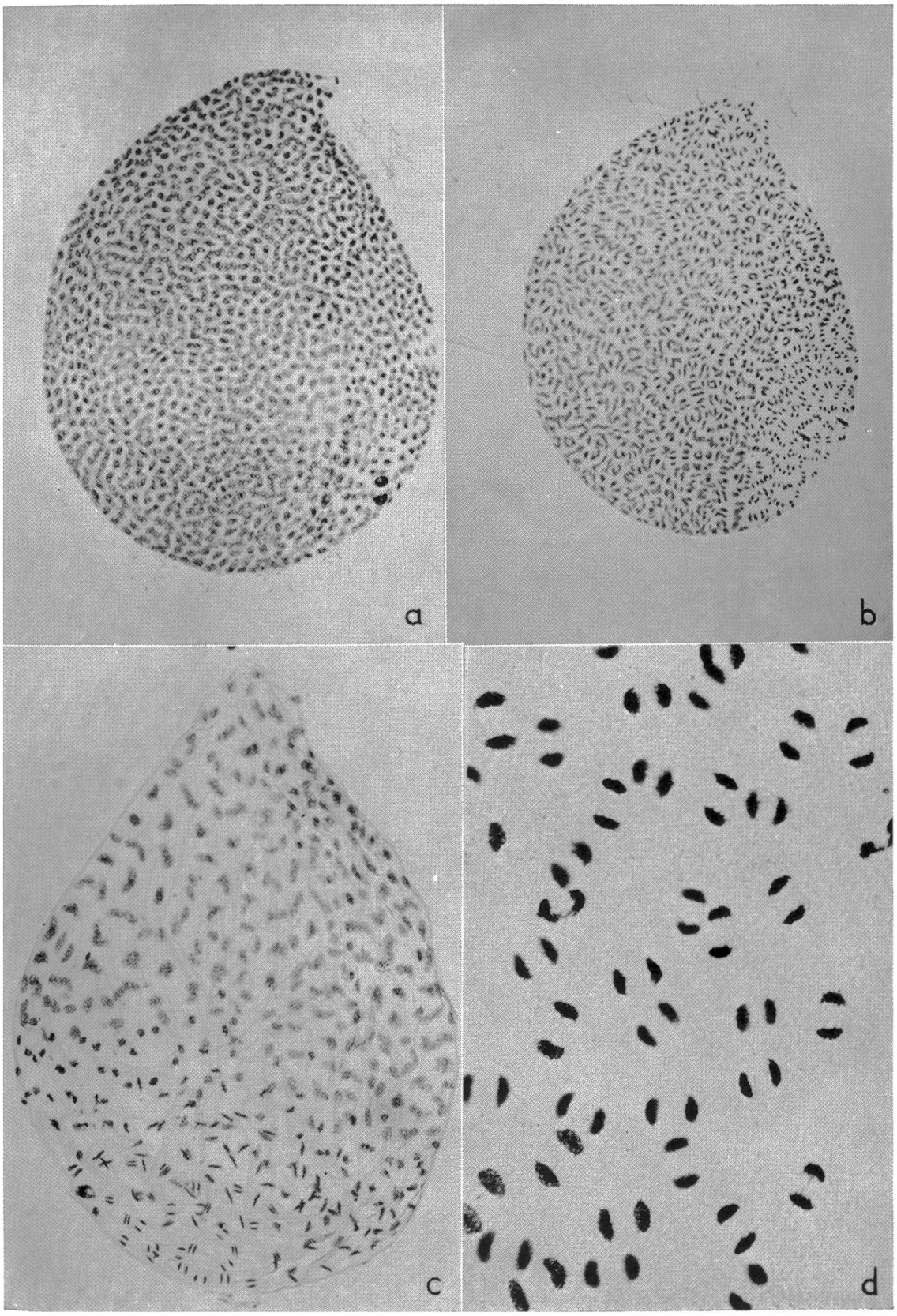
c

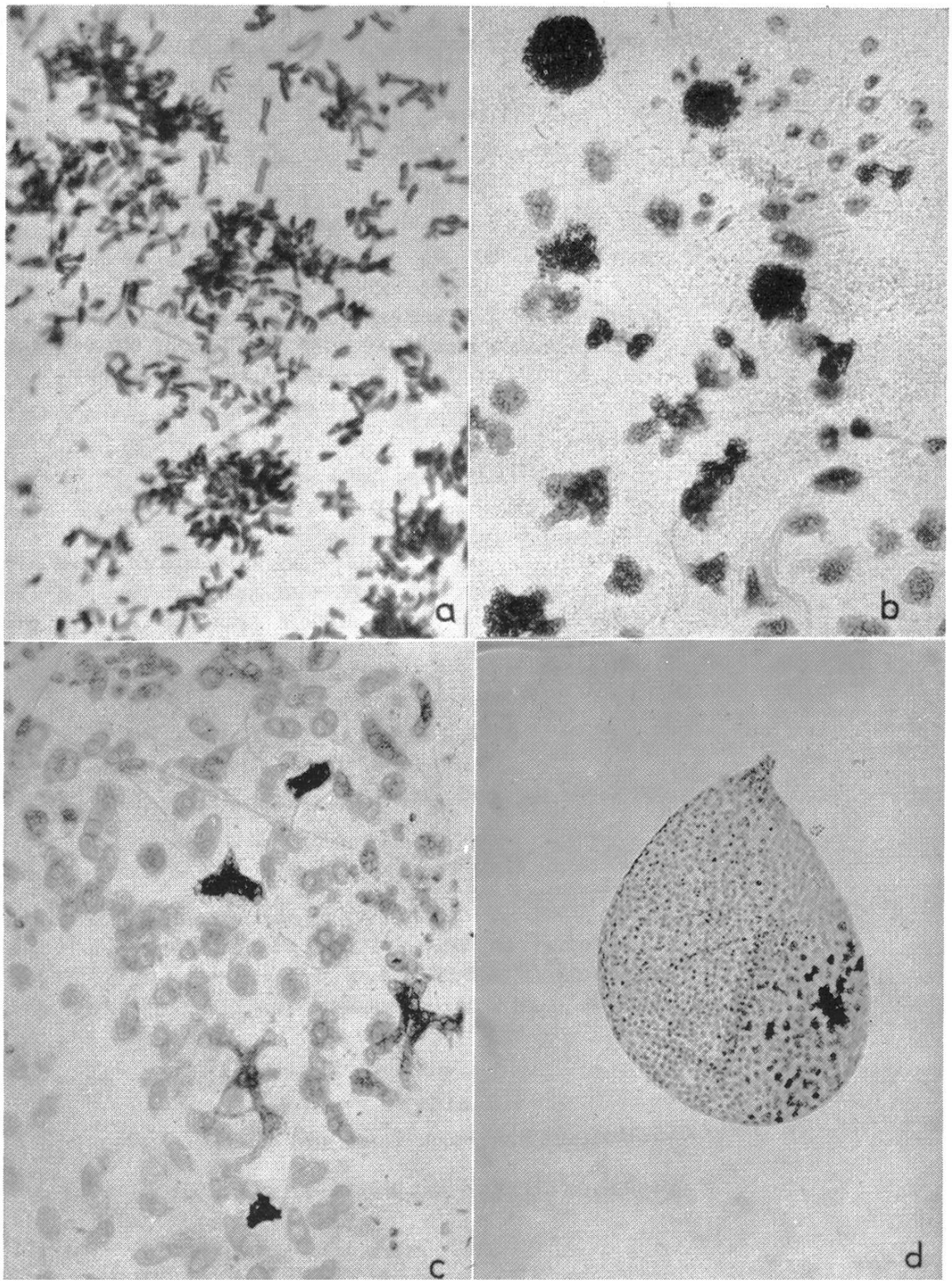
d

e


a
b
c
d
e
f
g
h


a
b
c
d
e
f
g
h
i


a
b
c
d


a
b
c
d

ERKLÄRUNG DER TAFELN

Tafel I

Fig. a, b *Ranunculus puberulus*, reife Embryosäcke.
Fig. a sek. ES-Kern aus zwei Polkernen aufgebaut.
Fig. b sek. ES-Kern dreikernig.
Fig. c—e *Ranunculus distentus*, spontane Chromosomenbrüche.

Tafel II

Endospermmitosen

Fig. a *R. puberulus*, 2n = 32.
Fig. b *R. puberulus*, 6n = 96.
Fig. c *R. puberulus*, Metaphase mit 102 Chromosomen.
Fig. d *R. puberulus*, 5n = 80.
Fig. e *R. puberulus*, Metaphase mit 102 Chromosomen.
Fig. f *R. argoviensis*, 4n = 64, Chromosomen verkürzt.
Fig. g *R. argoviensis*, 4n = 64.
Fig. h *R. grossidens*, 5n = 96.

Tafel III

Endospermmitosen

Fig. a *R. distentus*, 8n = 128.
Fig. b *R. distentus*, 6n = 96.
Fig. c *R. distentus*, Metaphase mit 52 Chromosomen.
Fig. d *R. genevensis*, 6n = 96.
Fig. e *R. cassubicus*, 8n = 128.
Fig. f *R. cassubicifolius*, tetraploide Rasse, 5n = 80.
Fig. g—i *R. cassubicifolius*, diploide Rasse.
Fig. g *R. cassubicifolius* × *puberulus*, 4n = 32.
Fig. h—i *R. cassubicifolius* geselbstet, 6n = 48, 3n = 24.

Tafel IV

Fig. a Endosperm von *R. puberulus*.
Fig. b Endosperm von *R. argoviensis* mit Telophasen.
Fig. c Endosperm von *R. puberulus* mit Teilungswelle.
Fig. d Ausschnitt aus Endosperm von Fig. b. Nachhinkende Chromosomen und Brücken.

Tafel V

Gestörte Mitosen und Riesenkerne

Fig. a *R. distentus*, Ausschnitt aus Kontraktionsmitose.
Fig. b *R. distentus*, Brücken.
Fig. c *R. distentus*, Riesenkerne.
Fig. d *R. cassubicifolius*, Endosperm mit Riesenkernen.

LITERATUR

ÄKERBERG, E. 1943. Further studies of the embryo- and endospermdevelopment in Poa pratensis. Hereditas XXIX, 199—201.

BATTAGLIA, E. 1945. Fenomeni citologici nuovi nella embriogenesi (Semigamia) e nella microsporogenesi (Doppio nucleo di restituzione) di Rudbeckia laciniata L. Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. S., LII, 34—38.

— 1947. Ricerche cariologiche e embriologiche sul genere Rudbeckia (Asteraceae). VIII. Semigamia in Rudbeckia laciniata L. Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. S., LIII, 433—511.

BÖCHER, T. W. 1951. Cytological and embryological studies in the amphi-apomictic Arabis Holoboellii complex. Det kong. danske videnskabernes selskab. Biol. skr., VI, No. 7, 59 S.

BRINK, R. A. und COOPER, D. C. 1944. The antipodals in relation to abnormal endosperm behaviour in Hordeum jubatum × Secale cereale hybrid seeds. Genetics, 29, 370—390 und 391—406.

CLARK, F. J. und COPELAND, F. C. 1940. Chromosome aberration in the endosperm of Maize. Am. J. of Bot. 27, 247—251.

COOPER, D. C. 1933. Nuclear divisions in the tapetal cells of certain Angiosperms. Am. J. of Bot. 20, 358—364.

DARLINGTON, C. D. und UPCOTT, M. B. 1941. Spontaneous chromosome change. J. Genet. 41, 297—338.

DUNCAN, R. E. and ROSS, J. G. 1950. The nucleus in differentiation and development. III. Nuclei of maize endosperm. Journ. Heredity, 41, 259—268.

FAGERLIND, F. 1946. Sporogenesis, Embryosackentwicklung und pseudogame Samenbildung bei Rudbeckia laciniata L. Acta Horti Berg. 14, Nr. 3, 90 S.

GEITLER, L. 1948. Ergebnisse und Probleme der Endomitoseforschung. Oester. Bot. Zeitschr., 95, 277—299.

GENTSCHEFF, G. und GUSTAFSSON, A. 1940. Parthenogenesis and pseudogamy in Potentilla. Bot. Not. 1940, 109—132.

GUSTAFSSON, A. 1946, 1947, 1948. Apomixis in higher plants. Part I—III. Lunds Univ. Arsskr. N. F. Avd. 2, Nr. 3, 42, 3—66, 43, Nr. 2, 71—178, Nr. 12, 183—370.

HAIR, J. B. 1951. John Innes Horticultural Institution, 41. Annual report, p. 29.

HÅKANSSON, A. 1943. Die Entwicklung des Embryosacks und die Befruchtung bei Poa alpina. Hereditas, XXIX, 25—61.

— 1951. Parthenogenesis in Allium. Bot. Not. 1951, 143—179.

HAEFLIGER, E. 1943. Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln der Auricomus-Gruppe. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 53, 317—382.

KOCH, W. 1933. Schweizerische Arten aus der Verwandtschaft des Ranunculus auricomus L. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 42, 740—753.

— 1939. Zweiter Beitrag zur Kenntnis des Formenkreises von Ranunculus auricomus L. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 49, 541—554.

MC CLINTOCK, B. 1939. The behaviour in successive nuclear divisions of a chromosome broken at meiosis. Proc. Nat. Acad. Sci. 25, 405—416.

MECHELKE, F. 1952. Die Entstehung der polyploiden Zellkerne des Antherentapetums bei Anthirrhinum majus L. Chromosoma, 5, 246—295.

MÜNTZING, A. 1933. Hybrid incompatibility and the origin of polyploidy. Hereditas XVIII, 33—55.

NIELSEN, E. L. 1945. Cytology and breeding behaviour of selected plants of Poa pratensis L. Bot. Gaz. 106, 357—382.

NOACK, K. L. 1939. Über Hypericumkreuzungen. VI. Fortpflanzungsverhältnisse und Bastarde von Hypericum perforatum. Z. ind. Abst. u. Vererb'lehre 3, 241-285.

NYGREN, A. 1950. Cytological and embryological studies in arctic Poae. Symb. Bot. Upsal. X, 4, 64 S.

PACE, L. 1913. Apogamy in Atamasco. Bot. Gaz., 56, 376—394.

ROZANOVA, M. 1932. Versuch einer analytischen Monographie der Conspezies Ran. auricomus. Korsh. Trav. de l'Inst. Sc. Nat. de Peterhof. N. 8. — Russisch mit deutscher Zusammenfassung.

RUTISHAUSER, A. 1943. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Bastardbildung apomiktischer Potentillen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 53, 5—83.

— 1948. Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung Potentilla. Arch. J. Klaus-Stiftg. f. Vererb.'forschg. XXIII, 267—424.

— HUNZIKER, H. R. 1950. Untersuchungen über die Zytologie des Endosperms. Arch. J. Klaus-Stiftg. f. Vererb.'forschg. XXV, 477—483.

SCHNARF, K. 1927. Embryologie der Angiospermen. Handb. d. Pflanzenanat. II. Abt., 2. T., 689 S.

TISCHLER, G. 1922. Allg. Pflanzenkaryologie. Handb. d. Pflanzenanat.

(Manuskript am 12. Januar 1954 eingegangen)