

<b>Zeitschrift:</b>	Bulletin der Schweizerischen Akademie der Medizinischen Wissenschaften = Bulletin de l'Académie suisse des sciences médicales = Bollettino dell' Accademia svizzera delle scienze mediche
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerische Akademie der Medizinischen Wissenschaften
<b>Band:</b>	10 (1954)
<b>Heft:</b>	6
<b>Artikel:</b>	Entwicklungserregung der Eizelle bei pseudogaranen Arten der Gattung Ranunculus
<b>Autor:</b>	[s.n.]
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-307192">https://doi.org/10.5169/seals-307192</a>

### 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:** 30.01.2026

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

## Entwicklungserregung der Eizelle bei pseudogamen Arten der Gattung *Ranunculus*<sup>1</sup>

Von A. Rutishauser, Schaffhausen

*Einleitung.* Die angiospermen Blütenpflanzen unterscheiden sich von allen übrigen Organismen des Tier- und Pflanzenreiches dadurch, daß bei ihnen eine doppelte Befruchtung notwendig ist, um die Ausbildung eines normalen Embryo zu gewährleisten. Keimfähige Samen entstehen nur dann, wenn Ei- und Zentralzelle befruchtet worden sind. Während die phylogenetische Entstehungsgeschichte dieser Erscheinung immer noch im Dunkeln liegt, sind in den letzten Jahrzehnten, besonders durch die Arbeiten von Müntzing (1933), Brink und Cooper (1947) u. a., Resultate erzielt worden, die es uns gestatten, ihre physiologische Bedeutung besser zu verstehen. Es ließ sich zeigen, daß nicht nur dem Embryo, sondern auch den anderen am Aufbau des Samens beteiligten Geweben, vor allem dem Endosperm, bei der Samenentwicklung eine große Bedeutung zukommt. Auch ein an sich normaler Embryo muß seine Entwicklung einstellen, wenn das harmonische Zusammenspiel zwischen Endosperm und Samen- und Fruchtschale gestört ist.

Dagegen ist es begreiflicherweise nicht leicht, die Bedeutung zu erkennen, die den drei Geweben des Samens (Endosperm, Embryo und sporogenes, mütterliches Gewebe) an der Gesamtentwicklung zukommt und die richtige zeitliche Aufeinanderfolge der in ihnen ablaufenden Wachstumsvorgänge zu erfassen. Da bei sexuellen Blütenpflanzen oft sowohl die genetische Struktur des Embryos, wie auch jene des Endosperms durch die Befruchtung geändert wird, hält es oft schwer, die primäre Ursache für den normalen Verlauf oder den Zusammenbruch der Samenentwicklung zu erkennen.

Bei den pseudogamen Pflanzen liegen die Verhältnisse etwas einfacher. Wie in einer früheren Arbeit (Rutishauser 1954) für *Ranunculus auricomus L.* dargetan worden ist, wird im Anschluß an die Bestäubung nur die Initialzelle des Endosperms befruchtet, die Eizelle dagegen nicht. Da ferner bei der Entstehung des Embryosacks keine Meiose stattfindet,

---

<sup>1</sup> Arbeit aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich.

sind und bleiben alle Eizellen derselben Pflanze unter sich und auch mit dem sporogenen Gewebe genetisch identisch. Durch die Befruchtung wird also nur die genetische Struktur des Endosperms verändert. Treten daher nach Bestäubung mit Pollen von verschiedenen Rassen oder Arten Differenzen in bezug auf den Samenansatz auf, so stellen sie direkte Antworten des Endosperms auf die veränderte genetische Struktur seiner Kerne dar. Die pseudogamen *Auricomi* eignen sich daher ausgezeichnet für die Untersuchung der Ursachen der Samensterilität, soweit sie nicht auf Wachstumshemmungen des Pollenschlauches zurückgehen, und vermögen damit Auskunft über die Rolle zu geben, die der Befruchtung der Zentralzelle für die Entwicklung des Embryos zukommt.

Die vorliegende Arbeit wurde mit Unterstützung der Schweizerischen Akademie der medizinischen Wissenschaft ausgeführt; dem Senat dieser Gesellschaft bin ich für die Ausrichtung einer Subvention zu Dank verpflichtet. Dank schulde ich auch Herrn *K. Frank*, Zürich, für die Herstellung der Mikrophotographien.

### I. Fertilitätsuntersuchungen

Von sechs Arten und Rassen der Sammelart *R. auricomus* L. wurde der Frucht- und Samenansatz nach Selbstbestäubung und nach Art- und Rassenkreuzung bestimmt. Fünf Arten, nämlich *R. puberulus*, *argoviensis*, *fragifer*, *laeteviridis* und *cassubicifolius*, sind tetraploid und pseudogam, eine Rasse von *R. cassubicifolius* ist diploid und sexuell. In allen Versuchen wuchs nur ein Teil der Fruchtknoten zu Früchten aus; der Fruchtansatz variierte je nach der Art und je nach der Bestäubungskombination zwischen 0 und 61,3%. Nach Form und Inhalt lassen sich zwei Kategorien von Früchten unterscheiden: Die einen Früchte besitzen eine feste, gut ausgebildete Fruchtwand und enthalten wohlentwickelte Samen. Die Fruchtschalen der anderen Fruchtkategorie (Abb. 1) sind dagegen dünn, unvollständig entwickelt, die Samen klein

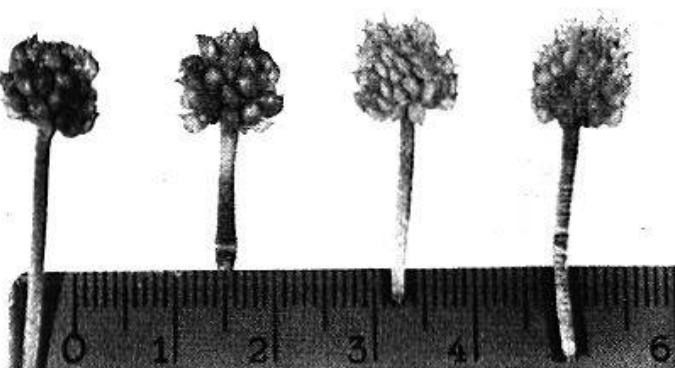


Abb. 1. Fruchtstände von *R. fragifer*, links selbstbestäubt, rechts bestäubt mit Pollen von *R. cassubicifolius* ( $2n = 16$ ).

und schuppenförmig (taube Früchte). Die diploide Rasse von *R. cassubicifolius* macht insofern eine Ausnahme, als die Samenschalen der tauben Früchte oft ebensogut ausgebildet sind wie jene der samenhaltigen. Bei diesen Versuchspflanzen können daher die beiden Fruchtkategorien nicht immer voneinander unterschieden werden. Keimungsversuche haben gezeigt, daß vermutlich alle in Tab. 1 als gut bezeichneten Früchte der kreuzbestäubten Blüten von *R. cassubicifolius* ebenfalls taub sind. Die Unterscheidung zwischen guten und tauben Früchten bezieht sich dort nur auf das Aussehen der Fruchtschale.

Die absolute und relative Anzahl samenhaltiger und tauber Früchte variiert beträchtlich, je nach der Versuchspflanze, hängt aber in noch höherem Maße von der Bestäubungskombination ab. Die tetraploiden pseudogamen Arten setzen, grob gesehen, nach Selbstung und nach Be-

Tabelle 1  
Frucht- und Samenansatz von *Ranunculus auricomus* L.

Samenpflanze	Pollenpflanze	Zahl der		Zahl der		Ansatz	
		Blüten	Frucht knoten	gute	taube	gute	taube
Puberulus	Puberulus	17	654	139	212	21,2	32,4
	Argoviensis	7	284	55	48	19,4	16,9
	Grossidens	2	74	18	13	24,3	17,6
	Cassubicifol. tetr.	13	484	79	98	16,3	20,3
	Cassubicifol. dipl.	20	593	0	325	0	54,8
	Ran. acer	8	Kein Ansatz				
	Ran. bulbosus	4	Kein Ansatz				
	Caltha palustris	7	Kein Ansatz				
	Trollius europaeus	6	Kein Ansatz				
Argoviensis	Argoviensis	4	88	22	9	25,0	10,2
	Puberulus	6	160	40	30	25,0	18,8
	Cassubicifol. dipl.	5	115	0	41	0	35,7
Fragifer	Fragifer	13	949	120	263	12,6	27,7
	Puberulus	5	406	57	75	14,0	18,5
	Argoviensis	7	588	105	115	17,9	19,6
	Cassubicifol. dipl.	3	266	0	163	0	61,3
Laeteviridis	Laeteviridis	9	393	167	40	42,5	10,2
	Puberulus	5	238	45	35	18,9	14,7
	Argoviensis	3	96	28	15	29,2	15,6
Cassubicifolius tetr.	Cassubicifol. tetr.	6	192	75	58	39,1	30,2
	Puberulus	1	30	7	6	23,3	20,0
	Cassubicifol. dipl.	5	193	19	100	9,8	51,8
Cassubicifolius dipl.	Cassubicifol. dipl.	18	716	126	57	17,8	8,0
	Puberulus	7	281	51	96	18,1	34,2
	Argoviensis	6	189	22	66	11,6	34,9

stäubung mit Pollen von Arten gleichen Polyploidiegrades ( $4n \times 4n$ -Kreuzungen) ungefähr gleich viel samenhältige und taube Früchte an; in  $4n \times 2n$ -Kreuzungen dagegen werden ausschließlich taube Früchte erzeugt, und zwar stets in einem Prozentsatz, der gleich oder höher ist als der Gesamtprozentsatz guter und tauber Früchte der Selbststüngel und  $4n \times 4n$ -Kreuzungen (Tab. 1). Eine Ausnahme von dieser Regel bildet die tetraploide Rasse von *R. cassubicifolius*. Die Kreuzung *R. cassubicifolius* ( $2n=32$ )  $\times$  *cassubicifolius* ( $2n=16$ ) ergab eine kleine Anzahl samenhältiger Früchte, die sich zum Teil als keimfähig erwiesen haben. Die Samenfertilität ist aber doch gegenüber der Selbstbestäubung beträchtlich herabgesetzt (9,8% gegenüber 39,1%).

Die Ergebnisse der Fertilitätsversuche, die mit der diploiden und sexuellen Rasse von *R. cassubicifolius* ausgeführt wurden, sind weniger klar ausgefallen. Der Samenansatz selbstbestäubter Blüten war im Verhältnis zu den tetraploiden Arten gering. Bedeutend höher stellte sich der Gesamtfruchtansatz nach Kreuzung mit Pollen tetraploider Arten. Die Angabe über die Frequenz samenhältiger Früchte dieser Kreuzungskombination ist aber nicht sicher. Die meisten Früchte wurden, da sie zur Aussaat bestimmt waren, nur nach ihrem äußeren Aussehen gewertet. Da nur ein einziger Same der als gut bewerteten 66 ausgelegten Früchte auskeimte, ist wahrscheinlich, daß die meisten, vielleicht sogar alle Früchte dieser Kreuzungen taub waren. Wie weiter unten gezeigt wird, machen auch die embryologischen Untersuchungen einen solchen Schluß wahrscheinlich.

Um über den entwicklungserregenden Einfluß von art- und gattungsfremden Pollen Aufschluß zu erhalten, wurden auch Kreuzungen mit Blütenstaub von *R. acer*, *bulbosus*, *Caltha palustris* und *Trollius europaeus* durchgeführt. Keiner der vier Versuche ergab ein positives Resultat. Der Pollen der vier genannten Arten ist nicht fähig, die Samen- und Fruchtentwicklung von *R. auricomus* L. anzuregen.

## II. Die Entwicklungsgeschichte des Samens von *R. auricomus* L.

### 1. Die Embryologie nicht bestäubter Fruchtknoten

Nach Haefliger (1943) enthalten Fruchtknoten unbestäubter und kastrierter Blüten, die einen bis zehn Tage nach der Anthese fixiert worden waren, weder Endosperm noch Embryonen. Haefliger schließt daraus auf vollständiges Fehlen der autonomen Entwicklungsfähigkeit der Eizellen pseudogamer Auricomi. In meinen eigenen Versuchen wurde die Zeit für die Fixierung auf 11–23 Tage nach der Anthese ausgedehnt. Die Resultate dieser Versuchsserien (Tab. 2) stimmen mit Haefligers An-

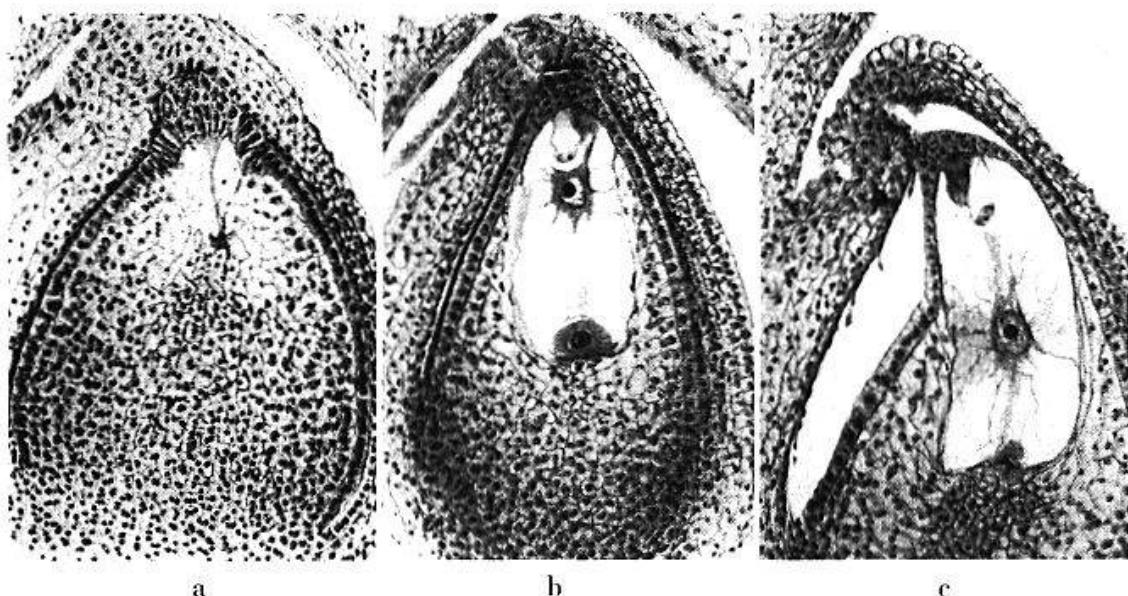


Abb. 2. Längsschnitte durch Samenanlagen nicht bestäubter Blüten. – a) *R. puberulus*, Samenanlage ohne ES. – b) *R. distentus*, 19 Tage nach der Anthese. – c) *R. pseudobifloris*, 11 Tage nach der Anthese. (Vergr. 1:180).

gaben überein. In 98 Samenanlagen von fünf verschiedenen pseudogamen *Auricomi* wurden Embryosäcke gefunden, deren Eizellen und Zentralzellen noch ungeteilt geblieben waren (Abb. 2b, c). Nur eine einzige Samenanlage enthielt Endosperm und einen wenigzelligen Embryo. Beide Gewebe waren abnorm, das Endosperm war zellig statt nucleär und der Embryo unregelmäßig. Vermutlich handelt es sich hier um ein Beispiel autonomer Embryo- und Endospermentwicklung, das etwas mit den von Håkansson (1951) bei *Allium nutans* beobachteten Fällen parthenogenetischer Embryoentwicklung verglichen werden kann.

In Übereinstimmung mit früher publizierten Ergebnissen über die Embryologie bestäubungsreifer Samenanlagen (*Rutishauser* 1954) hat auch die Untersuchung kastrierter Blüten gezeigt, daß ein großer Teil

Tabelle 2  
Embryologie unbestäubter Fruchtknoten von *R. auricomus* L.

Versuchs-pflanze	Alter der Samen-anlage	Anzahl Samen-anlagen	Samen-anlagen degene-riert	EMZ dege-neriert	ES in Ent-wick-lung	ES fertig entwickelt			
						ES abnorm	ES normal	mit Ei-zelle	mit Ei- und Zen-tralzelle
Puberulus	19–21	26	12	1	0	1	1	11	0
Puberulus	23	50	38	0	0	1	2	9	0
Distentus	19	28	0	4	0	3	2	19	0
Pseudobi-formis	11	43	21	7	1	0	2	11	1
Fragifer	15	67	2	7	3	6	1	48	0
Total		214	73	19	4	11	8	98	1

aller Samenanlagen (im Mittel 46%) degeneriert ist oder daß sie degenerierte EMZ (Abb. 2a) oder teratologische ES enthalten. Die Fruchtknotenwand aller untersuchten Gynaeceen war stets unverändert.

## 2. Die Embryologie bestäubter Fruchtknoten

### a) Tetraploide pseudogame Arten

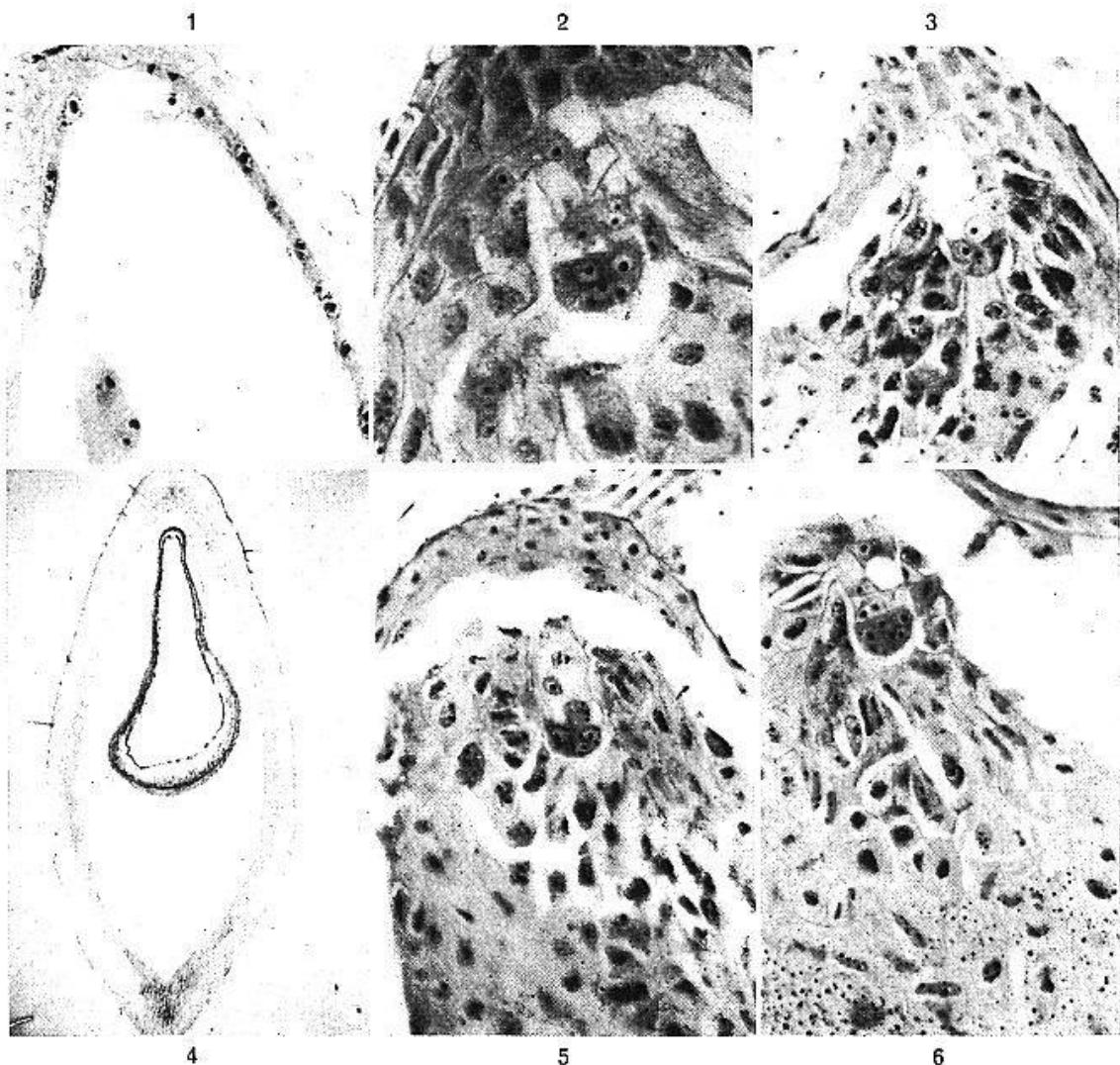
Die Entwicklung des Endosperms und des Embryos tetraploider pseudogamer *Auricomi* wurde an 8–16 Tage alten Samen untersucht. Die Fixierungen erfolgten meist in zweitägigen Intervallen.

#### aa) Die Entwicklung selbstbestäubter Samen

Das Endosperm von 8 Tage alten Samen der Versuchsart *R. puberulus* ist meist einschichtig und nucleär (Taf. I, Fig. 1 und 4). Das Nuzellusgewebe ist vom auswachsenden Endosperm zum größten Teil zusammengedrückt und aufgelöst worden. Überall dort, wo junge Endosperme im Teilungsstadium fixiert worden waren, liegen die Kernspindeln parallel zur Oberfläche. Kurz darauf entstehen Querwände zwischen den einzelnen Kernen, das Endosperm ist cellulär geworden (Taf. III, Fig. 2). Die Spindeln der darauffolgenden Kernteilungen stehen jetzt ausnahmslos senkrecht zur Oberfläche des Endosperms. Auf diese Weise wird das Nährgewebe zweischichtig (Tafel III, Fig. 3, Tafel II, Fig. 4). Da die Spindeln der weiteren Mitosen von nun an die gleiche Lage beibehalten, steigt die Zahl der Gewebeschichten mehr und mehr, bis schließlich der zentrale Hohlraum vollständig ausgefüllt ist (Taf. III, Fig. 1). Die Entwicklung des massiven Endosperms beansprucht ca. 14 bis 16 Tage und wird von den jungen Samen verschieden rasch durchlaufen.

Die Entwicklung des Embryos beginnt erst sehr spät. 8 Tage nach der Bestäubung sind die meisten Eizellen noch ungeteilt (Tafel I, Fig. 1). Auch nachher laufen die Zellteilungen sehr langsam ab. 12 Tage alte Samen von *R. puberulus* und *argoviensis* enthielten zum Teil Eizellen, zum Teil zwei- bis fünfzellige Embryonen (Taf. II, Fig. 4), in 14–16 Tage alten Samen bestehen die Embryonen aus maximal 20 Zellen (Taf. I, Fig. 2 und 3).

Die Fruchtschale der fertilen Früchte entwickelt sich rascher als der Same, so daß zwischen ihnen anfänglich ein großer, lufterfüllter Raum vorhanden ist (Taf. I, Fig. 4). Dieser Raum wird erst sehr spät ausgefüllt. Die Fruchtschale selbst ist aus zehn Zellschichten aufgebaut: zuerst liegt die einschichtige Epidermis, darauf folgt ein bei jungen Früchten chlorophyllhaltiges Mesoderm. Die innersten Schichten bestehen aus Zellen, deren Wände stark verdickt sind und deren Längsachse zum Teil parallel, zum Teil (innerste Schicht) senkrecht zur Längsachse der Frucht orientiert sind (Taf. III, Fig. 1).



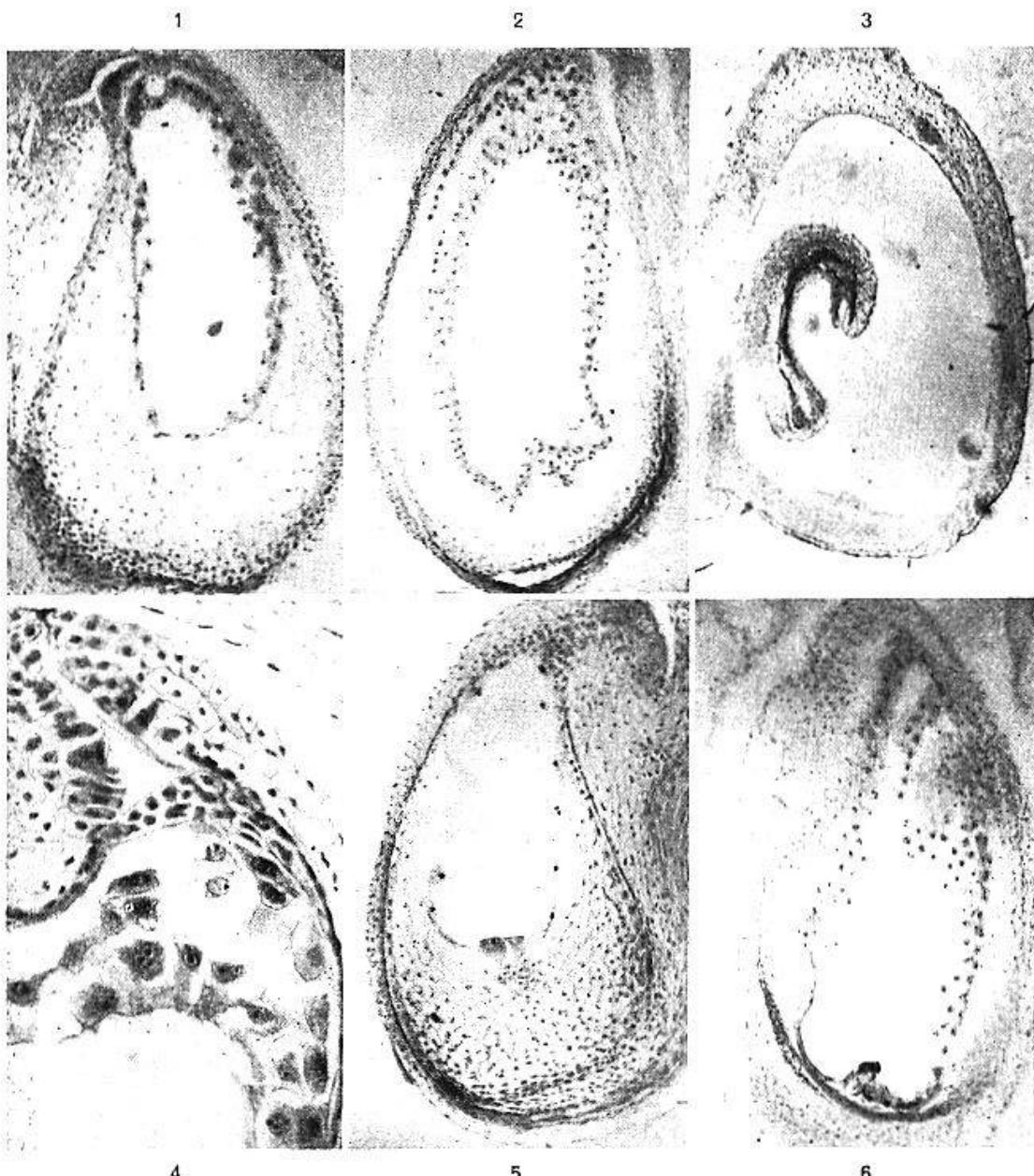
Tafel I

Fig. 1: *R. puberulus* selbstbestäbt., Same 8 Tage alt. Eizelle und nucleäres Endosperm. Vergr. 1 : 250. – Fig. 2 und 3: *R. puberulus* selbstbestäbt. Embryonen und massives Endosperm. Same 16 Tage alt. Vergr. 1 : 360. – Fig. 4: *R. puberulus* selbstbestäbt. Längsschnitt durch Frucht und Same (8 Tage alt). Vergr. 1 : 30. – Fig. 5 und 6: *R. puberulus* × *cassubicifolius* (2n=32). Embryonen und Endosperm 12 Tage alter Samen Vergr. 1 : 240.

#### bb) Die Entwicklung kreuzbestäubter Samen

*4n* × *4n*-Kreuzungen. Die Samen und Früchte der Kreuzung *R. puberulus* × *cassubicifolius* (2n=32) entwickeln sich gleich wie jene der selbstbestäubten Blüten (Taf. I, Fig. 5, 6). Ähnlich dürften sich auch die Samen und Früchte der übrigen *4n* × *4n*-Kreuzungen verhalten. Alle diese Kreuzungskombinationen ergaben ungefähr gleich viele samenhaltige Früchte.

Zu ganz anderen Resultaten führte die Kreuzung *R. argoviensis* × *cassubicifolius* (2n=32). Zunächst entwickelten sich zwar auch die Samen dieser Kreuzungskombination ganz normal (Tab. 3). Schon am 10. Tag aber treten im Chalazagewebe, direkt unter den Antipoden, degenerierte,



Tafel II

Fig. 1–3: *R. puberulus* × *cassubicifolius* ( $2n=16$ ). – Fig. 1: Längsschnitt durch 8 Tage alten Samen. Endosperm nucleär, Eizelle ungeteilt. Vergr. 1 : 90. – Fig. 2: Längsschnitt durch 12 Tage alten Samen. Endosperm cellulär, mehrschichtig. Vergr. 1 : 55. – Fig. 3: Längsschnitt durch Frucht und degenerierten Samen (12 Tage alt). Vergr. 1 : 36. – Fig. 4: *R. argoviensis*, selbstbestäubt. Mikropylares Ende eines 12 Tage alten Samens mit zweizelligem Embryo und zelligem, zweischichtigem Endosperm. Vergr. 1 : 240. – Fig. 5: *R. argoviensis* × *cassubicifolius* ( $2n=16$ ). Längsschnitt durch 8 Tage alten Samen. Vergr. 1 : 100. – Fig. 6: *R. argoviensis* × *cassubicifolius* ( $2n=32$ ). Längsschnitt durch 12 Tage alten Samen. Antipoden und Chalaza degeneriert. Vergr. 1 : 80.

mit Hämatoxylin Heidenhain schwarz gefärbte Zellen auf, die schließlich eine zusammenhängende Schicht bilden und die das Endosperm vom Leitbündel und damit vom Nahrungsstrom abschneiden (Taf. II, Fig. 6). Kurz darauf degenerieren zuerst die Antipoden und schließlich, von der Chalaza her beginnend, auch das Endosperm. 12–14 Tage nach der Be-

stäubung enthalten die meisten Früchte nur kollabierte Samen, deren Inhalt nicht mehr analysiert werden kann. Embryonen ließen sich nur zweimal nachweisen, je ein zweizelliger in einem 10 und in einem 12 Tage alten Samen.

*4n × 2n-Kreuzungen.* Es wurden zwei Versuchsserien vom Typus  $4n \times 2n$  untersucht. Die Samen beider Kreuzungskombinationen, *R. puberulus* ( $2n=32$ )  $\times$  *cassubicifolius* ( $2n=16$ ) und *R. argoviensis* ( $2n=32$ )  $\times$  *cassubicifolius* ( $2n=16$ ), weisen ungefähr den gleichen Entwicklungsablauf auf. 8 Tage nach der Bestäubung sind sowohl Endosperm als auch Eizelle durchaus normal entwickelt. Auffällig ist aber, daß die Endosperme meist kleiner sind als in den Kontrollen (Taf. II, Fig. 1 und 5). Das Nuzellusgewebe bleibt daher zunächst noch zur Hälfte erhalten. Dennoch wird das Wachstum des Endosperms vom Nuzellus nicht beeinträchtigt. In keinem Falle ließ sich nachweisen, daß die Zellen der chalazalen Nuzellusregion stärker auswachsen oder daß sie gar, wie Cooper und Brink (1940) für Samen inkompatibler Kreuzungen von *Nicotiana rustica* nachgewiesen haben, meristematisch werden. Im Gegenteil, in den meisten Samen hält später das Wachstum des Endosperms unter Auflösung des Nuzellusgewebes an und erreicht oft das gleiche Ausmaß wie in den Samen der Kontrollen.

Obwohl nun aber vom Chalazagewebe aus kein anatomisch nachweisbarer entwicklungshemmender Einfluß ausgeht, beginnt zwischen dem 8. und 10. Tag nach der Bestäubung die Degeneration des Endosperms. In vielen Fällen treten erste Anzeichen dafür in der Chalazaregion auf, manchmal auch an anderen Stellen, z. B. in der Umgebung der Eizellen. Im Anschluß an diese Degenerationserscheinungen fallen die Samen zusammen, und ihr Inhalt ist dann meist schwarz gefärbt (Taf. II, Fig. 3). Die Zahl solcher kollabierter Samen erreicht 14 Tage nach der Bestäubung ca. 90%. Parallel mit der Degeneration des Endosperms geht auch ein Zerfall der Antipoden und der Eizellen einher. Embryonen konnten bei den Samen der Kreuzung *R. puberulus*  $\times$  *cassubicifolius* nur dreimal, bei den Samen der Kreuzung *R. argoviensis*  $\times$  *cassubicifolius* nur zweimal beobachtet werden (Tab. 3). Sie waren jeweils zweizellig. Kein einziger älterer Same der Kreuzungskombinationen  $4n \times 2n$  war normal entwickelt. Auch die Fruchtknotenwände wachsen in der Regel nur wenig aus. Sie bleiben stets dünn und durchsichtig und entwickeln nie eine sklerenchymatische Schicht (Taf. II, Fig. 3).

#### b) Diploide sexuelle Arten

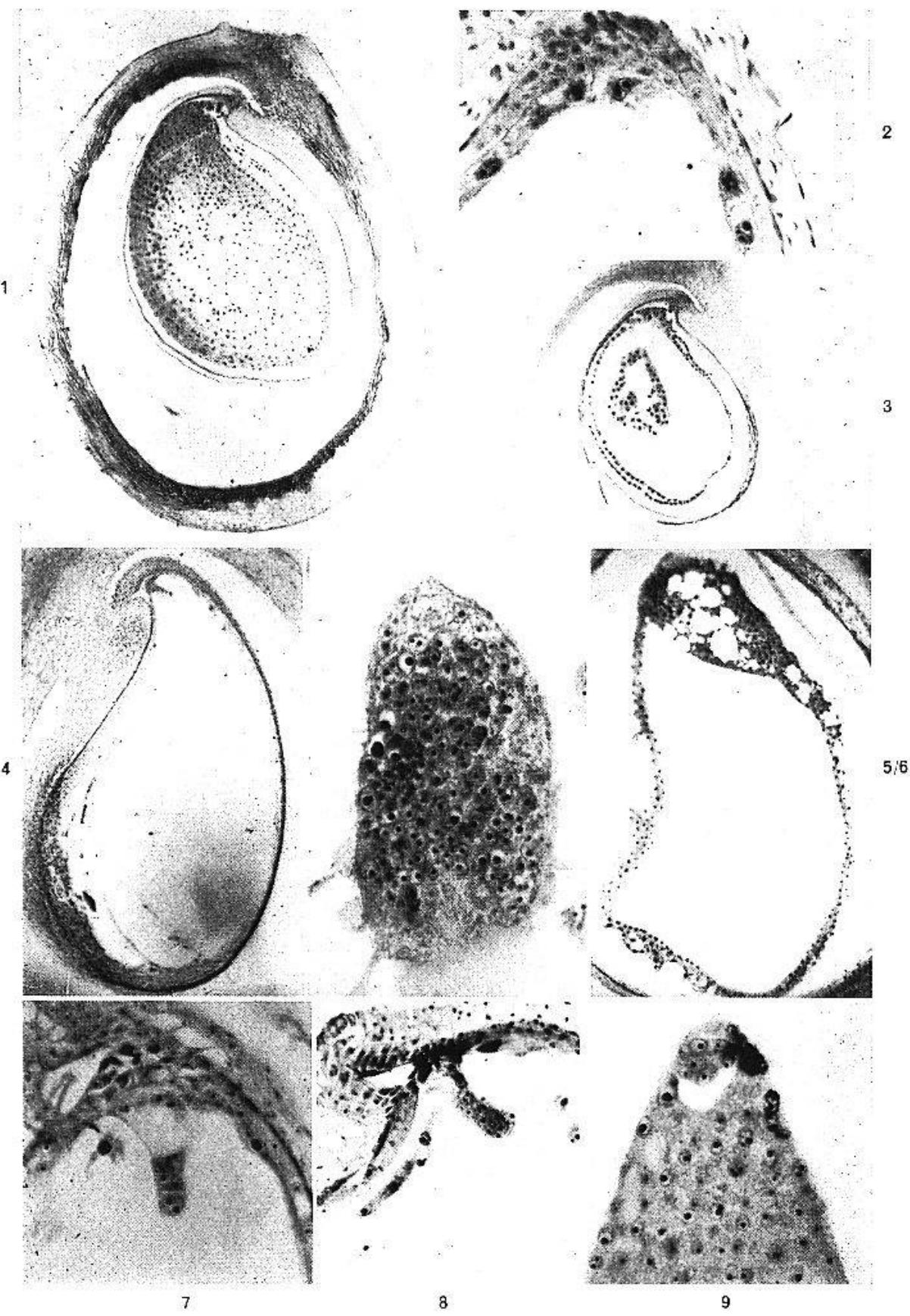
Die Samenentwicklung selbstbestäubter Blüten der diploiden sexuellen Art *R. cassubicifolius* weicht in einem Punkte wesentlich von der

Tabelle 3

Endosperm- und Embryoentwicklung bestäubter Blüten von *R. auricomus* L.

Bestäubungs-kombination	Zahl der Samen	Alter der Samen	Samen mit Eizellen	Samen mit Embryonen			Samen mit Endosperm							
				Zahl der Zellen			End. nuclear	Endosperm cellular				Samen degeneriert		
				2-5	6-10	>10		Zahl der Schichten	1	2	2	massiv		
Puberulus	25	8	16	1	-	-	23	1	2	-	-	-	-	
×	22	12	3	12	-	-	2	-	10	10	-	-	-	
Puberulus	13	14	-	1	4	-	-	-	-	6	7	-	-	
	20	16	-	7	5	1	-	-	-	6	12	2	-	
Puberulus	12	10	4	1	1	-	1	1	5	5	-	-	-	
×	18	12	2	3	2	7	-	-	2	1	15	-	-	
Cassubicifolius (2n=32)	14	14	-	-	-	6	-	-	1	1	10	2	-	
Puberulus	32	8	27	1	-	-	31	1	-	-	-	-	-	
×	28	10	6	1	-	-	15	-	3	-	-	10	-	
Cassubicifolius (2n=16)	29	12	1	1	-	-	1	-	1	2	1	24	-	
	27	13	5	-	-	-	5	-	2	-	1	18	-	
	31	14	-	-	-	-	2	-	1	-	-	28	-	
Argoviensis	20	12	1	10	1	-	7	7	5	1	-	-	-	
×														
Argoviensis	14	8	7	-	-	-	6	1	6	-	1	-	-	
×	14	10	1	1	-	-	6	-	1	-	-	7	-	
Cassubicifolius (2n=32)	15	12	-	1	-	-	-	-	1	-	1	2	12	
	8	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	-	
Argoviensis	13	8	9	-	-	-	11	2	-	-	-	-	-	
×	7	10	7	-	-	-	6	-	-	-	1	-	-	
Cassubicifolius (2n=16)	14	12	9	1	-	-	-	-	1	1	1	9	2	
	15	14	2	-	-	-	-	-	-	-	1	3	11	
	7	16	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	6	
Cassubicifolius (2n=16) ×	13	8	-	9	2	-	13	-	-	-	-	-	-	
	5	10	-	5	-	-	5	-	-	-	-	-	-	
Cassubicifolius (2n=16)	2	12	-	-	2	-	-	-	-	1	1	-	-	
Cassubicifolius (2n=16) ×	17	8	3	14	-	-	17	-	-	-	-	-	-	
	17	10	-	13	2	-	17	-	-	-	-	-	-	
Puberulus	29	12	-	14	7	5	26	-	-	-	-	-	3	
	30	13	-	5	3	-	22 <sup>1</sup>	-	-	1	-	-	7	
	17	14	-	2	3	6	14 <sup>2</sup>	-	-	1	-	-	2	
	17	16	-	1	1	5	11 <sup>3</sup>	-	-	-	-	-	6	

<sup>1</sup> davon 16 Endosperme mit Kernhaufen<sup>2</sup> davon 9 Endosperme mit Kernhaufen<sup>3</sup> davon 7 Endosperme mit Kernhaufen



Legende auf der folgenden Seite

Tafel III

Samenentwicklung selbstbestäubter tetraploider *Auricomi* ab. Die Eizellen sind schon am 8. Tage nach der Bestäubung ausnahmslos zu zweibis zehnzelligen Embryonen ausgewachsen (Taf. III, Fig. 7). Das Endosperm ist dann noch nucleär und einschichtig (Tab. 3).

Die Samen der Kreuzungskombination *R. cassubicifolius* ( $2n=16$ )  $\times$  *puberulus* ( $2n=32$ ) verhalten sich zunächst gleich wie die Kontrollen. Die Endosperme 8 Tage alter Samen sind nucleär und einschichtig, die Eizellen größtenteils zu Embryonen umgewandelt (Taf. III, Fig. 4). Auch gegenüber 10tägigen Samen der Kontrollen ergeben sich noch keine wesentlichen Unterschiede. Beträchtliche Differenzen treten aber am 12. Tage auf: Die Endosperme aller 26 analysierten Samen sind nucleär, kein einziger hat das celluläre Stadium erreicht. Dieser Zustand hält auch weiterhin an. Von 44 zum Teil sehr großen Endospermen der Altersstufen von 13–16 Tagen waren nur zwei cellulär, alle übrigen nucleär. Das hybride Endosperm vermag also offenbar die celluläre Entwicklungsstufe nur selten zu erreichen. Gleichzeitig mit diesem Entwicklungsstop treten auch andere Anomalien auf. Während die Kerne des normalen nucleären Endosperms regelmäßig über dessen dünne Plasmaschicht verteilt sind, treten bei älteren Endospermen der  $2n \times 4n$ -Kreuzungen sehr häufig ausgedehnte, unregelmäßige Kernhaufen auf, in welchen die Kerne dicht gepackt sowohl neben- wie auch hintereinander liegen (Taf. III, Fig. 5 und 6). Der Ablauf der Mitosen in solchen Endospermen ist meist gestört, indem Brücken und hantelförmige Kerne auftreten, die auf spontane Chromosomenbrüche hinweisen. Ältere Endosperme enthalten ausnahmslos Riesenkerne.

Obwohl sich die Endosperme stets unregelmäßig entwickeln, geht die Entwicklung der Embryonen doch weiter. Viele Embryonen 16 Tage alter Samen sind aus zehn bis zwanzig Zellen aufgebaut (Taf. III, Fig. 8 und 9). Die Anordnung und der Bau der Zellen lassen aber erkennen, daß auch ihr Wachstum gestört ist.

Die Fruchtwand der  $2n \times 4n$ -Kreuzungen beteiligt sich auffälliger-

---

Fig. 1: *R. puberulus*, selbstbestäubt. Längsschnitt durch 12 Tage alte Frucht. Same mit massivem Endosperm und 2 Embryonen. Vergr. 1 : 30. – Fig. 2: *R. puberulus*  $\times$  *cassubicifolius* ( $2n=16$ ). Same 8 Tage alt. Eizelle degenerierend und celluläres einschichtiges Endosperm. Vergr. 1 : 360. – Fig. 3: *R. puberulus*, selbstbestäubt. Längsschnitt durch 10 Tage alten Samen. Endosperm zweischichtig, cellulär. Vergr. 1 : 30. – Fig. 4–6: *R. cassubicifolius* ( $2n=16$ )  $\times$  *puberulus*. – Fig. 4: Längsschnitt durch 8 Tage alten Samen. Endosperm nucleär, Embryo mehrzellig. Vergr. 1 : 60. – Fig. 5: Teil eines 16 Tage alten Endosperms mit Kernhaufen. Vergr. 1 : 240. – Fig. 6: Endosperm, 16 Tage alt, mit großen Vakuolen und Kernhaufen. Vergr. 1 : 55. – Fig. 7: *R. cassubicifolius*, ( $2n=16$ ) selbstbestäubt. Embryo eines 8 Tage alten Samens. Vergr. 1 : 300. – Fig. 8 und 9: *R. cassubicifolius* ( $2n=16$ )  $\times$  *puberulus*. Embryonen 12 und 16 Tage alter Samen. Vergr. 1 : 240.

weise an den Degenerationserscheinungen nicht. Sie ist meist ebensogut ausgebildet wie bei den Kontrollen.

16 Tage nach der Bestäubung enthalten die meisten Früchte der  $2n \times 4n$ -Kreuzungen Samen von normaler Größe. Sie weisen aber stets einen großen von Endosperm umgebenen Hohlraum auf; seltener sind sie zusammengedrückt und liegen dann als schmale Schuppen der Innenwand der Früchte an.

### III. Besprechung der Ergebnisse

#### 1. Entwicklungserregung der Eizelle

Die Eizellen pseudogamer *Auricomi* entwickeln sich nur unter der Voraussetzung, daß zuvor eine Bestäubung der Blüten stattgefunden hat. Sie sind also nicht autonom entwicklungsfähig. In diesem Punkte unterscheiden sich die pseudogamen *Auricomi* wesentlich von anderen Pseudogamen, wie *Potentilla* (Gentscheff und Gustafsson 1940, Rutishauser 1943), *Poa pratensis* und *alpina* (Åkerberg 1942, Håkansson 1943) und *Parthenium* (Esau 1946), wo parthenogenetische, von Bestäubung unabhängige Embryoentwicklung mehrfach nachgewiesen werden konnte.

Auf welche Weise die Entwicklungserregung der Eizellen bei pseudogamen Pflanzen mit induziertem Embryowachstum erfolgt, konnte bisher noch nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Da bei den meisten Arten der Gattung *Ranunculus* beide Spermakerne mit den Polkernen verschmelzen (doppelte Befruchtung der Zentralzelle, vgl. Rutishauser 1954), kommt *Semigamie* (Battaglia 1945) oder ein anderer direkter Einfluß des Spermakernes nicht in Frage. Dagegen bestehen gute Gründe dafür, daß dem Endosperm bei der Ingangsetzung der Samen- und Embryoentwicklung eine entscheidende Bedeutung zukommt. Kreuzungsversuche zwischen tetraploiden *Auricomi* einerseits, sowie tetra- und diploiden Sippen der gleichen Art anderseits, haben gezeigt, daß die normale Ausbildung von Embryonen wesentlich vom Vorhandensein und Entwicklungszustand des Endosperms abhängt. Samen selbstbestäubter Blüten und solche aus Kreuzungen der Kombination  $4n \times 4n$  sind wenigstens zum Teil keimfähig (ausgenommen allerdings eine Rasse von *R. argoviensis*, wo aber besondere Verhältnisse vorliegen). Sie enthalten alle normale Endosperm. Die Früchte und Samen der Kreuzungskombination  $4n \times 2n$  sind dagegen stets unvollständig entwickelt. Ihr Endosperm wächst langsamer und degeneriert ausnahmslos; die Eizellen der meisten Samen teilen sich nicht. Es ist daher wahrscheinlich, daß die Entwicklungserregung der Eizellen pseudogamer *Auricomi* und die Entwicklungsregulation ihrer Embryonen vom auswachsenden Endosperm ausgeht.

Ob auch der Samen- und Fruchtschale bei der Ingangsetzung der Embryoentwicklung eine Bedeutung zukommt, läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen. *Fagerlinds* Hypothese, wonach bei *R. auricomus* und *Rudbeckia laciniata* der entscheidende Anstoß zur Entwicklung des Embryo vom Fruchtblattgewebe ausgehe, läßt sich aber kaum aufrechterhalten. Die Fruchtschale ist nur bei den Samen der  $4n \times 2n$ -Kreuzungen unvollständig ausgebildet. Die Fruchtwand der ebenfalls inkompatiblen  $2n \times 4n$ -Kreuzungen ist durchaus normal entwickelt.

Die Entwicklung von Embryonen bei den Samen der Kreuzungskombination  $2n \times 4n$ , also der Kreuzung zwischen sexuellen und pseudogamen Arten der Gattung *Ranunculus*, wird vermutlich nicht vom Endosperm ausgelöst, sondern dürfte durch die Befruchtung der Eizellen gegeben sein. Dagegen deutet die Degeneration des Embryos in diesen Samen darauf hin, daß auch die Entwicklung befruchteter Embryonen vom Endosperm beeinflußt wird.

## 2. Entwicklungserregung und Degeneration des Endosperms

Es ist früher (*Rutishauser* 1954) gezeigt worden, daß das Endosperm aller apomiktischen Auricomi in der Regel befruchtet ist. Von Bestäubung unabhängige Entwicklung der Zentralzelle kommt zwar vor, ist aber recht selten. Es ist zudem unwahrscheinlich, daß sich solche Endosperme auch normal entwickeln.

Obwohl nun aber die Verschmelzung von einem oder zwei Spermakernen mit den beiden Polkernen die Zentralzelle zur Entwicklung anregt, ist damit doch die Ausbildung eines funktionsfähigen Endosperms noch nicht gewährleistet. In allen Samen der Kreuzungskombinationen  $2n \times 4n$  und  $4n \times 2n$  begann es schon kurze Zeit nach der Bestäubung zu degenerieren. Wohlausgebildete, keimfähige Samen entstanden in keiner der beiden Kreuzungsserien.

Über die Ursachen der Endospermdegeneration ist schon viel diskutiert worden. *Brink* und *Cooper* (1947) machen dafür die verzögerte Entwicklungsgeschwindigkeit des Nährgewebes verantwortlich und eine damit in Zusammenhang stehende Störung des Gleichgewichts der am Aufbau des Samens beteiligten Gewebe (somatoplasic theory). In selbstbestäubten Blüten von *Medicago sativa* (*Brink* und *Cooper* 1940) ebenso wie in Samen der Kreuzung *Nicotiana rustica*  $\times$  *glutinosa* (*Cooper* und *Brink* 1940) wächst das Endosperm langsamer aus als in Samen kompatibler Kreuzungen; das sporogene Gewebe des Nuzellus wird darauf meristematisch, es dehnt sich auf Kosten des Endosperms aus und schneidet es schließlich vom Nahrungsstrom ab. Als Folge dieser Gleich-

gewichtsstörung tritt Degeneration des Endosperms und später Degeneration des Embryos ein.

Zu einem etwas abweichenden Ergebnis gelangten *Satina*, *Rappaport* und *Blakeslee* (1950) auf Grund von Kreuzungsversuchen zwischen tetraploiden und diploiden Rassen von *Datura stramonium*. In  $4n \times 2n$ -Kreuzungen entstehen aus den inneren Schichten der Samenschale (Endothelium) Tumore. Sie geben eine milchige oder käsig Flüssigkeit ab, welche die Fähigkeit hat, sowohl Endosperm als auch Embryo aufzulösen. Injektionen mit dieser Substanz in gesunde Samen haben dieselbe Wirkung. Die Degeneration des Endosperms beruht also in den Versuchen von *Rappaport* u. Mitarb. (1950) nicht auf einem Unterbruch des Nahrungsstromes, sondern ist eher einer Störung des Stoffwechsels der Samen zuzuschreiben.

*Müntzing* (1933) schließlich hat die Ansicht vertreten, daß die Samensterilität von Kreuzungen zwischen Eltern mit verschiedenen somatischen Chromosomenzahlen auf Änderungen des normalen Verhältnisses zwischen den Chromosomenzahlen der drei Gewebe beruhen könnte, die am Aufbau des Samens beteiligt sind, nämlich dem sporogenen Gewebe, dem Endosperm und dem Embryo. Das normale Zahlenverhältnis ist bei den meisten sexuellen Blütenpflanzen  $2 : 3 : 2$ , in  $4n \times 2n$ -Kreuzungen ist es  $4 : 5 : 3$ , in  $2n \times 4n$ -Kreuzungen  $2 : 4 : 3$ . Da Änderungen des Polyploidiegrades eines Gewebes auch Änderungen im physiologischen Verhalten hervorrufen können, wird angenommen, daß die Samensterilität, welche nach Kreuzungen zwischen Eltern mit verschiedenen Polyploidiegraden häufig auftreten, auf Abweichungen vom Zahlenverhältnis  $2 : 3 : 2$  zurückgeht.

Die mit sexuellen und pseudogamen *Auricomi* erhaltenen Versuchsergebnisse lassen sich nur zum Teil auf Grund der oben genannten Ergebnisse und Auffassungen erklären. Die Endosperme der Kreuzungen  $4n \times 2n$  und  $2n \times 4n$  wuchsen zwar ebenfalls langsamer aus als in den Samen selbstbestäubter Blüten. Dennoch treten aber in keinem der analysierten Samen Zellwucherungen auf. Nur in den jungen Samen einer einzigen Kreuzung, nämlich von *R. argoviensis*  $\times$  *cassubicifolius* ( $2n=32$ ), lassen sich im Gewebe der Chalaza ausgedehnte Degenerationserscheinungen beobachten. Sie umfassen gewöhnlich die gesamte Basis des Nuzellus und gehen stets der Degeneration des Embryos voraus. Da die Pflanze, bei welcher dieses Verhalten gefunden wurde, auch nach Selbstbestäubung nur selten Samen ansetzt, halte ich es für wahrscheinlich, daß in diesem speziellen Falle eine vermutlich genetisch bedingte Störung des Chalazawachstums vorliegt.

In allen übrigen Kreuzungen konnten keine derartigen Erscheinungen

beobachtet werden. Das Chalazagewebe wird weder aktiv und meristatisch, noch zeigen sich Wachstumsvorgänge, die zur Bildung von Tumoren führen. In der Regel wird der Nuzellus bis auf geringe Spuren vom auswachsenden Endosperm aufgelöst. Es scheint mir daher wahrscheinlich, daß der Zusammenbruch der Samenentwicklung vom Endosperm selbst, eventuell sogar von ihm allein ausgeht. Das wird besonders deutlich bei den Samen der Kreuzung  $2n \times 4n$ . Wie oben gezeigt worden ist, treten in allen Endospermen dieser Kreuzung Riesenkerne auf. In den Endospermen der selbstbestäubten Blüten fehlen sie dagegen vollständig. Dieser Befund zeigt, daß durch die Einführung fremder Genome in die Zentralzellen von *R. cassubicifolius* Störungen des Kernteilungsverlaufes induziert werden, die einen derartigen Umfang annehmen können, daß sie schließlich ein normales Wachstum des Endospermgewebes verunmöglichen. Zur gleichen Auffassung ist auch Brocke (unpubliziert) auf Grund von Kreuzungsversuchen mit Lilien und Hyazinthen gelangt.

Für die hier vertretene Auffassung, daß der Zusammenbruch der Samenentwicklung bei  $4n \times 2n$ - und  $2n \times 4n$ -Kreuzungen auf Störungen des Endospermwachstums allein beruhen, spricht auch der Befund, daß keine deutlich feststellbare Beziehung zwischen Samenfertilität einerseits und dem Verhältnis zwischen den Chromosomenzahlen von sporengem Gewebe, Endosperm und Embryo anderseits besteht. Umfangreiche Chromosomenzählungen haben ergeben (vgl. Rutishauser 1954), daß die Endosperme der Auricomi in verschiedenen Kreuzungskombinationen die folgenden Polyploidiegrade aufweisen:

Tabelle 4  
Chromosomenzahlen selbst- und kreuzbestäubter Endosperme von *R. auricomus*

Samenpflanze	Kreuzungskombination	Chromosomenzahlen der Endosperme							
		24	32	40	48	64	72	80	96
<i>Puberulus</i>	$4n \times 4n$	—	2	—	—	—	—	5	75
	$4n \times 2n$	—	—	—	1	—	—	17	—
<i>Argoviensis</i>	$4n \times 4n$	—	—	—	2	—	—	7	3
	$4n \times 2n$	—	—	2	—	—	1	10	—

Wird 8 als die Basiszahl für die Auricomi bezeichnet, so ist also zu erwarten, daß die meisten Samen von *R. puberulus* nach  $4n \times 4n$ -Kreuzungen duodecaploide Endosperme enthalten ( $12n=96$ ), jene von *R. argoviensis* vorwiegend decaploide ( $10n=80$ ). In den Endospermen der  $4n \times 2n$ -Kreuzungen beider Arten herrscht dagegen übereinstimmend die decaploide Zahl vor.

Aus Tab. 5 ist ersichtlich, daß bei den apomiktischen Auricomi das Genomverhältnis von sporogenem Gewebe : Endosperm : Embryo nur wenig schwankt. Es erscheinen die Verhältniszahlen 1 : 3 : 1 und 1:2,5:1. Dennoch bestehen zwischen den einzelnen Kombinationen in bezug auf die Fertilität beträchtliche Unterschiede. *R. puberulus* ist fertil (allerdings stets nur partiell) beim Genomverhältnis 1:3:1, wird aber total steril, wenn dieser Verhältniswert auf 1:2,5:1 sinkt. *R. argoviensis* setzt im letzteren Falle ( $4n \times 4n$ -Kreuzung) gut Samen an und wird beim gleichen Verhältniswert total steril, wenn mit Pollen der diploiden sexuellen Rasse von *R. cassubicifolius* bestäubt wurde.

Tabelle 5

Fertilität und Polyploidie des Endosperms. –  $P_{32} = R. puberulus$  ( $2n = 32$ ),  $A_{32} = R. argoviensis$  ( $2n = 32$ ),  $C_{32} = R. cassubicifolius$  ( $2n = 32$ ),  $C_{16} = R. cassubicifolius$  ( $2n = 16$ ).

Kreuzung	Häufigste Chromosomenzahl im Endosperm	Polyploidiegrad des Endosperms	Genomformel	Verhältnis der Genome im Endosperm	Sporogenes Gewebe zu Endosperm zu Embryo	Samenfertilität
$P_{32}P_{32}$	96	12n	$P_{12}$	$\infty : 0$	1 : 3 : 1	fertil
$P_{32}C_{32}$	96	12n	$P_8C_4$	2 : 1	1 : 3 : 1	fertil
$P_{32}C_{16}$	80	10n	$P_8C_2$	4 : 1	1 : 2,5 : 1	steril
$A_{32}A_{32}$	80	10n	$A_{10}$	$\infty : 0$	1 : 2,5 : 1	fertil
$A_{32}C_{16}$	80	10n	$A_8C_2$	4 : 1	1 : 2,5 : 1	steril

Der Übergang vom 1:3:1-Verhältnis zum 1:2,5:1-Verhältnis ist also im einen Falle ( $4n \times 2n$ -Kreuzungen) mit totaler Sterilität verbunden, im anderen (Selbstung von *R. argoviensis*) dagegen nicht. Es ist daher nicht wahrscheinlich, daß bei den pseudogamen Auricomi dem Genomverhältnis von sporogenem Gewebe : Endosperm : Embryo eine entscheidende Bedeutung beim Ablauf der Samenentwicklung zukommt.

Die Ursachen, die zur Degeneration des Endosperms der  $4n \times 2n$ -Kreuzungen führen, sind noch unbekannt. Da bei den pseudogamen Auricomi im Anschluß an die Bestäubung nur das Endosperm genetisch verändert wird, darf zwar angenommen werden, daß die Unterschiede im Entwicklungsablauf der Endosperme Reaktionen dieser Gewebe auf Änderungen seiner genetischen Struktur darstellen. Entwicklungsstörungen treten nur in hybriden Endospermen auf.

Auffälligerweise besteht aber keine deutliche Parallelie zwischen Fertilität und Genomformel der Endosperme. Die Samen der Kreuzung *R. puberulus*  $\times$  *cassubicifolius* ( $2n = 32$ ) sind ebensogut ausgebildet wie jene der Selbstungen, die Samen der Kreuzung *R. puberulus*  $\times$  *cassubicifolius* ( $2n = 16$ ) dagegen nicht. Durch die Verbindung von zwei *Cassu-*

*bicifolius*-Genomen mit den acht *Puberulus*-Genomen wird also die Endospermentwicklung gestört; die Einführung von vier *Cassubicifolius*-Genomen hat dagegen auf das Endospermwachstum keinen ungünstigen Einfluß.

Weder aus den quantitativen Beziehungen zwischen der Genomzahl der drei am Aufbau des Samens beteiligten Gewebe, noch aus der qualitativen Zusammensetzung der Endospermkerne allein lassen sich klare Beziehungen zur Fertilität ableiten. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß die Ursache für den Zusammenbruch der Endospermentwicklung in Samen inkompatibler Kreuzungen von *R. auricomus* komplexer Natur ist. Dafür spricht auch der Befund der embryologischen Untersuchungen; die Degeneration des Endosperms erfolgt bei den verschiedenen Kreuzungen nicht in gleicher Weise. Wie bei den Secaleversuchen von Håkansson und Ellerström (1950) bestehen hinsichtlich des cellulären Aufbaus des hybriden Endosperms, im Verhalten ihrer Kerne und in bezug auf den Zeitpunkt ihres Zerfalls große Unterschiede.

In unseren Auricomusversuchen sind Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten oder wenigstens Kleinarten ausgeführt worden, die sowohl in ihrer genetischen Konstitution und Chromosomenzahl als auch in ihrer Fortpflanzungsweise voneinander abweichen. Geändert wurde in den Samen dieser Kreuzungen die qualitative und die quantitative Zusammensetzung der Endospermkerne. Beide Faktoren könnten den Ablauf der Endospermentwicklung beeinflußt haben.

### 3. Der Samenansatz bei *Ranunculus auricomus*

Der Samenansatz von *R. auricomus* ist nie total. Er beträgt im Maximum 61,3% und sinkt je nach der Bestäubungskombination bis auf 0%. Als Ursachen für die Samensterilität pseudogamer Arten von *R. auricomus* kommen nach meinen Kreuzungsversuchen und embryologischen Untersuchungen mehrere Faktoren in Betracht. Sie greifen an drei verschiedenen Orten, nämlich am Gametophyten, am Endosperm und am sporogenen Gewebe des Samens an und wirken sich in folgender Weise auf die Entwicklung des Samens bzw. der Samenanlage aus:

1. Die EMZ degeneriert, ohne daß eine apospore Embryosackinitiale gebildet wird. Solche Samenanlagen enthalten keine Gametophyten und entwickeln sich infolgedessen nicht weiter.
2. Die Entwicklung des weiblichen Gametophyten ist gestört. Es entstehen teratologische ES, deren Eiapparate entweder abnorme Form oder Lage aufweisen oder überhaupt fehlen.
3. Das sporogene Gewebe der Chalaza degeneriert und schneidet das Endosperm und den Embryo vom Nahrungsstrom ab. Ob die Qualität

des Pollens auf diese Form der Samensterilität, die nur bei einer einzigen Versuchspflanze gefunden wurde, einen Einfluß hat, läßt sich vorläufig nicht bestimmen, ist aber deshalb nicht wahrscheinlich, weil auch die Früchte selbst- und freibestäubter Blüten meist taub sind.

4. Das Endosperm degeneriert und zieht die Degeneration des Embryos nach sich. Wie oben ausführlich dargelegt wurde, hängt das Ausmaß dieser Entwicklungsstörung von der Bestäubungskombination ab. Sie kann, da sie nur im Anschluß an eine Befruchtung auftritt, mit der zygotischen Sterilität verglichen werden.

Die unter Punkt 1 und 2 aufgezählten Formen der Samensterilität sind schon bei anderen *Ranunculus*-arten aufgefunden worden. *Metcalf* (1939) gibt an, daß bei triploiden, viviparen Vertretern von *R. ficaria* Samenanlagen vorkommen, die keinen oder nur einen unvollkommen entwickelten ES enthalten. Daneben existieren noch andere Degenerationserscheinungen, wie Zusammenbruch der Nuzellusentwicklung und Ausfüllung der ES-Höhle mit somatischem Gewebe. Sie sind ferner oft begleitet von einer Tendenz zu unvollständiger Blütenentwicklung und können daher wohl, wie besonders *Gustafsson* (1946) betont, als Beispiele diplontischer Sterilität aufgefaßt werden. Vermutlich gehört hierher auch die unter Punkt 3 aufgeführte Form der Samensterilität, Degeneration des Chalazagewebes mit nachfolgendem Zusammenbruch der Endosperm- und Embryoentwicklung.

### Zusammenfassung

1. Es wurde die Samenfertilität von 5 tetraploiden, pseudogamen und einer diploiden, sexuellen Art von *R. auricomus* s. l. untersucht. Alle Selbstbestäubungen und  $4n \times 4n$ -Kreuzbestäubungen waren fertil, die  $4n \times 2n$ - und  $2n \times 4n$ -Kreuzungen erwiesen sich dagegen als inkompatibel.

2. In den Samenanlagen kastrierter und nicht bestäubter Blüten teilten sich in der Regel weder die Eizelle noch die Zentralzelle.

3. In den Samen selbstbestäubter Blüten von pseudogamen Arten eilt die Endospermentwicklung der Entwicklung des Embryos voraus. Dasselbe trifft für  $4n \times 4n$ -Kreuzungen zu und gilt auch für die sexuell Diploiden, wo aber die Embryoentwicklung früher einsetzt als bei den Tetraploiden.

4. Die meisten Samen der  $4n \times 2n$ - und  $2n \times 4n$ -Kreuzungen enthalten Endosperm. In den  $4n \times 2n$ -Samen degeneriert das Endosperm im zellulären Entwicklungsstadium, während in den  $2n \times 4n$ -Samen die Degeneration früher einsetzt. In den letzteren zeigen alle Endosperme Riesenkerne oder gestörte Mitosen.

5. Die Eizellen der  $4n \times 2n$ -Samen teilen sich in der Regel nicht, sondern gehen gleichzeitig mit der Degeneration des Endosperms oder kurz nachher zugrunde.

6. Es wird geschlossen, daß die Eizellen der pseudogamen Arten von *R. auricomus* nur dann Embryonen ausbilden, wenn normales, befruchtetes Endosperm entwickelt worden ist. Fehlt das Endosperm oder entwickelt es sich nicht normal, so ist die Eizelle nicht fähig, sich zu teilen. Die Degeneration des Endospermes ist primäre Ursache für die Sterilität der  $4n \times 2n$ - und  $2n \times 4n$ -Kreuzungen.

#### Résumé

1. L'auteur a contrôlé la fertilité des graines de 5 tetraploïdes pseudogames et d'une espèce diploïde, sexuée de *R. auricomus*. Toutes les auto-fécondations et les fécondations croisées  $4n \times 4n$  ont été fertiles, les  $4n \times 2n$  et les  $2n \times 4n$  par contre ont été stériles.

2. Dans l'organe de reproduction des fleurs castrées et non fécondées, on ne vit se former ni la cellule œuf, ni la cellule centrale.

3. Dans la graine des fleurs autofécondées d'espèces pseudogames, le développement de l'endosperme précède le développement de l'embryon. On retrouve le même phénomène dans les croisements  $4n \times 4n$  et pour les diploïdes sexués, chez lesquels cependant le développement de l'embryon commence avant celui des tetraploïdes.

4. La majorité des graines des croisements  $4n \times 2n$  et  $2n \times 4n$  contient un endosperme. Dans les graines des croisements  $4n \times 2n$ , l'endosperme dégénère au stade du développement cellulaire, tandis que dans les croisements  $2n \times 4n$ , la dégénérescence commence plus tôt. Dans ce dernier cas, tous les endospermes montrent des noyaux géants ou des mitoses anormales.

5. La cellule œuf des graines  $4n \times 2n$  ne se divise pas en général, mais dégénère de pair avec l'endosperme et disparaît.

6. L'auteur conclut en soulignant que les cellules œuf des souches pseudogames de *R. auricomus* ne développent des embryons que lorsqu'il s'est développé un endosperme normal, fécondé. Si l'endosperme manque ou se développe d'une manière insuffisante, la cellule œuf est incapable de se diviser. La dégénérescence de l'endosperme est la cause primordiale de la stérilité des croisements  $4n \times 2n$  et  $2n \times 4n$ .

#### Riassunto

1. Si esaminò la fertilità dei semi di 5 tipi tetraploidì pseudogami e di uno diploide sessuale di *R. auricomus* s. l. Tutte le autoimpollinazioni e le impollinazioni incrociate  $4n \times 4n$  furono fertili, gli incroci  $4n \times 2n$  e  $2n \times 4n$  risultarono invece incompatibili.

2. Nei semi di fiori castrati e non fecondati non si divisero di regola né la cellula uovo né la cellula centrale.

3. Nei semi di fiori pseudogami autofecondati lo sviluppo dell'embrione è preceduto dalla formazione dell'endosperma. La stessa cosa si verifica negli incroci  $4n \times 4n$  come pure nelle diploidi sessuali, nelle quali tuttavia lo sviluppo dell'embrione inizia prima che nelle tetraploidi.

4. La maggior parte dei semi degli incroci  $4n \times 2n$  e  $2n \times 4n$  contengono endosperma. Nei semi  $4n \times 2n$  l'endosperma degenera nello stadio di sviluppo cellulare, mentre nei semi  $2n \times 4n$  la degenerazione comincia prima. In questi ultimi, tutti gli endospermi mostrano nuclei giganti oppure mitosi deformate.

5. Le cellule uovo dei semi  $4n \times 2n$  non si dividono di regola, ma periscono contemporaneamente alla degenerazione dell'endosperma o subito dopo.

6. Si conclude che le cellule uovo dei tipi pseudogami di *R. auricomus* generano embrioni soltanto se è stato formato endosperma normale fecondato. Se l'endosperma manca oppure non si è sviluppato normalmente, la cellula uovo non è in grado di dividersi. La degenerazione dell'endosperma è la causa prima della sterilità degli incroci  $4n \times 2n$  e  $2n \times 4n$ .

### *Summary*

1. Seed fertility of 5 tetraploid pseudogamous species and one diploid sexual species of *R. auricomus* was investigated. All self-pollinations and  $4n \times 4n$  cross pollinations were fertile, but  $4n \times 2n$  and  $2n \times 4n$  crosses proved incompatible.

2. In ovules of emasculated and non-fertilized flowers generally neither the egg cell nor the central cell divide.

3. In seeds from self-fertilization of  $4n$  pseudogamous species, endosperm development precedes that of the egg cells, and similarly in  $4n \times 4n$  crosses. The same is true also of the sexual diploids where development of the embryo is earlier than in tetraploids.

4. Most of the seeds in  $4n \times 2n$  and  $2n \times 4n$  crosses contain endosperm. In  $4n \times 2n$  seeds the endosperm degenerates at the cellular stage of development, whilst in  $2n \times 4n$  seeds degeneration is generally earlier. In the end, all endosperms show giant nuclei and errors in division.

5. Generally the egg cells of  $4n \times 2n$  seeds do not divide but die with degeneration of the endosperm, or soon after.

6. It is concluded that the egg cell of pseudogamous *R. auricomus* needs stimulation from the endosperm for successful development. With abnormal development or absence of the endosperm, the egg cell is not

able to divide. Thus, the primary cause of infertility in  $4n \times 2n$  and  $2n \times 4n$  crosses is the degeneration of the endosperm.

*Akerberg, E.*: Hereditas (Lund) **28**, 1 (1942). — *Battaglia, E.*: Soc. Bot. Ital. N. S. **53**, 483 und **54**, 1 (1947). — *Brink, R. A.*, und *Cooper, D. C.*: Bot. Gaz. **102**, 1 (1940); Bot. Rev. **13**, Nr. 8, 9 (1947). — *Cooper, D. C.*, und *Brink, R. A.*: Genetics **25**, 593 (1940); Bot. Gaz. **111**, 139 (1949). — *Esau, K.*: Hilgardia **17**, 61 (1946). — *Fagerlind, F.*: Acta Horti Bergiani **14**, 39 (1946). — *Gentscheff, G.*, und *Gustafsson, A.*: Bot. Not. **1940**, 109. — *Gustafsson, A.*: Lunds Univ. Årsskr. **42**, 1 (1946). — *Häkansson, A.*: Hereditas (Lund) **29**, 25 (1943); **38**, 425 (1952); **39**, 57 (1953). — *Häkansson, A.*, und *Ellerström, S.*: Hereditas **36**, 256 (1950). — *Metcalf, C. R.*: Ann. Bot. N. S. **3**, 91 (1939). — *Müntzing, A.*: Hereditas (Lund) **18**, 33 (1939). — *Rappaport, J.*, *Satina, S.*, und *Blakeslee, A. F.*: Amer. J. Bot. **37**, 586 (1950). — *Rutishauser, A.*: Ber. Schweiz. Bot. Ges. **53**, 5 (1943); Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen **25** (1954). — *Satina, S.*, *Rappaport, J.*, und *Blakeslee, A. F.*: Amer. J. Bot. **37**, 576 (1950).



