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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 59 (1949)

Artikel: Untersuchungen über Pseudogamie und Sexualität einiger Potentillen

Autor: Rutishauser, A.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-571133

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: 14.07.2025

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

Untersuchungen über Pseudogamie und Sexualität einiger Potentillen

Von *A. Rutishauser*

Arbeit aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich

Eingegangen am 13. Oktober 1949

Wie Noack (1939) für *Hypericum perforatum* und A. und G. Müntzing (1940, 1941) für *Poa* und *Potentilla* zuerst zeigen konnten, sind die unreduzierten Eizellen mancher pseudogamer Pflanzen zwar nicht befruchtungsbedürftig, wohl aber befruchtungsfähig. Neben maternellen Nachkommen entwickeln solche Sippen auch Bastarde, deren Chromosomenzahl gegenüber der Samenpflanze erhöht ist und die daher aus befruchteten unreduzierten Eizellen hervorgegangen sein müssen (B_{III}-Bastarde). Merkwürdigerweise besteht zwischen dem Aposporiegrad, d. h. der Tendenz, unreduzierte Embryosäcke zu entwickeln und der Tendenz, B_{III}-Bastarde auszubilden, kein deutlich sichtbarer Zusammenhang. Sowohl bei totaler wie auch bei partieller Aposporie wird ferner fast immer nur ein Teil der unreduzierten weiblichen Gameten befruchtet. Die Ursachen für dieses Verhalten sind noch nicht genau bekannt. Da aber die unreduzierten Eizellen genetisch identisch sind — die Meiose fällt im Verlaufe der Entwicklung aposporer Embryosäcke aus und wird, wenigstens bei *Potentilla,* durch eine mitotische Teilung ersetzt —, glaubten wir annehmen zu dürfen, daß in erster Linie außerhalb der Apomikten liegende Faktoren darüber entscheiden, ob B_{III}-Bastarde oder maternelle Tochterpflanzen ausgebildet werden. Wir hofften daher, durch Änderung einiger Außenfaktoren, wie Zeitpunkt der Bestäubung und Wahl der Pollenpflanze, die Zahl der B_{III}-Bastarde variieren zu können. Über die Resultate dieser Versuche, deren Auswertung zusätzlich die embryologische Untersuchung kastrierter und bestäubter Blüten notwendig machte, soll in der vorliegenden Arbeit berichtet werden.

Die Ausführung dieser Arbeit wurde durch eine Zuwendung aus der Privatdozenten-Stiftung an der Universität Zürich wesentlich erleichtert. Dem Stiftungsrat statte ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank ab. Herrn cand. phil. H. R. Hunziker bin ich für Mithilfe bei den Bestäubungsversuchen zu Dank verpflichtet.

Die Embryo- und Endospermentwicklung bestäubter und unbestäubter Blüten

Um einen Einblick in den zeitlichen Ablauf der Samenentwicklung pseudogamer Potentillen zu erhalten, wurden je sechs kastrierte Blüten zweier vegetativ entstandener Klone von *P. verna* 4 zu Beginn der Anthese bestäubt und 1, 2, 4, bzw. 8 Tage nach der Bestäubung fixiert. Als Pollenspender wählten wir *P. verna* 10 und 18, die gleichen Pflanzen, die auch für die Kreuzungsversuche verwendet wurden. Zwei weitere Gruppen von je sechs Blüten wurden nicht bestäubt und 5, bzw. 10 Tage nach der Anthese fixiert. Alle Bestäubungs- und Kastrationsversuche sind im Freien, zwischen dem 19. April und 1. Mai 1949 durchgeführt worden. Da die Witterung innerhalb dieses Zeitraumes stark wechselte — das warme Frühlingswetter wurde zweimal, vom 25. bis 27. April und vom 30. April bis 1. Mai durch Kaltlufteinbrüche gestört —, entwickelten sich die Samen der verschiedenen Versuchsserien leider nicht immer unter denselben Bedingungen. Doch ist, wie die gute Übereinstimmung zwischen den beiden Kreuzungskombinationen *P. verna* 4 × 10 und *P. verna* 4 × 18 zeigt, die dadurch hervorgerufene Veränderung des Entwicklungsgeschehens nicht so groß, daß das Resultat deshalb wesentlich beeinflußt worden wäre.

Die Untersuchung des Sameninhaltes, welche an Mikrotomschnitten vorgenommen wurde (Färbung Hämatoxylin Heidenhain), gestaltete sich deshalb recht schwierig, weil in demselben Nuzellus meist zwei bis vier Gametophyten ausgebildet werden, die oft nicht scharf voneinander abgegrenzt sind. Wir konnten daher nur einen Teil der in einer Samenanlage oder einem Samen vorkommenden Embryosäcke genau bestimmen. Aus diesem Grunde sind in Tabelle 1 weniger Embryosäcke eingetragen als eigentlich der Zahl der analysierten Samen entsprechen würde. Die Gametophyten wurden nach ihrem Entwicklungszustand sieben Kategorien zugeordnet: wir unterschieden zwei-, vier- und achtkernige Embryosäcke, fertig ausgebildete Embryosäcke mit unverschmolzenen Polkernen, Gametophyten mit Eizelle und Endosperm, und schließlich wurden auseinandergehalten Embryonen mit Polkernen und solche mit Endosperm. In den letzten vier Kolonnen der Tabelle wird die Zahl der Samen angegeben, welche wenigstens einen Eiapparat oder einen Embryo ausgebildet haben.

Schon die Untersuchung der eintägigen Samen zeitigte ein überraschendes Resultat: Von 67 analysierten Embryosäcken von Früchten der Kombination *P. verna* 4 × 10 waren nur 24 fertig entwickelt, 43 befanden sich im zwei-, vier- und achtkernigen Entwicklungsstadium. Bei der Kombination *P. verna* 4 × 18 lautet das entsprechende Verhältnis 31 zu 52. In beiden Versuchen beträgt die Häufigkeit der Samen mit voll ausgebildeten weiblichen Gametophyten nur 50 %. Die Embryo-

säcke von *P. verna* 4 sind also noch 24 Stunden nach der Anthese erst zum kleineren Teil voll ausgebildet.

Ein Vergleich mit zwei, vier und acht Tage alten Samen ergibt, daß die Entwicklung der Embryosäcke nach der Anthese noch fortgesetzt wird. Zwei Tage nach der Bestäubung steigt die Zahl der Samen mit Eiapparaten auf 53,1 %, bzw. 72,1 %, und acht Tage nach der Anthese wurden in den mit *P. verna* 10 bestäubten Blüten nur noch vier, bei *P. verna* 4 × 18 nur fünf in Entwicklung begriffene Embryosäcke festgestellt. Die Ausreifung neuer Eizellen scheint etwa nach acht Tagen zur Hauptsache abgeschlossen zu sein.

Der Befund, daß ein Teil der Embryosäcke von *P. verna* 4 erst nach der Anthese voll auswächst, ist an Samen bestäubter Blüten gemacht worden. Der Gedanke liegt daher nahe, dem Pollen einen Einfluß auf die Entwicklung des weiblichen Gametophyten zuzuschreiben. Wie aus Tabelle 1 klar hervorgeht, unterscheiden sich aber die Samenanlagen

Tabelle 1

Samenentwicklung bestäubter und unbestäubter Blüten von *P. verna* 4

Bestäubungskombination	Datum der Bestäubung, bzw. Anthese	Datum der Fixierung	Alter der Samen in Tagen	Anzahl der untersuchten Samen	Entwicklungsstadien von Embryosäcken			Eizellen mit		Embryonen mit		Zahl der Samen mit			
					Kernzahl							Eizellen		Embryonen	
					2	4	8	Polkernen	Endosperm	Polkernen	Endosperm	Total	in %	Total	in %
P. verna 4×10	29.4.49	30.4.49	1	44	21	16	6	24	—	—	—	22	50,0	—	—
dito	29.4.49	1.5 49	2	32	9	19	4	20	—	—	—	17	53,1	—	—
dito	24.4.49	28.4.49	4	57	9	25	5	33	11	1	5	36	63,2	4	7,0
dito	22.4.49	30.4.49	8	28	3	1	—	9	2	2	19	7	25,0	19	67,9
P. verna 4×18	20.4.49	21.4.49	1	48	11	27	14	31	—	—	—	24	50,0	—	—
dito	20.4.49	22.4.49	2	43	7	6	13	42	—	—	—	31	72,1	—	—
dito	23./24.4.49	28.4.49	4/5	56	4	9	5	52	3	3	—	43	76,8	2	3,6
dito	19.4.49	27.4.49	8	72	1	4	—	43	1	19	32	23	31,9	47	65,3
P. verna 4, nicht bestäubt	21.4.49	26.4.49	5	52	2	7	2	52	—	3	—	43	82,7	3	5,8
dito	21.4.49	1.5.49	10	41	4	1	2	52	—	5	—	34	82,9	5	12,2

kastrierter und isolierter Blüten in bezug auf ihren Gehalt an Embryosäcken nicht wesentlich von gleichalterigen Samen bestäubter Blüten. Sowohl in fünf wie in zehn Tage alten Samenanlagen konnten Entwicklungsstadien von Embryosäcken nachgewiesen werden. Die Bestäubung hat also auch auf die Entwicklung der verspäteten Embryosäcke keinen nachweisbaren Einfluß. Die Anlage und Entwicklung der weiblichen Gametophyten erfolgt bei *P. verna* 4 autonom.

Die Entwicklung der Samen von *P. argentea* ist weniger eingehend untersucht worden. Einige Präparate von drei und sechs Tage nach der Bestäubung fixierten Blüten zeigen aber, daß die für *P. verna* 4 nachgewiesene Verzögerung der Embryosackentwicklung auch hier vorkommt. Von 19 Samen, die sechs Tage nach der Bestäubung fixiert worden waren, enthielten nur 15 Eizellen, die restlichen vier wiesen zwei- bis achtkernige Embryosäcke auf. Immerhin haben wir den Eindruck, daß die Embryosackentwicklung bei *P. argentea* etwas rascher abläuft als bei *P. verna* 4, denn dasselbe Verhältnis (21 Samen mit Eizellen und 5 ohne) fanden wir auch in drei Tage alten Samen.

Die ersten Anfänge zur Embryo- und Endospermentwicklung wurden bei *P. verna* 4 in vier Tage alten Samen beobachtet. Ei- und zentrale Embryosackzelle entwickeln sich somit frühestens am vierten, eventuell am dritten Tag nach der Bestäubung. Die Zahl der Embryonen ist aber in diesem Zeitpunkt noch sehr gering. Die Hauptmasse der Eizellen teilt sich erst zwischen dem vierten und achten Tage nach der Bestäubung: während in vier Tage alten Samen der Bestäubungskombination *P. verna* 4 × 10 nur sechsmal zweizellige Embryonen nachgewiesen werden konnten (in 7 % aller untersuchten Samen), beträgt der Prozentsatz embryohaltiger Samen nach acht Tagen 67,9 %. Für die Kreuzungskombination *P. verna* 4 × 18 lauten die entsprechenden Zahlen 3,6 % und 65,3 %.

Die Größe der Embryonen variiert beträchtlich. So beobachteten wir in acht Tage alten Samen neben vielen über zwanzigzelligen Keimlingen auch solche, die nur aus zwei Zellen zusammengesetzt waren. Die Eizellen von *P. verna* 4 teilen sich also vermutlich zu ganz verschiedenen Zeitpunkten (vom Datum der Bestäubung an gerechnet). Wahrscheinlich ist dafür wenigstens zum Teil die verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeit der Embryosäcke verantwortlich. Darauf weist zum Beispiel der relativ hohe Prozentsatz älterer embryohaltiger Samen hin: einen Tag alte Samen enthalten zu nur 50 % Eizellen, acht Tage alte Samen dagegen zu 67,9 %, bzw. 65,3 % Embryonen. Wie aus dieser Gegenüberstellung folgt, darf doch damit gerechnet werden, daß wenigstens ein Teil der Embryonen von « verspäteten » Embryosäcken herstammt.

Zwischen dem Beginn der Endosperm- und Embryoentwicklung scheint kein Zusammenhang zu bestehen. Vier Tage nach der Bestäubund fanden wir sowohl Samen mit Eizellen und Endosperm wie auch solche, die zwar Embryonen aufwiesen, deren Polkerne sich aber noch nicht geteilt hatten. Im letzteren Falle lagen die Polkerne noch unverschmolzen nebeneinander. Vier Tage später, also acht Tage nach der Bestäubung, sind Samen mit Embryonen und Endosperm weitaus in der Mehrzahl. Die Kategorie Eizelle und Endosperm konnte nur noch dreimal registriert werden. Dagegen sind aber Samen mit Embryonen und Polkernen, wenigstens nach Bestäubung mit Pollen von *P. verna* 18,

eher zahlreicher als vorher. Wie bei den vier Tage alten Samen zeigen bei dieser Kategorie die Polkerne noch keine Tendenz zu Verschmelzung. Die Größe der Embryonen hat hingegen zugenommen. Die Zellenzahl der Embryonen schwankt zwischen 2 und 12, wobei die vierzelligen überwiegen; bei vier Tage alten Samen sind die Embryonen nur zweizellig. Sehr häufig weichen die Keimlinge der endospermlosen Samen auch im Bau von den Embryonen mit Endosperm ab. Wie aus Abbildung 1 *a* und *b* hervorgeht, sind die Embryonen von *P. verna* 4 normalerweise schon früh in Suspensor und Embryokügelchen differenziert.

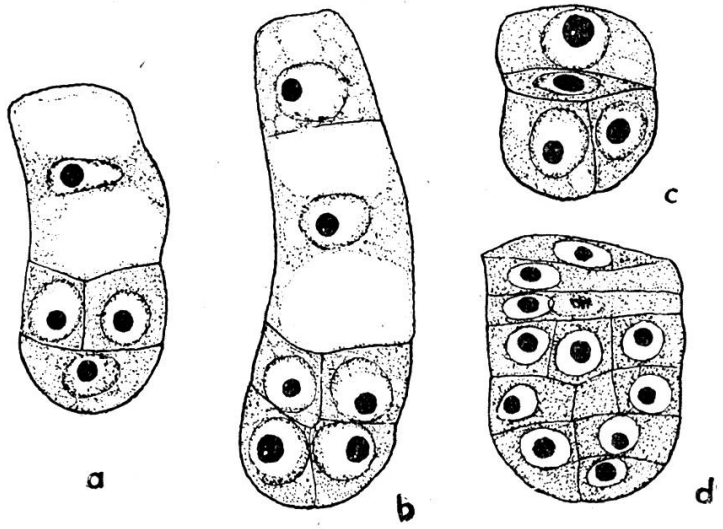

Abbildung 1

Embryonen von *P. verna* 4. *a*, *b* Embryonen aus endospermhaltigen Samen. *c* Vierzelliger Embryo aus einem endospermlosen, aber bestäubten Fruchtknoten. *d* Embryo aus dem Fruchtknoten einer kastrierten und nicht bestäubten Blüte. (Vergr. 1 : 560)

Die Suspensorzellen heben sich dabei durch ihre starke Vakuolisierung deutlich von den Zellen des eigentlichen Embryos ab. Bei den Keimlingen endospermloser Samen unterbleibt diese Differenzierung häufig, so daß sowohl die Zellen des Embryokügelchens wie auch jene des Suspensors embryonal bleiben (Abbildung 1 *c*).

Ähnliche Beobachtungen lassen sich nicht nur an Embryonen bestäubter Fruchtknoten, sondern auch an Keimlingen kastrierter und nicht bestäubter Blüten machen. Wir haben schon früher (Rutishauser, 1943 a, b) ausgeführt, daß sich die Eizellen kastrierter und nicht bestäubter Blüten zwar teilen können, daß sie aber oft, häufiger jedenfalls als nach Bestäubung, abnorme Entwicklungserscheinungen aufweisen. Zum gleichen Resultat gelangen wir auch neuerdings wieder in bezug auf *P. verna* 4: Abbildung 1 *d* stellt einen Embryo einer unbe-

stäubten Blüte dieser Pflanze dar, der sich schon durch das Fehlen eines echten Suspensors von normalen Keimlingen unterscheidet und daher kaum als morphologisch normal bezeichnet werden kann. Dieser Befund, zusammen mit der Beobachtung, daß die Embryonen der acht Tage alten Samen größer sind als die viertägigen, führt uns zu der Auffassung, daß die endospermlosen Früchte von *P. verna* 4 zum größten Teil nicht bestäubt waren oder daß der Pollen aus irgendeinem Grunde ohne Einfluß blieb. Vielleicht kann das Fehlen eines Zusammenhanges zwischen dem Beginn der Embryo- und Endospermentwicklung auf diesen Umstand zurückgeführt werden.

Die Entdeckung von Embryonen in Fruchtknoten kastrierter und nicht bestäubter Blüten weist erneut darauf hin, daß die Eizellen pseudogamer Potentillen wenigstens zum Teil und bis zu einem gewissen Grade autonom entwicklungsfähig sind. Der Beginn der parthenogenetischen Entwicklung fällt, wie aus Tabelle 1 ersichtlich ist, ungefähr in die gleiche Zeit wie die Entwicklung von Embryonen bestäubter Blüten. Keimlinge können schon in fünf Tage alten Samen nachgewiesen werden. Die meisten Eizellen treten aber ohne äußeren Anstoß nur zögernd in Teilung ein. Nach Bestäubung mit Pollen von *P. verna* 10 und 18 enthalten 67,9 %, bzw. 65,3 % der acht Tage alten Samen Embryonen. Dagegen beläuft sich der Prozentsatz embryohaltiger Samen in kastrierten Blüten von *P. verna* 4 nach zehn Tagen nur auf 12,2. Durch die Bestäubung wird also entweder die Entwicklung der Embryonen beschleunigt oder eventuell überhaupt angeregt. Ob das eine oder andere zutrifft, läßt sich nicht mit Sicherheit bestimmen. Es ist aber früher (Rutishauser, 1943 a) festgestellt worden, daß zwei bis drei Wochen alte Samenanlagen kastrierter und nicht bestäubter Blüten von *P. verna* 4 mehr Embryonen enthalten haben, als wir dieses Jahr in zehn Tage alten Samen gefunden haben. Der Einfluß des Pollens dürfte also eher in einer Beschleunigung der Embryoentwicklung als in einer Entwicklungserregung der Eizelle bestehen.

Die Befruchtungsfähigkeit unreduzierter Eizellen

In Tabelle 2 sind die Ergebnisse von Kreuzungsversuchen niedergelegt, welche uns gestatten, über die Bildung von Bastarden aus befruchteten, unreduzierten Eizellen einige Aussagen zu machen. Kastrierte und isolierte Blüten von *P. verna* 4 und von zwei maternellen Nachkommen der Versuchspflanze *P. argentea* (38/32, 1 und 2) wurden mit Pollen verschiedener Herkunft bestäubt und aus den erhaltenen Samen Nachkommen aufgezogen. Wie in früheren Publikationen (Rutishauser, 1948), bezeichnen wir in Tabelle 2 maternelle Nachkommen mit M und Bastarde, die aus befruchteten, unreduzierten Eizellen hervorgegangen sind, als B_{III}-Bastarde. Die Chromosomenzahl der maternellen Tochter-

Tabelle 2

Kreuzungsversuche mit *P. verna* 4 und *P. argentea* als Samenpflanzen

38/32, 1 und 2 = maternelle Nachkommen von *P. argentea*. s = schlecht entwickelte Früchte, g = gut entwickelte Früchte

Samenpflanze	Pollenpflanze	Datum der Kastration	Datum der Bestäubung	Anzahl der Blüten	Anzahl der Fruchtknoten	Fruchtansatz					Zahl der ausgelegten Samen	Zahl der Keimlinge	Zusammensetzung der Nachkommenschaften		
						Total			in % der Fruchtknoten				M	B_{III}	
						s	g	s + g	g	s + g				Total	in %
P. verna 4	*P. verna* 10			7	222	33	62	95	27,9	42,8	65	50	28	5	15,2
dito	dito	28.4.42	5.5.42	4	122	16	43	59	35,2	48,4	43	22	15	6	28,6
dito	dito	23.4.42	23.4.42	5	134	5	76	81	56,7	60,4	76	35	22	13	37.1
				16	478	54	181	235	37,8	49,2	184	105	65	24	27,0
P. verna 4	*P. verna* 15			4	122	29	40	69	32,8	56,6	45	32	19	(1)	(5,0)
dito	dito	26.4.43	28.4.43	3	91	17	37	54	40,7	59,3	37	31	7	—	0
dito	dito	16.4 43	16.4.43	5	118	15	37	52	31,3	44,1	37	26	25	—	0
				12	331	61	114	175	34,4	52,9	114	99	51	(1)	(1,9)
P. verna 4	*P. verna* 18	28.4.43	28./30.4.43	7	218	61	75	136	34,4	62,4	75	65	53	1	1,85
P. verna 4	*P. arenaria*	26.4.43	28.4 43	3	93	10	17	27	18,3	29,0	17	12	12	—	0
dito	dito	26.4.43	26.4.43	3	76	6	7	13	9,2	17,1	7	6	6	–	0
				6	169	16	24	40	14,2	23,7	24	18	18	—	0
38/32, 1	*P. verna* 10	14.5.43	17.5.43	3	180	10	114	124	63,3	68,9	114	98	65	1	1,5
38/32, 1	dito	7.5.43	7.5.43	3	182	9	82	91	45,0	50,0	82	67	42	1	2,3
38/32, 2	dito	25.5.42	25.5.42	3	168	3	122	125	72,6	74,4	122	106	73	1	1,4
				9	530	22	318	340	60,0	64,2	318	271	180	3	1,6
38/3,2 1	*P. verna* 15	14.5.43	17.5.43	3	169	2	101	103	59,8	61,0	94	79	32	1	3,0
38/32, 1	dito	14.5.43	14.5.43	3	150	6	79	85	52,7	56,7	79	63	56	1	1,8
				6	319	8	180	188	56,4	58,9	173	142	88	2	2,2

pflanzen, die nur bei wenigen Individuen festgestellt wurde, beträgt wie bei den Samenpflanzen *P. verna* 4 und *P. argentea* 2n = 42, jene der B_{III}-Bastarden 2 n = ± 63 (42 + 21).

Ein Vergleich der verschiedenen Kreuzungskombinationen zeigt sofort, daß die Frequenz der B_{III}-Bastarde von *P. verna* 4 je nach der Pollenpflanze beträchtlich variiert. Bestäubt mit Pollen von *P. verna* 10, erzeugte *P. verna* 4 durchschnittlich 27,0 % Bastarde; die Kreuzung *P. verna* 4 × 15 ergab höchstens 1,9 % (die Chromosomenzahl der einzigen Hybride wurde nicht ausgezählt) und die Kreuzung *P. verna* 4 × 18 nur 1.85 % B_{III}-Bastarde. Mit *P. arenaria* schließlich entwickelte *P. verna* 4 nur maternelle Pflanzen. Die Differenz zwischen den Bastardquoten der Kreuzungen *P. verna* 4 × 10 und *P. verna* 4 × 18 ist reell ($\chi^2 = 9{,}375$; $P < 0{,}01$).

Aus unseren Kreuzungsversuchen folgt also, daß die Befruchtungsfähigkeit der Eizellen von *P. verna* 4 in erheblichem Maße auch von der Pollenpflanze her bestimmt wird. Dieser Befund ist deshalb von einiger Bedeutung, weil damit gezeigt wird, daß der Sexualitätsgrad einer total aposporen Pflanze auch dann nicht aus dem Resultat einer einzigen Kreuzungskombination erschlossen werden kann, wenn eine umfangreiche Nachkommenschaft aufgezogen wurde. Je nach der Herkunft des Pollens erweckt eine solche Apomikte den Eindruck von totaler oder nur von partieller Pseudogamie.

Es scheinen sich nun allerdings nicht alle pseudogamen Potentillen wie *P. verna* 4 zu verhalten. *P. argentea* entwickelte sowohl mit Pollen von *P. verna* 10 bestäubt, wie auch nach Bestäubung mit *P. verna* 15, gleich viel B_{III}-Bastarde (1,6 %, bzw. 2,2 %). Auch die Nachkommenschaften zwischen *P. argentea* und *P. canescens* sind durchschnittlich gleich zusammengesetzt (2,0 % B_{III}-Bastarde). Die Frequenz der B_{III}-Bastarde ist somit in allen von uns ausgeführten Kreuzungsversuchen etwa gleich groß. Soweit wir bis jetzt beurteilen können, hängt der Sexualitätsgrad von *P. argentea* nicht von der Pollenpflanze ab, und dasselbe gilt wahrscheinlich auch für einige andere Arten, zum Beispiel *P. praecox* und *P. canescens* (vgl. Rutishauser, 1948).

Die Samenfertilität von *P. verna* 4 ist in den verschiedenen Bestäubungskombinationen ungefähr gleich hoch. Der Samenansatz beträgt nach Bestäubung mit *P. verna* 10 durchschnittlich 49,2 % und, wenn man nur die gut entwickelten Samen berücksichtigt, 37,8 %. Für die Kreuzungskombinationen *P. verna* 4 × 15 und *P. verna* 4 × 18 belaufen sich die entsprechenden Zahlen auf 52,9 %, bzw. 34,4 % und 62,4 %, bzw. 34,4 %. Wesentlich geringer ist der Samenansatz nur nach Bestäubung mit *P. arenaria* 25. Da zumindest die gut entwickelten Samen ursprünglich Endosperm enthielten, folgt aus dieser Gegenüberstellung,

daß der Pollen der drei Vernarassen in gleichem Maße dazu befähigt ist, die zentrale Embryosackzelle zur Entwicklung anzuregen.

Die zweite Versuchsserie, welche wir mit *P. verna* 4 und *P. argentea* als Samenpflanzen ausführten, hatte zum Ziele, die Beziehungen zwischen Alter und Befruchtungsfähigkeit der unreduzierten Eizellen zu untersuchen. Eine etwa gleich große Zahl von Blüten der genannten Versuchspflanzen wurde direkt nach der Kastration (also vor der Anthese) und zwei bis fünf Tage nach der Anthese bestäubt und die Zusammensetzung der so erhaltenen Nachkommenschaften durch Auszählen der Chromosomenzahlen bestimmt. Wie aus Tabelle 2 ersichtlich ist, lassen sich größere Differenzen zwischen den beiden Versuchsserien nur innerhalb der Kombination *P. verna* 4 $\times$ 10 feststellen. Während spät bestäubte Blüten nur 28,6 % B_{III}-Bastarde hervorbrachten, stieg der Prozentsatz der B_{III}-Bastarde bei den Nachkommen früh bestäubter Blüten auf 37,1 %. Die Differenz von 8,5 %, die sich auf 16,8 % erhöht, wenn man auch die im Jahre 1938 aufgezogene F_1-Generation mitzählt, ist aber nicht signifikant ($\chi^2 = 3{,}101$, $P > 0{,}05$). Dazu kommt, daß alle übrigen Kreuzungsversuche, auch jene mit *P. argentea* als Samenpflanze, ohne jede reelle Differenz blieben, obwohl die Zahl der aufgezogenen Nachkommen, besonders im letzteren Falle, relativ hoch war. Die Befruchtungsfähigkeit der unreduzierten Eizellen ändert sich also innerhalb der von uns untersuchten Zeitspanne (ein bis zwei Tage vor bis fünf Tage nach der Anthese) nicht oder nur unbedeutend.

Besprechung der Ergebnisse und Zusammenfassung

Die Eizellen vieler apomiktischer Pflanzen haben die Tendenz, sich vorzeitig zu teilen. Bei *Alchemilla* (Murbeck, 1901), *Chondrilla*, *Taraxacum* (Poddubnaja-Arnoldi, 1933, 1939), *Poa* (Tinney, 1940) u. a. können Embryonen schon im Knospenzustand nachgewiesen werden. Poddubnaja-Arnoldi und Gustafsson (1946) sehen in dieser frühzeitigen Entwicklung der Embryonen die wesentliche Ursache dafür, daß apomiktische Pflanzen ausschließlich maternelle Nachkommen erzeugen. Gustafsson (1946, S. 32) schreibt darüber: "A strong tendency exists to shift embryo development forward to so early a stage that no fertilization has time to take place. The oftener unreduced gametes arise, and the earlier embryo development sets in, the surer will agamospermy establish itself." Nach Gustafsson wäre also zu erwarten, daß Apomikten, deren Eizellen sich erst nach der Anthese zu Embryonen entwickeln, eher Anzeichen von Sexualität aufweisen würden. Oberflächlich betrachtet, scheinen unsere Versuchsresultate mit dieser Schlußfolgerung in Übereinstimmung zu stehen. Die Eizellen von *P. verna* 4 und wahrscheinlich auch von *P. argentea*, zwei partiell sexuellen Arten, entwickeln sich zum Teil sehr

spät, die meisten erst mehrere Tage nach der Anthese. Es werden also noch lange nachdem die Bestäubung stattgefunden hat, neue Eiapparate ausgebildet. Auch wenn man annimmt, daß der Pollenschlauch lange Zeit braucht, bis er in den Embryosack eingedrungen ist, besteht doch kein Zweifel, daß Spermakerne häufig mit jungen, noch nicht zu Embryonen ausgewachsenen Eizellen zusammentreffen, so daß der Bildung von Bastarden von dieser Seite her keine Hindernisse im Wege stehen.

Vorverlegung der Bestäubung auf ein bis zwei Tage vor der Anthese ergab indessen nur eine leichte Erhöhung der Bastardquote von 28,6 % auf 37,1 %. Dieser Prozentsatz wurde ferner nur erreicht nach Bestäubung mit Pollen von *P. verna* 10. Alle übrigen Kreuzungen, auch die verfrühten Bestäubungen zwischen *P. argentea* und *P. verna* 10 und 15, ergaben ein negatives Resultat. Die Befruchtungsfähigkeit der unreduzierten weiblichen Gameten von *P. verna* 4 und *P. argentea* scheint daher nur in sehr geringem Maße von ihrem Alter oder von ihrer Tendenz zu verfrühter Entwicklung abzuhängen. Die Annahme von Gustafsson (1946, S. 32), daß "the facility or difficulty with which the unreduced egg-cells are fertilized is bound up with the time of the first egg-cell division", kann für die von uns untersuchten Apomikten nicht aufrechterhalten werden.

Von einiger Bedeutung ist dagegen nach unseren Untersuchungen die Beschaffenheit des Pollens. Je nach der Bestäubungskombination variiert die Häufigkeit der B_{III}-Bastarde, welche von *P. verna* 4 gebildet werden, zwischen 0 und 27,0 %. Der Sexualitätsgrad von *P. verna* 4, einer total aposporen Versuchspflanze, wird also in wesentlichem Maße durch den Pollenspender mitbestimmt. Worauf der physiologische Unterschied zwischen den verschiedenen Pollensorten beruht, läßt sich aus unseren Versuchen nicht feststellen. Sicher ist hingegen, daß zwischen Samenfertilität und Bastardfrequenz kein deutlich erkennbarer Zusammenhang besteht. Die Zahl der gut entwickelten Samen war, wenigstens nach Bestäubung mit den drei Pollenpflanzen *P. verna* 10, 15 und 18, gleich hoch. Die drei Pollensorten unterscheiden sich also nur hinsichtlich ihrer Fähigkeit, in die Eizelle einzudringen und mit dem Eikern zu verschmelzen. Dagegen vermögen sie die zentrale Embryosackzelle in gleichem Maße zur Entwicklung anzuregen.

Unterschiede in der Frequenz befruchtungsfähiger, unreduzierter Eizellen fanden wir bisher nur bei *P. verna* 4. Alle übrigen Versuchspflanzen, besonders aber *P. argentea*, verhielten sich in dieser Hinsicht anders. Alle mit *P. argentea* als Samenpflanze ausgeführten Kreuzungen ergaben dieselbe Bastardquote. So beträgt die Zahl der B_{III}-Bastarde nach Bestäubung mit *P. verna* 10 und 15 im Mittel 1,6 % und 2,2 %. Dieselben Pollenpflanzen ergaben mit *P. verna* 4 dagegen 27,0 % und 1,9 % Bastarde. Die Eizellen von *P. argentea* verhalten sich somit dem

Pollen von *P. verna* 10 gegenüber anders als die Eizellen von *P. verna* 4. Dieser Unterschied zwischen den beiden Samenpflanzen führt uns zu der Auffassung, daß die Tendenz, B_{III}-Bastarde zu erzeugen, auch von den physiologischen Eigenschaften der Samenpflanze abhängt. Die Befruchtungsfähigkeit der unreduzierten Eizellen einer Apomikten wird also offenbar durch äußere *und* innere Faktoren bestimmt.

Fraglich bleibt noch, ob dieselben Eizellen gleichzeitig befruchtungs- und autonom entwicklungsfähig sind oder ob zweierlei Eizellen, « sexuelle » und « asexuelle », ausgebildet werden. Håkansson (1946) neigt der letzteren Ansicht zu. Er stützt sich dabei auf die Ergebnisse seiner embryologischen Untersuchung partiell sexueller *Argentea*-Bastarde, welche gezeigt haben, daß unreduzierte Eizellen sowohl aus dem Archespor wie auch aus dem somatischen Gewebe der Chalaza hervorgehen. Nach Håkansson sind die archesporialen Gametophyten sexuell, während die chalazalen eher Tendenzen zu asexueller Entwicklung aufweisen sollen. An unserem eigenen Versuchsmaterial, besonders an *P. verna* 4 und *P. argentea,* ließen sich bis jetzt keine derartigen embryologischen Differenzen nachweisen. Da *P. verna* 4 bis zu 37 % B_{III}-Bastarde entwickelt, ist kaum damit zu rechnen, daß abweichende Entwicklungsvorgänge übersehen worden wären. Zu einer ähnlichen Auffassung gelangt auch Nygren (1946) in bezug auf *Calamagrostis purpurea.* Wir halten daher eher dafür, daß sich die unreduzierten Eizellen partiell pseudogamer Potentillen zwar autonom entwickeln können, daß sie aber dennoch bis zu einem gewissen Grade ihre Befruchtungsfähigkeit beibehalten haben.

Zusammenfassung

Auf Grund von Kreuzungsversuchen zwischen verschiedenen pseudogamen Rassen von *P. verna* und *P. argentea* stellen wir fest, daß die Befruchtungsfähigkeit unreduzierter Eizellen einerseits von inneren Faktoren der Samenpflanze, anderseits aber auch von der Bestäubungskombination, d. h. also von der Beschaffenheit des Pollens, abhängt. Die verwendeten Pollensorten unterscheiden sich aber nur hinsichtlich ihrer Fähigkeit, in die Eizelle einzudringen und mit dem Eikern zu verschmelzen. Das Endosperm, dessen Einfluß auf die Entwicklung des Embryos von großer Bedeutung ist, wird auch von solchen Pollenkörnern zur Entwicklung angeregt, welche die Eizelle nicht zu befruchten vermögen.

Zitierte Literatur

Gustafsson, Å., 1946. Apomixis in higher plants. Part I. The mechanism of apomixis. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2, Nr. 3, S. 3—66.

Håkansson, A., 1946. Untersuchungen über die Embryologie einiger Potentilla-Formen. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2, Nr. 5, S. 3—70.

Müntzing, A., 1940. Further studies on apomixis and sexuality in Poa. Hereditas, XXVI, S. 115—190.

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

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

Noack, K. L., 1939. Über Hypericumkreuzungen. VI. Fortpflanzungsverhältnisse und Bastarde von *Hypericum perforatum*. Z. f. ind. Abst. und Vererb.lehre **76**, S. 569—601.

Nygren, A., 1946. The genesis of some scandinavian species of Calamagrostis. Hereditas XXXII, S. 131—262.

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

— Embryogenesis in remote hybridization in the genus Taraxacum. Compt. Rend. Acad. Sci. URSS **24**, S. 382—385 (zit. Gustafsson, 1946).

Rutishauser, A., 1943 a. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Bastardbildung apomiktischer Potentillen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **53**, S. 5—85.

— 1943 b. Über die Entwicklungsgeschichte pseudogamer Potentillen. Dritter Jahresber. d. Schweiz. Ges. f. Vererb.forsch. **18**, S. 687—691.

— 1948. Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung Potentilla. Arch. d. Jul.-Klaus-Stiftung, XXIII, S. 267—424.

Tinney, F. W., 1940. Cytology of parthenogenesis in Poa pratensis. Journ. of Agric. Research, 60 S.