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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 75 (1965)

Artikel: Genetik der Pseudogamie bei Ranunculus auricomus s.l. W. Koch

Autor: Rutishauser, Alfred

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-52757

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: 13.07.2025

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

Genetik der Pseudogamie bei Ranunculus auricomus s. l. W. Koch

Von *Alfred Rutishauser*

Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich

Manuskript eingegangen am 23. August 1965

Nachdem in einigen vorausgegangenen Publikationen (Rutishauser, 1953, 1954) Embryologie und Entwicklungsgeschichte des Samens pseudogamer und sexueller Kleinarten von *Ranunculus auricomus s. l.* W. Koch beschrieben und die Beziehungen zwischen Embryo- und Endospermentwicklung dargelegt worden sind, wird in der vorliegenden Arbeit ein erster Versuch unternommen, die genetischen Grundlagen der Pseudogamie der *Auricomi* zu analysieren. Dass Apomeiose (Ausfall der RT und ihre Ersetzung durch mitotische Kernteilungen) bzw. Aposporie (Ersetzung der EMZ durch eine somatische Zelle) und eventuell auch die parthenogenetische Entwicklung der Eizelle genetisch bedingt sein müssen, ist schon für mehrere pseudogame Blütenpflanzen wahrscheinlich gemacht worden, so z. B. von Müntzing (1941, 1945), Rutishauser (1947, 1948), Hunziker (1954) und Rutishauser und Hunziker (1954) für pseudogame Arten der Gattung *Potentilla*, Rollins (1945), Powers (1945) und Gerstel et al. (1950, 1953) für *Parthenium* sowie Åkerberg (1942) und Müntzing (1940) für *Poa*. Mit Ausnahme von Christoff und Papasova (1943) sind sich alle Autoren darüber einig, dass die Apomixisgene in einfacher Quantität rezessiv sind (vgl. auch Gustafsson, 1947). Christoff und Papasova (1943) nehmen allerdings für eine diploid parthenogenetische Art, *Hieracium aurantiacum*, dagegen Dominanz der Apomixisfaktoren an. Ihre Versuchsresultate lassen sich aber, wie Müntzing (1945) und Rutishauser (1948) gezeigt haben, auch auf rezessiver Grundlage der Apomixisgene erklären.

Unsere im Jahre 1953 begonnenen und nach einem langen Unterbruch in den letzten 3 Jahren wieder aufgenommenen Kreuzungsversuche zwischen sexuellen und pseudogamen Kleinarten von *R. auricomus* erlauben es nun, in einer ersten Annäherung auch für diese Art Angaben über die genetischen Grundlagen der Apomixis zu machen. In der vorliegenden Publikation werden die Ergebnisse zytogenetischer Untersuchungen be-

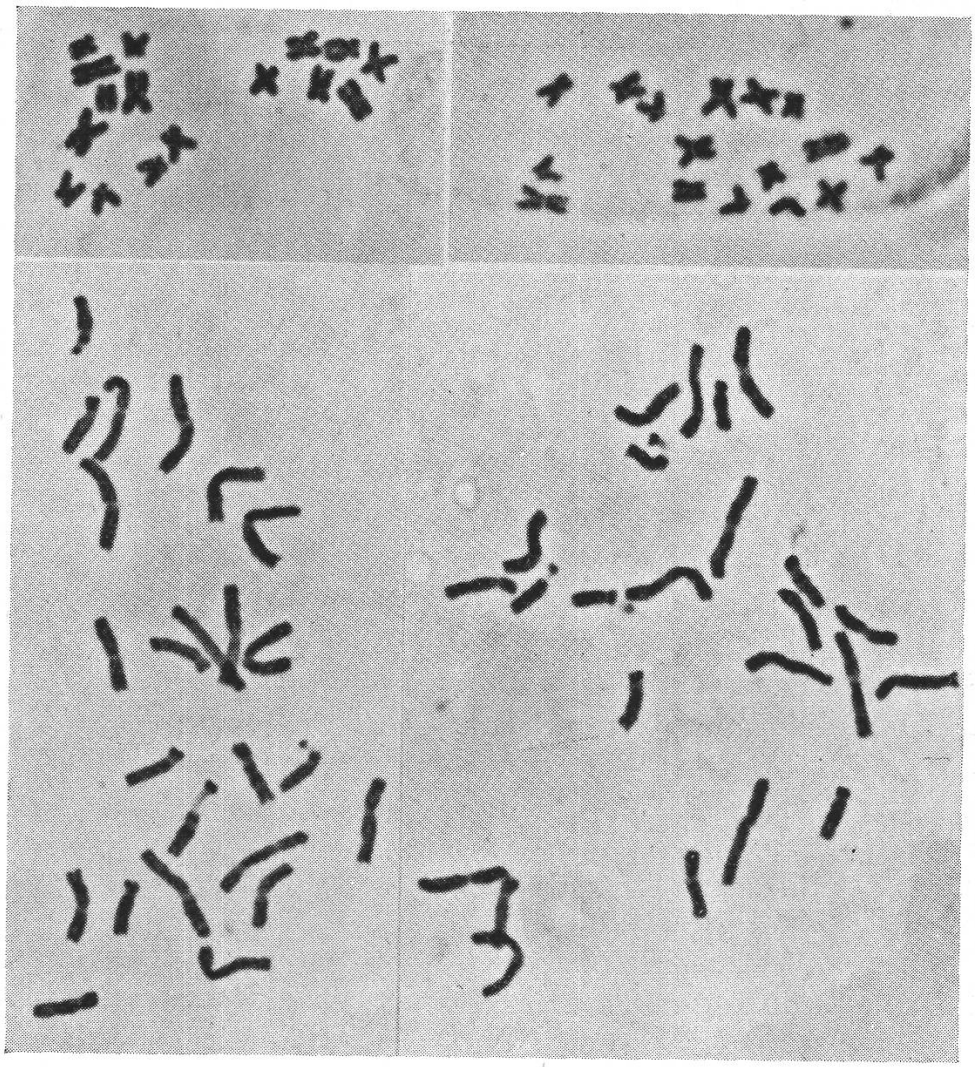
Diese Arbeit wurde mit Hilfe einer Subvention des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung ausgeführt.

sprochen, in einer folgenden, von meinem Schüler G.A. Nogler stammenden Arbeit wird das Problem von der embryologischen Seite her beleuchtet.

Material und Methode

Die Versuchspflanzen für unsere genetischen Untersuchungen stammen zum Teil aus Aufzuchten, die Prof. W. Koch ausgeführt hat, zum Teil sind sie in der Natur gesammelt worden. Es wurden vor allem Individuen zweier Kleinarten, *R. cassubicifolius* W. Koch und *R. megacarpus* W. Koch, verwendet. Die letztgenannte Art ist in früheren Arbeiten

a b



c d

Figur 1

a–d *R. cassubicifolius*
a, b Metaphasen der Wurzelspitze (2n = 16)
c, d Metaphasen von Endospermen aus intraspezifischen Kreuzungen

(Rutishauser, 1954a, b) als *R. cassubicifolius* tetr. bezeichnet worden. Eine eingehende Analyse zeigte dann aber, dass es sich um *R. megacarpus* W. Koch handeln muss (Rutishauser, 1960). Der Fortpflanzungsmodus der beiden Versuchspflanzen ist zunächst indirekt aus zytologischen Untersuchungen des Endosperms erschlossen worden (Rutishauser,

Figur 2

a *R. megacarpus*, Metaphase einer Wurzelspitze (2n = 32)
b *R. cassubicifolius* × *R. megacarpus*, Metaphase einer Wurzelspitze (2n = 24)
c *R. puberulus*, Endospermmetaphase mit 2n = 96 Chromosomen

1954a). Die Chromosomenzahl von *R. cassubicifolius* beträgt 2n = 16 (Fig. 1a, b), die Pflanze ist also diploid. Sie bildet nach intraspezifischer Bestäubung triploide Endosperme aus (2n = 24, Fig. 1c, d), woraus hervorgeht, dass sowohl in den PMZ wie in den EMZ normale Reduktionsteilungen stattfinden. Apomeiose kommt nicht vor. *R. megacarpus* ist dagegen tetraploid (2n = 4x = 32, Fig. 2a), die Endosperme intraspezifisch bestäubter Blüten weisen die Chromosomenzahlen 80 und 96 (Fig. 2c) auf. Diese Zahlen deuten auf Apomeiose hin. Die Zahl 80 kommt zustande durch Verschmelzung zweier unreduzierter Polkerne mit einem reduzierten Spermakern (32 + 32 + 16 = 80), die Zahl 96 durch doppelte Befruchtung zweier unreduzierter Polkerne mit reduzierten Spermakernen (32 + 32 + 16 + 16 = 96).

Aus diesen Resultaten kann geschlossen werden, dass *R. cassubicifolius* W. Koch sexuell, *R. megacarpus* W. Koch hingegen apomiktisch ist. Wie wir weiter unten sehen werden, liessen sich diese Schlüsse auch experimentell bestätigen.

Die Kreuzungsversuche sind in der üblichen Weise durchgeführt worden: die kastrierten Blüten wurden mit Stoffsäckchen isoliert und nach der Anthese bestäubt. Die Aufzucht von Nachkommen war wegen der schlechten Keimfähigkeit der Samen sehr erschwert. Der Umfang der Nachkommenschaften ist daher nur gering. Die Auszählung der Chromosomen geschah an Feulgen-Quetschpräparaten von Wurzelspitzen, die mit Colchicin vorbehandelt worden waren.

I. Fertilität und Fortpflanzung der Elternarten

Der Prozentsatz morphologisch gut ausgebildeter Pollenkörner wurde für *R. cassubicifolius* zu 93%, für drei Individuen von *R. megacarpus* zu 28,1%, 35,5% bzw. 51,0% bestimmt. Bei der pseudogamen Kleinart ist die Pollenfertilität gegenüber der sexuellen Sippe also deutlich herabgesetzt. Ähnliche Ergebnisse hat auch Häfliger (1943) publiziert, ohne allerdings zu merken, dass er Individuen verschiedener Fortpflanzungsweisen vor sich hatte.

Über die Frucht- und Samenfertilität der beiden Kleinarten gibt Tabelle 1 Aufschluss. Wie in den früheren Arbeiten wurden zwei Fruchtkategorien unterschieden: voll ausgewachsene Früchte mit gut ausgebildeter Fruchtwand und unvollständig ausgewachsene, flache Früchte. Wie Tabelle 1 zeigt, ist der Fruchtansatz von *R. cassubicifolius* nach intraspezifischer Bestäubung kleiner als bei der pseudogamen Kleinart *R. megacarpus*. Durchschnittlich überwiegen in beiden Fällen die gut entwickelten Früchte. In den interspezifischen Kreuzungsversuchen verhalten sich die beiden Kleinarten scheinbar umgekehrt: *R. cassubicifolius* setzt nach Bestäubung mit Pollen von *R. megacarpus* gleich viel gut entwickelte

Früchte an, in der reziproken Kreuzung *R. megacarpus* × *R. cassubicifolius* sinkt ihre Anzahl, dagegen steigt die Frequenz der schlecht entwickelten Früchte.

Tabelle 1

Die Samenfertilität von *R. cassubicifolius* W. Koch und *R. megacarpus* W. Koch

Samenpflanze	Pollenpflanze		Zahl der Blüten	Zahl der Fruchtknoten	Zahl der Früchte gut entwickelt	Zahl der Früchte schlecht entwickelt	Ansatz in % Früchte gut entwickelt	Ansatz in % Früchte schlecht entwickelt
R. cassubicifolius	*R. cassubicifolius*	1953	18	716	126	87	17,6	12,2
		1963	10	389	141	92	36,2	23,6
		total	28	1105	267	179	24,2	16,2
—	*R. megacarpus*	1953	3	106	35	5	33,0	4,7
		1961	6	252	44	39	17,5	15,5
		total	9	358	79	44	22,1	12,3
R. megacarpus	*R. megacarpus*	1953	6	192	75	58	39,1	30,2
		1963	8	232	59	63	25,4	27,2
		total	14	424	134	121	31,6	28,5
—	*R. cassubicifolius*	1953	5	193	19	100	9,8	51,8

Die Ursachen für dieses gegensätzliche Verhalten sind noch nicht völlig geklärt. Es scheint, dass zwei verschiedene Reaktionen der Fruchtwand auf die Samenentwicklung vorliegen. Die gut entwickelten Früchte von *R. cassubicifolius*, die nach Bestäubung mit Pollen tetraploider pseudogamer *Auricomi* erhalten worden waren, sind zum Teil taub, zum Teil enthalten sie nur kleine, unvollständig entwickelte Samen. Die Früchte intraspezifisch bestäubter Blüten von *R. cassubicifolius* sind ebenfalls zum Teil steril (Tab. 2). Der Samenansatz der interspezifischen Kreuzungen mit *R. cassubicifolius* als Samenpflanze ist also geringer, als aus der Zahl gut entwickelter Früchte geschlossen werden sollte. Er beträgt in der Kreuzung *R. cassubicifolius* × *R. puberulus* nur 4,2 %, in der Kreuzung *R. cassubicifolius* × *R. argoviensis* 7,4 %. Zwischen *R. cassubicifolius* und den bis jetzt als Pollenpflanzen verwendeten pseudogamen *Auricomi* besteht somit eine Isolationsbarriere, die zwar nicht vollständig, aber doch

wirksam genug ist, um eine Hybridisierung zwischen sexuellen diploiden und pseudogamen tetraploiden Vertretern der Sammelart *R. auricomus* zu erschweren. Auf die Mechanismen, die dabei eine Rolle spielen, ist in einer früheren Arbeit (Rutishauser, 1954b) eingegangen worden.

Tabelle 2

Samenfertilität von *R. cassubicifolius* nach intra- und interspezifischer Bestäubung

Samenpflanze	Pollenpflanze	Anzahl Fruchtknoten	Gut entwickelte Früchte			Samenansatz in % der Fruchtknoten
			total	taub	fertil	
R. cassubicifolius	*R. cassubicifolius*	389	141	104	37	9,5
—	*R. puberulus*	450	87	68	19	4,2
R. puberulus	*R. puberulus*	225	68	0	68	30,2
R. cassubicifolius	*R. argoviensis*	612	83	38	45	7,4
R. argoviensis	*R. argoviensis*	243	57	7	50	20,6

Interspezifische Bestäubungen vom Typus 4 × 2 bewirken bei den pseudogamen *Auricomi* ebenfalls einen Rückgang der Samenfertilität. Der Zusammenbruch der Endosperm- und damit auch der Embryoentwicklung zieht in diesen Kreuzungen aber auch eine Hemmung der Fruchtwandentwicklung nach sich. Die Zahl gut entwickelter Früchte (mit in der Regel gut entwickelten Samen) ist daher in 4 × 2-Kreuzungen bedeutend geringer als in der reziproken Kombination.

Tabelle 3

Fortpflanzungsmodus von *R. cassubicifolius* und *R. megacarpus*

Samenpflanze	Pollenpflanze		Ausgelegte Früchte	Keimlinge		Blühende Pflanzen	Phänotypus der F_1-Generation	
				total	in %		maternell	Hybriden
R. megacarpus	*R. cassubicifolius*		14	8	57	8	8	0
R. cassubicifolius	*R. megacarpus*							
		1953	29	6	11	6	0	6
		1961	44	2		1	1[1]	0
		total	73	8	11	7	1[1]	6

[1] Bestäubungsfehler

Aus den angegebenen Gründen gelingt es nur mit Mühe, Hybriden zwischen diploiden sexuellen und tetraploiden pseudogamen *Auricomi* aufzuziehen. Während von 14 ausgelegten, gut entwickelten Früchten der Kreuzungskombination *R. megacarpus* × *R. cassubicifolius* 8 (etwa 57 %) auskeimten (Tab. 3), erhielten wir von 72 gut entwickelten Früchten der reziproken Kombination im Durchschnitt nur 8 (etwa 11 %) Keimlinge. Wie Tabelle 3 zeigt, erwiesen sich sämtliche Nachkommen der Kreuzung *R. megacarpus* × *R. cassubicifolius* als maternell, dagegen waren 6 Nachkommen der Kreuzung *R. cassubicifolius* × *R. megacarpus* des Versuchsjahres 1953 echte Hybriden. Ihre Chromosomenzahl betrug durchwegs $2n = 24$ (Fig. 2b). Aus dem analogen Versuch des Jahres 1961 konnte nur ein Nachkomme untersucht werden. Er hatte die Chromosomenzahl $2n = 16$ und muss daher als reiner *R. cassubicifolius* taxiert werden. Es handelt sich hier vermutlich um einen Versuchsfehler. Aus diesen Resultaten geht erneut hervor, dass *R. megacarpus* apomiktisch, *R. cassubicifolius* dagegen sexuell ist.

II. Morphologie, Fertilität und Fortpflanzungsmodus der F_1-Bastarde *R. cassubicifolius* × *R. megacarpus*

Über den Phänotypus der F_1-Bastarde der Kreuzung *R. cassubicifolius* × *R. megacarpus*, CM_1 bis CM_6, und die Schlüsse, die daraus gezogen werden können, ist schon an anderer Stelle (Rutishauser, 1960, 1961) berichtet worden. Da der Phänotypus der F_1-Bastarde und ihrer Nachkommen auch für das uns hier interessierende genetische Problem von Bedeutung ist, müssen wir aber doch kurz nochmals darauf eingehen. Die 6 F_1-Hybriden, CM_1 bis CM_6, spalten in bezug auf mehrere Merkmale deutlich auf. Dies gilt unter anderem für die Zahl der Kronblätter, die Form der grundständigen Blätter sowie Zahl und Grösse der Fruchtknoten. Die grossen Unterschiede hinsichtlich der Zahl der Kronblätter lassen sich aus Tabelle 4 leicht ablesen (es sei ferner auch auf Fig. 1 in Rutishauser, 1960, verwiesen). Wie man sieht, erscheinen in der F_1-Generation die Merkmale beider Eltern wieder, aber keine Übergangsformen.

Auch in bezug auf die Form der grundständigen Blätter (vgl. Fig. 2 in Rutishauser, 1960) sowie Grösse und Zahl der Fruchtknoten sind die F_1-Hybriden CM_1 bis CM_6 nicht uniform. Im Gegensatz zum Kronblattmerkmal sind aber hier Übergänge zwischen den Elterntypen vorhanden. Ihr Erbgang dürfte daher komplizierter sein.

Die phänotypische Analyse der F_1-Generation lässt darauf schliessen, dass eine der beiden Elternarten heterozygot ist. Da in den Nachkommenschaften von *R. cassubicifolius* nach intraspezifischer Bestäubung keine derartigen Aufspaltungen nachgewiesen werden können, muss *R. megacarpus* als Hybride aufgefasst werden. Es ist wahrscheinlich, dass *R. megacarpus* Gene einer Art enthält, die mit *R. cassubicifolius* verwandt,

Tabelle 4

Chromosomenzahl und Phänotypus der F_1- und Rückkreuzungsbastarde
R. cassubicifolius × *R. megacarpus*
(In dieser Tabelle sind die Aufzuchten aus den Jahren 1963–1965 nur zum Teil enthalten)

		2n	Anzahl Kronblätter											
			0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	>10
R. cassubicifolius		16	–	–	–	–	–	12	1	5	–	–	–	–
R. megacarpus		32	6	8	4	2	–	–	–	–	–	–	–	–
F_1-Bastarde														
CM_1		24	–	–	–	–	–	3	1	–	–	–	1	1
CM_2		24	11	4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
CM_3		24	15	8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
CM_4		24	21	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
CM_5		24	6	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
CM_6		24	–	–	–	–	–	6	–	–	–	–	–	–
Rückkreuzungsbastarde														
CM_1 × *R. cassubicifolius:*	CM_1C_1	32	–	–	–	–	–	5	2	1	–	–	–	1
	CM_1C_2	24	–	–	–	–	–	2	4	1	1	–	–	1
	CM_1C_3	24	–	–	–	–	–	–	–	3	1	1	1	1
	CM_1C_4	24	–	–	–	–	–	–	–	1	2	1	1	1
	CM_1C_5	24	–	–	–	–	–	1	2	3	1	1	–	–
	CM_1C_6	24	–	–	–	–	–	1	2	2	2	1	–	–
	CM_1C_7	24	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–
	CM_1C_8	30						?						
	CM_1C_{10}	24	–	–	–	–	–	–	–	1	3	1	–	–
	CM_1C_{11}	32	–	–	–	–	–	2	2	–	–	–	–	–
CM_1 × *R. megacarpus:*	CM_1M_1	23	–	–	–	–	–	1	–	1	1	–	–	3
CM_2 × *R. cassubicifolius:*	CM_2C_1	24	6	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	CM_2C_2	24	5	1	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
CM_2 × *R. megacarpus:*	CM_2M_1	24	4	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	CM_2M_2	41	2	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
CM_2C_1 × *R. cassubicifolius:*	$CM_2C_1C_1$	24	15	6	2	–	1	–	–	–	–	–	–	–
	$CM_2C_1C_2$	24	18	2	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	$CM_2C_1C_3$	24	13	8	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–
	$CM_2C_1C_4$	24	2	3	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	$CM_2C_1C_5$	24	2	6	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	$CM_2C_1C_6$	24	1	–	2	3	1	–	–	–	–	–	–	–
	$CM_2C_1C_7$	24	4	3	2	4	1	–	–	–	–	–	–	–
CM_3 × *R. cassubicifolius:*	CM_3C_1	24	–	–	–	–	1	3	1	–	–	–	–	–
	CM_3C_2	32						?						
	CM_3C_3	24	11	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
CM_3: freie Bestäubung	CM_3F_2	32	12	2	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
CM_4: freie Bestäubung	CM_4F_2	32	–	–	–	–	2	1	–	–	–	–	–	–
CM_6 × *R. cassubicifolius:*	CM_6C_1	24	–	–	–	–	–	9	1	–	–	–	–	–
CM_6 × *R. megacarpus:*	CM_6M_1	17	14	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
CM_6: freie Bestäubung	$CM_6M_1F_3$ 1	24	–	–	–	–	–	8	2	–	1	–	–	–
	$CM_6M_1F_3$ 2	24	–	–	–	–	–	11	2	1	–	–	–	–
CM_1C_1 × *R. cassubicifolius:*	$CM_1C_1C_1$	24	–	–	–	–	1	4	3	–	–	–	1	–
	$CM_1C_1C_2$	24	–	–	1	–	–	10	5	4	–	–	1	–

eventuell sogar mit ihr identisch ist. Die Nachkommen dieser Art sind nur deshalb uniform und maternell, weil sie auf apomiktischem Wege entstehen.

Differenzen zwischen den 6 bisher untersuchten F_1-Bastarden CM_1 bis CM_6 existieren auch in bezug auf den Fruchtansatz (Tab. 5). Sie sind aber doch weniger ausgeprägt als bei den morphologischen Merkmalen. Der Fruchtansatz ist gegenüber den Elternarten stark herabgesetzt. Bei Selbstbestäubungen liegt er zwischen 0 und 1,4 %. Da nicht alle gut entwickelten Früchte Samen enthalten, sind die F_1-Bastarde CM_1 bis CM_6 praktisch selbststeril. Worauf die Selbststerilität beruht, ist noch nicht untersucht worden. Sehr wahrscheinlich hängt sie davon ab, dass die F_1-Hybriden triploid sind und infolgedessen nur ungenügende Mengen keimfähigen Pollens ausbilden können.

Tabelle 5

Fertilität der F_1-Bastarde *R. cassubicifolius* × *R. megacarpus* und des Additionsbastardes CM_1C_1

Samenpflanze		Pollenpflanze	Anzahl		Fruchtansatz		
			Blüten	Fruchtknoten	gut	schlecht	% gut
CM_1	1954	*R. cassubicifolius* Äsch 14	1	38	11	10	
	1959	14	4	162	7	23	
	1960	7	8	417	14	73	
	total		13	617	32	106	5,2
CM_1	1954	*R. megacarpus*	1	39	4	0	
	1959		12	416	27	40	
	1960		6	319	28	27	
	total		19	774	59	67	7,6
CM_1	1959	selbst	15	487	5	10	1,0
CM_2	1954	*R. cassubicifolius* 14	1	48	11	12	
	1959	14	4	251	24	47	
	1960	7	11	813	46	113	
	total		16	1112	81	172	7,3
CM_2	1954	*R. megacarpus*	2	100	17	13	
	1959		6	436	35	42	
	total		8	536	52	55	9,7
CM_2	1959	selbst	9	666	7	13	1,1

Samenpflanze		Pollenpflanze	Anzahl		Fruchtansatz		
			Blüten	Frucht-knoten	gut	schlecht	% gut
CM_3	1954	*R. cassubicifolius* 14	1	59	3	7	
	1959		3	156	5	10	
	1964		5	178	6	62	
	total		9	393	14	79	3,6
CM_3	1954	*R. megacarpus*	1	59	10	2	
	1959		3	152	12	15	
	1964		5	172	39	34	
	total		9	383	61	51	15,9
CM_3	1959	selbst	4	204	0	6	
	1964		4	142	1	9	
	total		8	346	1	15	0,3
CM_4	1959	*R. cassubicifolius* 14	3	126	2	5	
	1964		1	22	0	4	
	total		4	148	2	9	1,4
CM_4	1954	*R. megacarpus*	2	61	2	2	
	1959		1	35	1	0	
	total		3	96	3	2	3,1
CM_5	1954	*R. cassubicifolius* 14	1	66	2	5	
	1959		1	115	0	0	
	1964		1	22	0	0	
	total		3	203	2	5	1,0
CM_5	1964	*R. megacarpus*	1	31	0	3	0
CM_5	1964	selbst	1	37	0	3	0
CM_6	1954	*R. cassubicifolius* 14	1	29	5	8	
	1959		3	94	1	7	
	1964		3	83	3	21	
	total		7	206	9	36	4,4

Samenpflanze		Pollenpflanze	Anzahl		Fruchtansatz		
			Blüten	Frucht-knoten	gut	schlecht	% gut
CM_6	1954	*R. mecagarpus*	1	34	1	2	
	1959		3	82	5	6	
	1964		2	48	5	24	
	total		6	164	11	32	6,7
CM_6	1959	selbst	3	126	1	19	
	1964		1	13	1	5	
	total		4	139	2	24	1,4
CM_1C_1	1963	freie Bestäubung	2	60	20	22	33,3
CM_1C_1	1963	*R. megacarpus*	1	23	5	3	21,7
CM_1C_1	1964	*R. argoviensis* Rhein 3	2	65	22	33	
	1964	6	2	81	28	44	
	1964	7	1	35	5	27	
	total		5	181	55	104	30,4
CM_1C_1	1964	*R. cassubicifolius* Äsch 7	7	323	53	155	16,4
CM_1C_1	1964	*R. puberulus*	5	206	68	43	33,0

Nach Bestäubung mit Pollen der Elternarten *R. cassubicifolius* und *R. megacarpus* steigt der Fruchtansatz beträchtlich, erreicht aber nie die für die 2x × 2x- und 4x × 4x-Kreuzungen erhaltenen Werte. Wie ferner der geringe Prozentsatz auskeimender Samen zeigt, dürfte der Samenansatz noch bedeutend kleiner sein. Die Fertilität der F_1-Hybriden CM_1 bis CM_6 ist also in allen Kreuzungskombinationen gering. Sie verhalten sich in dieser Hinsicht wie andere triploide Pflanzen.

Der Fortpflanzungsmodus der F_1-Hybriden CM_1 bis CM_6 wurde aus Phänotypus und Zytologie von Rückkreuzungspflanzen bestimmt. Zum kleineren Teil wurden dazu auch Nachkommen verwendet, die aus freier Bestäubung herstammten. Die Ergebnisse dieser Analysen werden im folgenden für die einzelnen Bastarde getrennt aufgeführt (vgl. auch Tab. 4 und 6).

Tabelle 6

Fortpflanzung der F_1-Bastarde *R. cassubicifolius* × *R. megacarpus* und des Rückkreuzungsbastardes CM_1C_1

Samenpflanze		2n	Pollenpflanze	2n	Zusammensetzung Rückkreuzungsgeneration: maternell	B_{II}-Bastarde	B_{III}-Bastarde	Aposporiegrad %	Pseudogamiegrad %
CM_1	1954	24	*R. cassubicifolius*	16	3	–	1		
	1963	24	*R. cassubicifolius*	16	4	–	1		
	1954	24	*R. megacarpus*	32	1[1]	–	–		
	1963	24	*R. megacarpus*	32	5	1	–		
				total	13	1	2	93,7	81,2
CM_2	1954	24	*R. cassubicifolius*	16	2	–	–		
	1954	24	*R. megacarpus*	32	1	–	1		
CM_2C_1	1954	24	*R. cassubicifolius*	16	7	–	–		
				total	10	–	1	100	90,9
CM_3	1954	24	*R. cassubicifolius*	16	–	1	–		
	1954	24	freie Bestäubung		–	–	1		
	1963	24	*R. cassubicifolius*	16	1	–	1		
				total	1	1	2	75	25
CM_4		24	freie Bestäubung		–	–	1	+	
CM_5		24	steril						
CM_6	1954	24	*R. cassubicifolius*	16	1	–	–		
	1963	24	*R. megacarpus*	32	–	1[2]	–		
	1954	24	freie Bestäubung		2	–	–		
				total	3	1	–	75	75 (100)
CM_1C_1	1963	32	*R. cassubicifolius*	16	–	2	–		
	1954	32	freie Bestäubung		–	5	–		
				total	–	7	–	0	0

[1] Die Chromosomenzahl dieser Tochterpflanze beträgt nur 2n = 23

[2] Oder Polyhaploide

CM_1: Die zytologische Analyse ergab, dass 4 Kategorien von Rückkreuzungspflanzen ausgebildet worden sind:

a) Die Nachkommen CM_1C_2 bis CM_1C_7 und CM_1C_{10} sind wie der F_1-Bastard CM_1, mit dem sie auch morphologisch übereinstimmen, triploid ($2n = 3x = 24$). Es sind maternelle Pflanzen, die auf pseudogamem Wege aus CM_1 entstanden sind. Maternell sind ferner auch 5 Nachkommen der Kreuzung $CM_1 \times$ *R. megacarpus*, die im Jahre 1963 aufgezogen wurden. Ihre Chromosomenzahl beträgt durchwegs $2n = 24$.

b) Die Chromosomenzahl von CM_1C_1 und CM_1C_{11} beträgt $2n = 4x = 32$, die Pflanzen sind tetraploid. Sie können nur so entstanden sein, dass eine unreduzierte Eizelle von CM_1 durch einen reduzierten Spermakern von *R. cassubicifolius* befruchtet worden ist ($24 + 8 = 32$). Die Pflanzen müssen also zwei Genome von *R. megacarpus* und zwei Genome von *R. cassubicifolius* enthalten.

c) Die Rückkreuzungspflanze CM_1M_1 führt in allen Zellen nur 23 Chromosomen, sie ist hypotriploid. Es fehlt eines der drei SAT-Chromosomen. Die Entstehung von CM_1M_1 lässt sich nicht mit Sicherheit rekonstruieren. Es scheint mir aber nicht wahrscheinlich zu sein, dass es sich um eine sexuell entstandene Tochterpflanze handelt. Bei partiell sexueller Vermehrung von CM_1 wäre eine Chromosomenzahl von $\frac{24}{2} + 16 = 28$ zu erwarten gewesen.

Ferner müsste dann CM_1M_1 wegen des überwiegenden Anteils an *Megacarpus*-Chromosomen eher *R. megacarpus* gleichen. CM_1M_1 weicht aber morphologisch nur unwesentlich von CM_1 ab. Ich halte es daher für wahrscheinlicher, dass CM_1M_1 auf apomiktischem Wege entstanden ist, wobei infolge von somatischer oder generativer Nondisjunktion ein Chromosom verlorengegangen ist. Analoge Beobachtungen sind auch bei diploid parthenogenetischen *Taraxacum*-Arten (Soerensen und Gudjonsson, 1949, Soerensen, 1958) gemacht worden. Der Vorgang ist von Gustafsson (1943, 1947) als Autosegregation bezeichnet worden, konnte aber bisher nur bei diplosporen Apomikten gefunden werden.

d) Die morphologisch abweichende Tochterpflanze CM_1C_8 zählt $2n = 30$ Chromosomen und ist wohl als Hybride zu werten. Im Gegensatz zu CM_1C_1 und CM_1C_{11} ist sie aber vermutlich aus einer befruchteten, reduzierten Eizelle entstanden (B_{II}-Bastard: $14 + 16 = 30$).

Aus den oben mitgeteilten Resultaten der Kreuzungsversuche kann geschlossen werden, dass CM_1 zu 93,7 % apospor und partiell (zu 81,2 %) pseudogam ist. Die unreduzierten Eizellen sind zum Teil befruchtungsfähig.

CM_2: Dieser Bastard erzeugte nach Rückkreuzung mit *R. cassubicifolius* zwei maternelle Nachkommen, CM_2C_1 und CM_2C_2, mit $2n = 24$ Chromosomen. Aus der Kreuzung $CM_2 \times$ *R. megacarpus* ging eine triploide maternelle Tochterpflanze CM_2M_1 und eine aberrante Pflanze CM_2M_2 hervor, für die die somatische Chromosomenzahl $2n = 41$ festgestellt wurde. Es ist sehr wahrscheinlich, dass im letzteren Falle eine unreduzierte Eizelle von CM_2 durch einen aneuploiden Spermakern von *R. megacarpus* mit 17 Chromosomen befruchtet worden ist. Dass pseudogame Apomikten, die *Auricomi* eingeschlossen, nicht selten aneuploide Pollenkörner ausbilden, ist schon mehrfach nachgewiesen worden (Gustafsson, 1947, Rousi, 1956).

Um die Ergebnisse der Rückkreuzungsversuche zu verifizieren, wurde zusätzlich eine Nachkommenschaft aufgezogen, die durch Rückkreuzung der maternellen Tochterpflanze CM_2C_1 mit *R. cassubicifolius* erhalten worden war. Die 7 Nachkommen waren alle maternell, ihre Chromosomenzahl betrug $2n = 24$. Damit dürfte mit genügender Genauigkeit nachgewiesen sein, dass der F_1-Bastard CM_2 total apospor, aber nur partiell (nämlich zu 90,9 %) pseudogam ist.

CM_3: Dieser F_1-Bastard erzeugte (1963) nach Rückkreuzung mit *R. cassubicifolius* eine maternelle Tochterpflanze (CM_3C_3), ferner (1954) eine weitere triploide Pflanze (CM_3C_1), die aus morphologischen Gründen als Hybride aufgefasst werden muss.

CM_3C_2 ist wahrscheinlich ein B_{III}-Bastard (Chromosomenzahl $2n = 32$). Eine weitere Tochterpflanze, CM_3F_2, wurde aus Samen frei bestäubter Blüten aufgezogen. Sie zählt $2n = 32$ Chromosomen und könnte ebenfalls ein B_{III}-Bastard sein. Ihr Phänotypus stimmt allerdings mit dieser Annahme nicht ganz überein.

Aus diesen Ergebnissen geht hervor, dass CM_3 partiell apospor (zu etwa 75 %) und nur schwach pseudogam (zu etwa 25 %) ist.

CM_4: Von CM_4 ist bisher nur eine Tochterpflanze, CM_4F_2, aus Samen frei bestäubter Blüten aufgezogen worden. Sie bildet Blüten mit vielen grossen Kronblättern aus, gleicht also in dieser Eigenschaft eher *R. cassubicifolius*. Ihre Chromosomenzahl $2n = 32$ spricht für Be-

fruchtung einer unreduzierten Eizelle mit haploidem Pollen von *R. cassubicifolius*. Der Fortpflanzungsmodus von CM_4 lässt sich aus den mageren Resultaten der Kreuzungsversuche nicht mit Sicherheit bestimmen. Sicher ist nur, dass CM_4 eine Tendenz zu Apomixis aufweist.

CM_5: Der F_1-Bastard ist so hochgradig steril, dass es bisher noch nicht gelungen ist, Nachkommenschaften aufzuziehen.

CM_6: Rückgekreuzt mit *R. cassubicifolius*, ergab CM_6 eine maternelle Tochterpflanze, CM_6C_1, mit $2n = 24$ Chromosomen. Eine Tochterpflanze der Kreuzung $CM_6 \times$ *R. megacarpus* hatte $2n = 17$ Chromosomen und ist daher als B_{II}-Bastard aufzufassen, könnte aber auch eine Polyhaploide sein. Ferner wurden aus freier Bestäubung zwei maternelle Nachkommen aufgezogen, die sich als triploid erwiesen haben. CM_6 ist somit partiell apospor (zu 75 %) und partiell oder total pseudogam (75 bzw. 100 %).

III. Der Fortpflanzungsmodus des tetraploiden Rückkreuzungsbastardes CM_1C_1

Für die Analyse des Erbganges des Pseudogamie nimmt der tetraploide Rückkreuzungsbastard CM_1C_1 eine Schlüsselstellung ein. Der Bastard CM_1C_{11} ist noch nicht untersucht worden. Im Gegensatz zu den F_1-Bastarden CM_1 bis CM_6 und ihren maternellen Nachkommen, in welchen die *Megacarpus*-Genome über die *Cassubicifolius*-Genome im Verhältnis 2:1 überwiegen, halten sich in CM_1C_1 die beiden Genomtypen die Waage, oder es überwiegen eventuell die Gene von *R. cassubicifolius*. Es war daher von grossem Interesse, den Fortpflanzungsmodus dieses Rückkreuzungsbastardes zu bestimmen. Zwei kleine Nachkommenschaften von 2 bzw. 5 Pflanzen wurden zu diesem Zwecke aufgezogen. Die eine ($CM_1C_1C_{1-2}$) stammt aus der Kreuzung $CM_1C_1 \times$ *R. cassubicifolius*, die andere ($CM_1C_1F_3$) ist aus Samen frei bestäubter Blüten entstanden. Alle 7 Tochterpflanzen erzeugten Blüten mit vielen Kronblättern (Tab. 4) und glichen auch in anderen morphologischen Merkmalen CM_1C_1, ohne allerdings völlig maternell zu sein. Ihre Chromosomenzahl beträgt durchwegs $2n = 24$. Die triploide Chromosomenzahl von $CM_1C_1C_1$ und $CM_1C_1C_2$ kann nur so zustande gekommen sein, dass eine reduzierte Eizelle des tetraploiden Rückkreuzungsbastardes CM_1C_1 durch den haploiden Spermakern eines Pollenkornes von *R. cassubicifolius* befruchtet worden ist($\frac{32}{2} + 8 =$

24). Da die Versuchspflanze CM_1C_1 in der Nähe einer grossen Gruppe von Individuen der sexuellen diploiden Kleinart *R. cassubicifolius* stand, ist die gleiche Entstehungsweise auch für die Nachkommen aus freier Bestäubung ($CM_1C_1F_3$) wahrscheinlich. Die Ergebnisse der Kreuzungsversuche deuten übereinstimmend darauf hin, dass CM_1C_1 befruchtungsfähige, reduzierte Eizellen ausbildet, also sexuell ist. CM_1C_1 muss somit als amphimiktischer Additionsbastard aufgefasst werden (der aber von der tetraploiden Elternpflanze nur die Hälfte der Genome mitbekommen hat). Die Meiose scheint in den EMZ ziemlich regelmässig abzulaufen. Dass aber gelegentlich doch auch aneuploide Gameten ausgebildet werden, geht aus zytologischen Untersuchungen des Endosperms hervor. Neben Endospermen mit 48 Chromosomen (Kreuzung $CM_1C_1 \times$ *R. megacarpus*) erscheinen auch solche mit 50 Chromosomen. Auf einige Unregelmässigkeiten im zytologischen Verhalten des Endosperms von CM_1C_1 wird in einer späteren Arbeit eingegangen.

Die Fertilität von CM_1C_1 ist ebenso gut wie jene der Elternarten. Nach freier Bestäubung wurden 33,3 %, nach Bestäubung mit Pollen tetraploider *Auricomi* 23,1–33,0 % gut entwickelte Früchte ausgebildet (Tab. 5). Nur die Kreuzung $CM_1C_1 \times$ *R. cassubicifolius* ergab mit 16,4 % einen etwas geringeren Ertrag.

IV. Diskussion der Ergebnisse

Der genetischen Analyse apomiktischer Pflanzen und vor allem des Phänomens der Apomixis selbst stellen sich grosse Schwierigkeiten in den Weg. Der Fortpflanzungsmodus eines Apomikten kann nur durch die Aufzucht von Tochtergenerationen bestimmt werden. Der Phänotypus einer F_1-Generation ergibt sich aus der Zusammensetzung der F_2-Generation. Da Apomixis ferner selten total ist und, wie Powers (1945) z.B. für *Parthenium* gezeigt hat, die beiden Phänomene, aus denen sie besteht, Aposporie (die Ausbildung unreduzierter Embryosäcke aus somatischen Zellen) und Pseudogamie (die Entwicklung eines Embryos aus einer unreduzierten, nicht befruchteten Eizelle unter dem stimulierenden Einfluss des befruchteten Endosperms), getrennt vorkommen können, sollten umfangreiche Nachkommenschaften aufgezogen werden, damit das Fortpflanzungsverhalten einer solchen Pflanze mit genügender Genauigkeit erfasst werden kann. Dies wird aber oft dadurch verhindert, dass nur sehr selten, z.B. bei *Parthenium* (Gerstel et al., 1950, 1953), innerhalb des Bereichs der Art oder sogar Verwandtschaftsgruppen niedrigerer Stufe nebeneinander sexuelle und apomiktische Individuen vorkommen. Die für die genetische Analyse der Apomikten unerlässlichen Kreuzungsversuche müssen daher meist zwischen Versuchspflanzen vor-

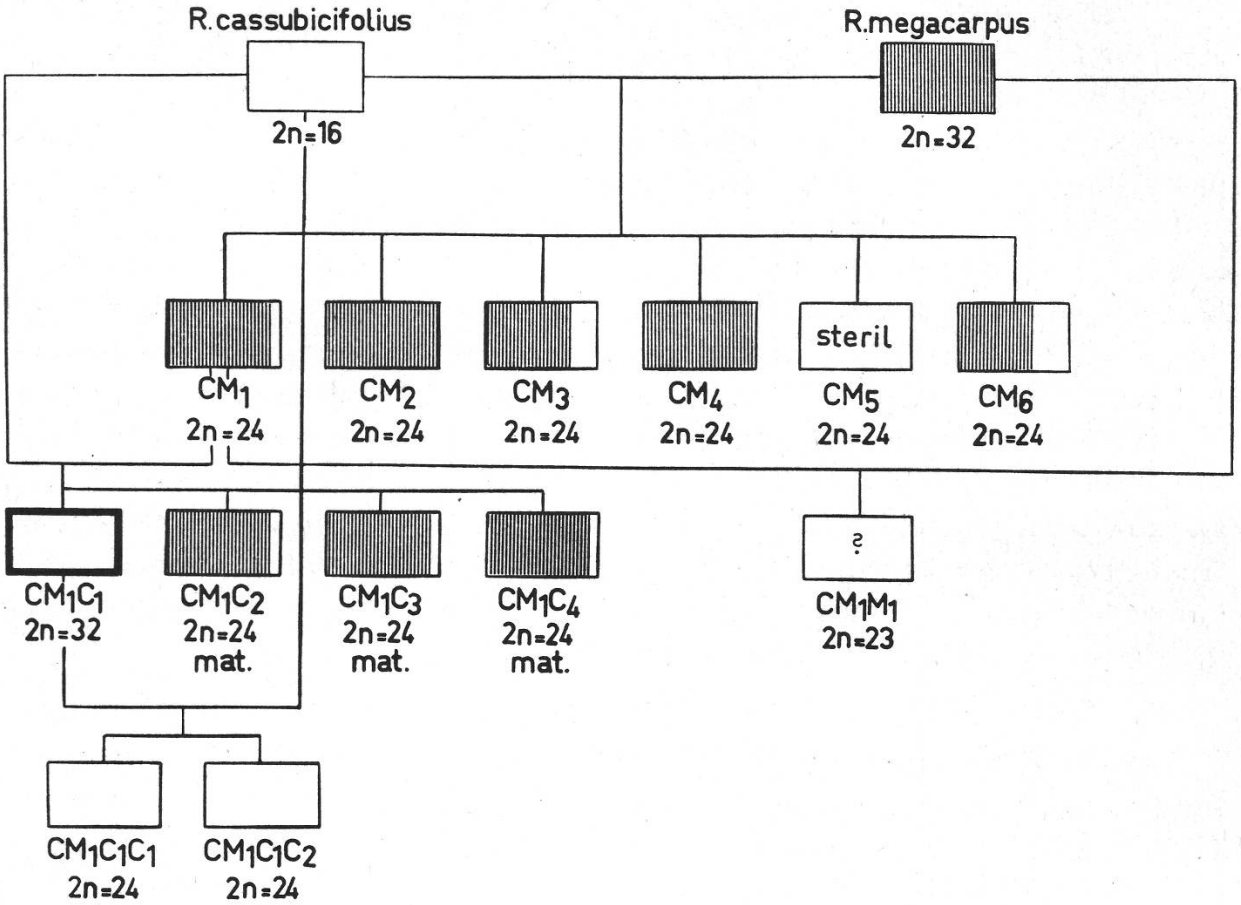
genommen werden, die systematisch relativ weit voneinander entfernt sind und sich in einer grossen Zahl von Genen unterscheiden. Die grossen embryologischen Differenzen zwischen Hybriden derartiger Kreuzungen zeigen deutlich, dass auch in der generativen Sphäre beträchtliche Unterschiede zwischen ihnen bestehen müssen (Nogler, unveröffentlicht). Artbastardierungen führen deshalb häufig zu Entwicklungsstörungen im generativen Bereich, die partielle oder totale Sterilität zur Folge haben können. Dass auch apomiktische Artbastarde nicht davon verschont werden, zeigen sehr schön unsere Kreuzungsversuche zwischen der sexuellen, diploiden Kleinart *R. cassubicifolius* und der pseudogamen, tetraploiden Kleinart *R. megacarpus:* Nach Selbstbestäubung sind die pseudogamen F_1-Hybriden dieser Kombination praktisch samensteril, nach Bestäubung mit Pollen der Eltern setzen sie nur wenig Samen an. Der Übergang zu apomiktischer, insbesondere pseudogamer Fortpflanzung bedeutet keinen Ausweg aus der Sterilität. Ein pseudogamer Art- oder Rassenbastard kann ebenso steril sein wie ein sexueller. Die Tatsache, dass die meisten in der Natur vorkommenden pseudogamen Sippen fertil sind, beruht daher vermutlich auf einem Ausleseeffekt.

Aus den oben angegebenen Gründen war es uns nicht möglich, umfangreiche Nachkommenschaften aufzuziehen. Die Ergebnisse unserer Kreuzungsversuche zwischen *R. cassubicifolius* und *R. megacarpus*, einer diploiden, sexuellen und einer tetraploiden, pseudogamen Kleinart von *R. auricomus s.l.*, genügen daher nicht für eine eingehende genetische Analyse der apomiktischen Fortpflanzung. Zusammen mit den Ergebnissen embryologischer und zytologischer Untersuchungen erlauben sie aber doch einige erste Aussagen über den Erbgang der Aposporie und Pseudogamie.

Ausgangspunkt der Besprechung unserer Kreuzungsversuche (Fig. 3) ist der Befund, dass sich 5 der 6 F_1-Bastarde *R. cassubicifolius* × *R. megacarpus* (CM) als partiell bis total apospor und partiell pseudogam erwiesen haben. In allen 5 Fällen ist Aposporie und Pseudogamie durch den Pollen auf die Nachkommen einer sexuellen Pflanze übertragen worden. Es ist daher wohl berechtigt, genetische Bedingtheit für Aposporie und Pseudogamie anzunehmen. In allen 5 F_1-Hybriden überwiegen die Genome der apomiktischen Elternpflanze *R. megacarpus* über jene der sexuellen *R. cassubicifolius* im Verhältnis 2:1. Der Gedanke liegt nahe, daraus auch auf eine Präponderanz der Apomixisgene zu schliessen und diese für den phänotypischen Effekt, die Manifestation der Apomixis, verantwortlich zu machen.

Bevor eine solche Beweisführung versucht wird, muss aber auf eine Besonderheit der F_1-Generation aufmerksam gemacht werden, die in Kreuzungen zwischen Sexuellen und Apomikten häufig auftritt und die

Entstehung des Additionsbastardes *R. cassubicifolius* × *R. megacarpus*



Figur 3

Stammbaum der Kreuzung *R. cassubicifolius* × *R. megacarpus*
Vererbung der Aposporie

Interpretation der Versuchsresultate wesentlich erschwert. Es ist der Befund, dass die F_1-Hybriden nicht uniform sind, sondern sowohl in bezug auf die morphologischen Merkmale wie zum Teil auch hinsichtlich der Fortpflanzungsweise aufspalten. So variiert z.B. der Aposporiegrad bei den Bastarden CM_1 bis CM_6 zwischen 75 und 100%, der Pseudogamiegrad zwischen 25 und 90,9%.

Die Variabilität des Aposporiemerkmals bei den F_1-Hybriden weist darauf hin, dass *R. megacarpus* in bezug auf die Apomixisgene nicht völlig homozygot sein kann. Die *Megacarpus*-Genome übertragen daher wohl nicht nur Apomixisgene. Da aber alle F_1-Hybriden, wie auch aus der Zytologie ihres Endosperms eindeutig hervorgeht, partiell oder total apospor sind, ist wohl anzunehmen, dass beide *Megacarpus*-Genome Apomixisgene führen. Die Annahme, dass die letzteren ungefähr im Verhältnis 2:1 über die Sexualitätsgene des *Cassubicifolius*-Genoms überwiegen, ist daher begründet.

Die Bedeutung der Präponderanz der Apomixisgene für die Manifestation der Aposporie und Pseudogamie geht sehr schön aus der embryolo-

gischen und genetischen Analyse des Rückkreuzungsbastardes CM_1C_1 hervor. Dieser Bastard entstand durch Addition eines *Cassubicifolius*-Genoms zum Genombestand der F_1-Hybride CM_1. Sein Chromosomenkomplement ist aus zwei *Megacarpus*- und zwei *Cassubicifolius*-Genomen zusammengesetzt. Bezeichnen wir die beiden Genome mit M bzw. C, so hat CM_1C_1 die Genomformel MMCC. Die Addition eines C-Genoms zum Genomkomplement MMC und damit eine Verschiebung der relativen Anzahl Apomixis- und Sexualitätsgenome zugunsten der letzteren hat einen deutlichen Effekt: CM_1C_1 ist sexuell. Die Expressivität der Apomixisgene hängt also bei *R. auricomus* offenbar von ihrer relativen Anzahl ab. Die Apomixisgene sind rezessiv, zeigen aber einen quantitativen Effekt.

Die Ergebnisse der Kreuzungsversuche mit sexuellen und apomiktischen *Auricomi* führen daher zu der Auffassung, dass

1. die Apomixis (Aposporie und Pseudogamie) eine genetische Grundlage hat und dass
2. die Apomixisgene in einfacher Quantität rezessiv sind, aber mit zunehmender Anzahl über die Sexualitätsgene dominieren.

Schon in der Einleitung zu dieser Arbeit ist erwähnt worden, dass ähnliche Ergebnisse auch mit anderen pseudogamen Arten erzielt worden sind. So konnte z.B. Müntzing (1945) zeigen, dass die diploiden Bastarde zwischen einer diploiden, partiell sexuellen Rasse von *Potentilla argentea* (A–C) und einem diploiden, total apomiktischen Biotyp der gleichen Art hochgradig sexuell waren. Hybriden zwischen *P. argentea* A–C und hexaploiden, total apomiktischen Biotypen von *P. argentea* waren hingegen partiell apomiktisch, wobei allerdings zwischen den verschiedenen F_1-Hybriden grosse Unterschiede in bezug auf die Manifestation der Aposporie und Pseudogamie existieren. Müntzing schloss aus diesen Versuchen als erster auf eine quantitative Wirkung der Apomixisgenome. Die Beweiskraft seiner Resultate wird allerdings dadurch beeinträchtigt, dass keiner der Biotypen total sexuell war.

Einwandfrei sind in dieser Hinsicht die Ergebnisse, welche Gerstel et al. (1950, 1953) mit Apomikten einer anderen Verwandtschaftsgruppe, *Parthenium argentatum*, einer Komposite, erzielt haben. Diploide Individuen von *P. argentatum* (mit 2n = 36 Chromosomen), die sich als sexuell erwiesen und vermutlich von einer partiell pseudogamen, tetraploiden Rasse durch parthenogenetische Entwicklung einer reduzierten Eizelle entstanden waren, wurden mit einer hyperdiploiden, pseudogamen Rasse derselben Art gekreuzt und ergaben diploide F_1-Hybriden, die, abgesehen von einer geringen Tendenz zur Ausbildung befruchtungsfähiger unreduzierter Eizellen, ausnahmslos sexuell waren.

Die Nachkommenschaft der reziproken Kreuzung war zusammengesetzt aus maternellen Pflanzen und einigen diploiden, triploiden und tetraploiden Hybriden. Die diploiden Hybriden waren wieder sexuell, die triploiden dagegen, die aus der Befruchtung unreduzierter Eizellen der partiell pseudogamen Rasse hervorgegangen waren, erwiesen sich als partiell pseudogam. Obwohl jeweils nur ein Teil der F_1-Hybriden analysiert worden war, geht aus diesen Kreuzungsergebnissen doch einwandfrei hervor, dass auch in diesem Falle die Apomixisgene rezessiv sind, mit zunehmender Anzahl aber über die Sexualitätsgene dominieren. Hierzu muss nun allerdings bemerkt werden (vgl. Gerstel et al., 1953), dass 52 F_2-Hybriden, die aus freier Bestäubung zwischen isolierten F_1-Nachkommen der Kreuzung sexuell $\times$ apomiktisch entstanden waren, nur sexuelle Vermehrung zeigten. Das für die Apomixis verantwortliche Gensystem ist in keinem Falle wieder aufgebaut worden. Es muss daher nach Gerstel mindestens 4 Gene umfassen.

Ob die für pseudogame *Auricomi*, *Potentilla argentea* und *Parthenium argentatum* gefundenen Regeln über die Vererbung der Apomixis auch für andere pseudogame Arten Geltung haben, lässt sich vorläufig noch nicht mit Sicherheit feststellen. Die an pseudogamen Arten der Gattungen *Poa* (Müntzing, 1940; Åkerberg, 1942) und *Rubus* (Gustafsson, 1943, 1946/47; Lidforss, 1914) durchgeführten experimentellen Untersuchungen sprechen zwar ebenfalls für Rezessivität der Apomixisgene. Dagegen ist es zweifelhaft, für *Poa* sogar eher unwahrscheinlich, dass auch die zweite Regel, den quantitativen Effekt der Apomixisgene betreffend, für die genannten Arten Gültigkeit hat. Wie zudem Grazi et al. (1961) mit Recht ausgeführt haben, ist eine Analyse der Genetik der Apomixis in der Gattung *Poa* aus verschiedenen Gründen (hohe Chromosomenzahl, irreguläre Meiose, Herkunft der Nachkommen aus befruchteten und unbefruchteten, reduzierten und unreduzierten Eizellen) sehr erschwert, wenn nicht verunmöglicht. Die oben aufgestellten Regeln dürfen daher, besonders was ihren zweiten Teil angeht, nicht generalisiert werden.

Eine Besprechung der genetischen Grundlagen der Pseudogamie darf nicht an einem Phänomen vorbeigehen, das vorläufig nur für pseudogame Arten der Gattung *Potentilla* genauer untersucht ist, aber auch in anderen Gattungen eine Rolle spielen könnte. Wie ausgedehnte Kreuzungsversuche gezeigt haben, entstehen in der Gattung *Potentilla* hochgradig, ja sogar total sexuelle Hybriden auch dann, wenn die Eltern nur noch Spuren von Sexualität aufweisen. So hat z.B. die Kreuzung *Potentilla canescens* $\times$ *P. verna* eine total sexuelle und nur noch schwach apospore Hybride ergeben, obwohl *P. canescens* zu 99,3% apospor und zu 98,6% pseudogam, *P. verna* total apospor und pseudogam waren. Ähnliche Resultate wurden auch in Kreuzungsversuchen zwischen zwei pseu-

dogamen Biotypen von *P. argentea* und *P. verna* erzielt (Rutishauser, 1948).

Das Verschwinden der Apomeiose und das Wiederauftreten der Sexualität in Hybriden apomiktischer Eltern ist auch bei anderen Pseudogamen, z.B. in Kreuzungen zwischen *Poa alpina* und *Poa pratensis* (Åkerberg, 1942) und *Rubus thyrsanthus* × *R. caesius* (Lidforss in Gustafsson, 1943) beobachtet worden. Dieses Ergebnis wird von Åkerberg (1942) und Müntzing (1940) darauf zurückgeführt, dass die Apomixis durch ein fein ausbalanciertes Gensystem bewirkt wird, das im Kreuzungsversuch leicht zerstört wird. Unsere eigenen, mit embryologischen Untersuchungen verbundenen Kreuzungsversuche an Arten der Gattung *Potentilla* haben gezeigt, dass sexuelle Hybriden dann gehäuft auftreten, wenn sich die Eltern im Aposporietypus unterscheiden, wenn also die eine Versuchspflanze somatisch, die andere generativ apospor (diplospor) ist. Unserer Ansicht nach könnte das Wiederauftreten der Sexualität auf Differenzen im Genotypus der Eltern zurückgehen. Diese genotypischen Differenzen wirken sich auf embryologischer Ebene aus, indem sie darüber entscheiden, was für Zellen des Nuzellus (somatische oder generative) zu unreduzierten Embryosäcken auswachsen. Eine Reihe von Kreuzungsergebnissen (Rutishauser, 1948; Hunziker, 1954; Rutishauser und Hunziker, 1954) sprechen zugunsten dieser Auffassung. Das «experimentum crucis», der Aufbau eines sexuellen, duodecaploiden Additionsbastardes aus generativ und somatisch aposporen, hexaploiden Elternarten, hat allerdings nicht die erwarteten Ergebnisse gezeitigt.

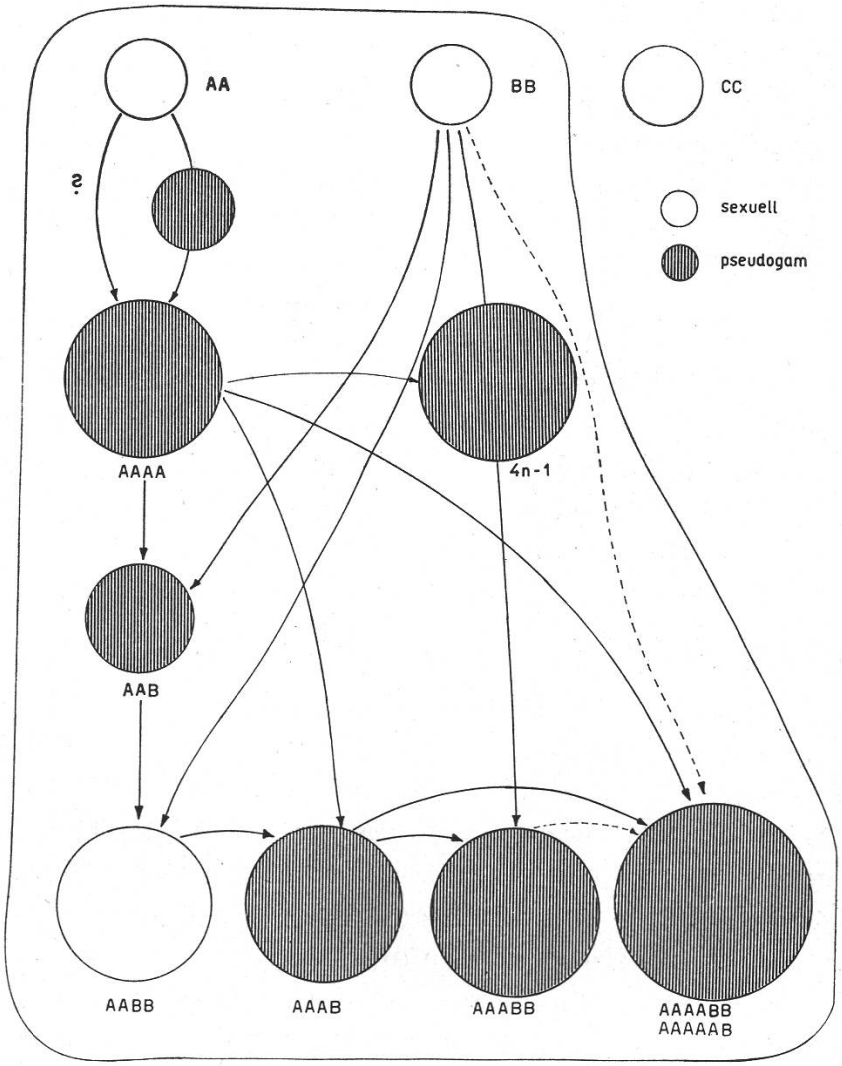
Bei *R. auricomus* scheint nur ein Aposporietypus, somatische Apospore, vorzuliegen. Sexuelle Nachkommen zwischen hochgradig aposporen Biotypen wären daher nur ausnahmsweise zu erwarten, nämlich nur unter der Bedingung, dass die verwendeten Versuchspflanzen in bezug auf die Apomixisgene heterozygot sind.

Der Nachweis, dass die Apomixis der *Auricomi* genetisch bedingt ist, gibt uns die Möglichkeit, die Entstehung der grossen Formenmannigfaltigkeit, welche in dieser Verwandtschaftsgruppe existiert, zu diskutieren. Es wurde schon früher (Rutishauser, 1960, 1961) darauf hingewiesen, dass Kreuzungen zwischen diploiden, sexuellen und tetraploiden, pseudogamen Sippen auf dem Wege über triploide, partiell pseudogame Hybriden zur Entstehung neuer tetraploider *Auricomi* führen könnten. Dass diese neugebildeten Tetraploiden wegen der Dominanz der Sexualitätsfaktoren die Sexualität der diploiden Sippe wiedergewinnen, zeigt weitere Möglichkeiten für die Vermehrung der Polymorphie auf. Wie unsere Bestäubungsversuche ergeben haben, ist der tetraploide, sexuelle Additionsbastard, *R. cassubicifolius* × *R. megacarpus*, ebenso fertil wie die Eltern. Eine solche Pflanze kann daher sehr wohl Ausgangspunkt für die

Entstehung neuer tetraploider und pseudogamer *Auricomi* sein und so zu einer neuen Durchmischung des Genbestandes der Sammelart *R. auricomus* führen. Es ist bemerkenswert, dass Rousi (1956) aufgrund von Meioseanalysen pseudogamer *Auricomi* zu einer ähnlichen Auffassung gelangt ist.

In den Nachkommenschaften solcher neuer tetraploider Apomikten sind wegen der in verschiedenen Verhältnissen auftretenden Mischungen von Sexualitäts- und Apomixisgenen auch partielle Apomikten zu erwarten, die ihrerseits wieder zu neuen Hybridisierungen und Rekombinationen Anlass geben können. Da bei solchen partiellen Apomikten auch befruchtungsfähige, unreduzierte Eizellen vorkommen, ist ferner der Weg offen zur Ausbildung höher polyploider (penta- und hexaploider) Kleinarten. Zusammenfassend kann daher die Entstehung und Ausweitung des *Auricomus*-Komplexes wie folgt dargestellt werden (vgl. dazu auch Fig. 4):

Entstehung und Ausweitung des *Auricomus*-Komplexes



Figur 4

Evolution der *Auricomi*

1. Stufe: Entstehung der Apomixis durch Mutationen aus sexuellen diploiden Primärarten und (vermutlich wegen des Vorkommens befruchtungsfähiger, unreduzierter Eizellen) Aufstieg zur nächsten Polyploidiestufe.

2. Stufe: Durch Einkreuzung von Apomixisgenen in andere sexuelle Primärarten entstehen partiell apomiktische Triploide mit allopolyploider Konstitution.

3. Stufe: Rückkreuzung der Triploiden mit diploiden Primärarten führt zu sexuellen, eventuell auch partiell sexuellen Tetraploiden.

4. Stufe: Durchmischung der Genbestände tetraploider Pseudogamer durch Kreuzung zwischen sexuellen oder partiell sexuellen und apomiktischen Tetraploiden. Dabei entstehen auch Höherpolyploide.

Kreuzungen zwischen partiell apomiktischen Tetraploiden der *Auricomus*-Gruppe wurden auch von Marklund und Rousi (1961) als eine der wichtigsten Quellen für die grosse Formenfülle der überwiegend tetraploiden *Auricomi* Finnlands angenommen. Wie bei den schweizerischen *Auricomi* spielt dabei die Erhöhung der Polyploidie eine nur untergeordnete Rolle: von 44 Kleinarten waren 42 tetraploid und nur 2 pentaploid. Eine Kleinart, die eine gewisse Tendenz zu sexueller Vermehrung in den sonst ausschliesslich apomiktischen Bestand finnischer *Auricomi* hineingetragen hat, könnte die diploide Art *R. Lyngei* sein. Sie kommt in der gleichen Region vor, in der auch eine der beiden Pentaploiden gefunden worden ist.

Unsere Kreuzungsversuche haben somit gezeigt, dass auch bei den Apomikten «introgressive hybridization» im Sinne Andersons (1949) möglich ist und durch kreuzungsbedingten Genaustausch neue Apomikten entstehen können. Da bei diesem Vorgang auch Apomixisgene übertragen werden, hat «introgressive hybridization» auf die Variabilität der Apomikten einen erhöhten Effekt: durch das stabilisierende Element der Apomixisgene werden selbst extrem heterozygote Varianten fixiert und sind daher der Gefahr des Zerfalls ihres Gensystems durch Meiose und Befruchtung nicht mehr ausgesetzt. Ferner erhöht sich die Tendenz zu Polyploidisierung wegen des Vorkommens partieller Apomikten, deren Tendenz zu Sexualität sich besonders dadurch ausdrückt, dass befruchtungsfähige, unreduzierte Eizellen ausgebildet werden.

Als retardierendes Element kommt bei diesen Formbildungsprozessen die Erhaltung von Sterilitätsbarrieren in Frage, die schon bei den sexuellen Elementararten vorkommen. Bei *R. auricomus* ist es die somatoplastische Sterilität (Brink und Cooper, 1947), welche bei Apomikten

weiterhin funktioniert und unter Umständen den Samenansatz einer Hybride in einem Umfang herabsetzt, der sie unfähig macht, die Konkurrenz der Elternarten oder anderer, besser ausbalancierter Bastarde auszuhalten.

Summary

1. This paper deals with results of crossings between diploid, sexual *Ranunculus cassubicifolius* (2n = 16) and tetraploid, pseudogamous *R. megacarpus* (2n = 32). The F_1-generation has been proved to be triploid (2n = 24) and of partial pseudogamous reproduction. Four types of daughter plants occur in backcross generations of F_1-plants:
   a) maternal plants deriving from unreduced, unfertilized egg cells,
   b) B_{III}-hybrids deriving from unreduced, fertilized egg cells,
   c) B_{II}-hybrids deriving from reduced, fertilized egg cells, and
   d) due to autosegregation, subtriploid plants (2n = 23).
2. One tetraploid B_{III}-hybrid, CM_1C_1 (2n = 32), containing two genomes of each parent plants, is sexual.
3. From these results the following conclusions may be drawn:
   a) Pseudogamous reproduction is genetically controlled.
   b) The gene or genes for pseudogamous reproduction have a quantitative effect.
   c) The above-mentioned results give some insights into the evolutionary trend of the *Ranunculus auricomus* group: Diploid and sexual primary species are assimilated by crossing and backcrossing with pseudogamous species, giving rise to new tetraploid *Auricomi*, which, due to their sexual reproduction, may serve as a source for introgressive hybridization. Somatoplastic sterility works against this process of absorbing sexual primary species.

Literaturverzeichnis

Åkerberg E. 1942. Cytogenetic studies in *Poa pratensis* and its hybrid with *Poa alpina*. Hereditas **28**, 1–126.

Anderson E. 1949. Introgressive Hybridization. J. Wiley & Sons, New York, 109 S.

Brink R.A. und D.C. Cooper. 1947. The endosperm in seed development. Bot. Rev. **13**, No. 8/9.

Christoff M. und G. Papasova. 1943. Die genetischen Grundlagen der apomiktischen Fortpflanzung in der Gattung *Potentilla*. Z. f. ind. Abst. und Vererbungslehre **80**, 103–125.

Gerstel D.U. und Wm. Mishanec. 1950. On the inheritance of apomixis in *Parthenium argentatum*. Bot. Gaz. **112**, 96–106.

— B.L. Hammond und C. Kidd. 1953. An additional note on the inheritance of apomixis in Guayule. Bot. Gaz. **115**, 89–93.

Grazi F., M. Umaerus und E. Åkerberg. 1961. Observations on the mode of reproduction and the embryology of *Poa pratensis*. Hereditas **47**, 489–541.

Gustafsson A. 1943. The genesis of the European blackberry flora. Lunds Univ. Årsskr. N.F. **39**, 1–200.

— 1947. Apomixis in higher plants. II. The causal aspect of apomixis. Lunds Univ. Årsskr. **43**, 71–178.

Häfliger E. 1943. Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer Ranunkeln der *Auricomus*-Gruppe. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **53**, 318–382.

Hunziker H.R. 1954. Beitrag zur Aposporie und ihrer Genetik bei *Potentilla*. Arch. Julius-Klaus-Stiftung f. Vererbungsforschung **29**, 135–222.

Lidforss B. 1914. Zusammenfassung seiner Arbeiten über *Rubus*. Z. f. ind. Abst. und Vererbungslehre **12**, 1–13.

Marklund G. und A. Rousi. 1961. Outlines of evolution in the pseudogamous *Ranunculus auricomus* group in Finland. Evolution **15**, 510–522.

Müntzing A. 1940. Further studies on apomixis and sexuality in *Poa*. Hereditas **26**, 115–190.

— und G. Müntzing. 1945. The mode of reproduction of hybrids between sexual and apomictic *Potentilla argentea*. Bot. Not. 1945, 49–71.

Powers Le Roy. 1945. Fertilization without reduction in Guayule (*Parthenium argentatum* Gray) and a hypothesis as to the evolution of apomixis and polyploidy. Genetics **30**, 323–346.

Rousi A. 1956. Cytotaxonomy and reproduction in the apomictic *Ranunculus auricomus* group. Ann. Soc. Bot. Vanamo **29**, 1–64.

Rutishauser A. 1947. Untersuchungen über die Genetik der Aposporie bei pseudogamen Potentillen. Experientia **3**, 204.

— 1948: Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung *Potentilla*. Arch. Julius-Klaus-Stiftung f. Vererbungsforschung **23**, 267–424.

— 1954a. Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen Ranunculusarten. Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen **25**, 1–45.

— 1954b. Entwicklungserregung der Eizelle bei pseudogamen Arten der Gattung *Ranunculus*. Bull. Schweiz. Akad. Med. Wiss. **10**, 491–512.

— 1960. Untersuchungen über die Evolution pseudogamer Arten. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **70**, 113–125.

— 1961. Pseudogamous reproduction and evolution. Recent Adv. in Botany, 9th Int. Bot. Congress, 699–702.

Rutishauser A. und R. H. Hunziker. 1954. Weitere Beiträge zur Genetik der Aposporie pseudogamer Potentillen. Arch. Julius-Klaus-Stiftung **21**, 223–233.

Soerensen Th. 1958. Sexual chromosome-aberrants in triploid apomictic Taraxaca. Bot. Tidsskr. **54**, 1–22.

— und G. Gudjonsson. 1949. Spontaneous chromosome-aberrants in apomictic Taraxaca. Kong. Danske Vid. Selsk. Biol. **4**, 1–48.