

# Untersuchungen über die Evolution pseudogamer Arten

Autor(en): **Rutishauser, A.**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **70 (1960)**

PDF erstellt am: **26.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-49477>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

# Untersuchungen über die Evolution pseudogamer Arten

Von A. Rutishauser

Eingegangen am 11. Februar 1960

Es ist schon wiederholt darauf hingewiesen worden, daß Bastardierung bei der Entstehung der Formenmannigfaltigkeit apomiktischer Pflanzen eine große Rolle gespielt habe. Für eine große Zahl apomiktischer Arten ist hybridogener Ursprung auf zytologischem Wege oder auf Grund vergleichend-morphologischer Untersuchungen wahrscheinlich gemacht worden. Beweise für die Richtigkeit dieser Ansicht ließen sich auch auf experimentellem Wege beibringen. So gelang es mehrfach, durch Art- und Rassenkreuzungen zwischen total und partiell apomiktischen Arten apomiktische und damit mehr oder weniger konstante Bastarde zu erzeugen. Der umgekehrte Weg, Nachweis der hybriden Struktur durch Analyse von Nachkommenschaften apomiktischer Pflanzen, erwies sich dagegen meist als schwer oder überhaupt nicht gangbar. Die Apomixis verhindert die Aufspaltung heterozygoter Gensysteme, positive Resultate sind daher nur aus Kreuzungen zwischen sexuellen und apomiktischen Arten oder Rassen zu erwarten. Immerhin gelang doch gelegentlich der Nachweis, daß die Nachkommenschaften aus solchen Kreuzungen polymorph sind, was für Heterozygotie der apomiktischen Ausgangsform spricht. Bekanntlich hat Gregor Mendel als erster solche Untersuchungen durchgeführt und damit den heterozygoten Charakter einiger diploid parthenogenetischer *Hieracium*-Arten aufgedeckt. Später sind ähnliche Ergebnisse auch für Arten pseudogamer Gattungen, wie *Poa*, *Rubus*, *Sorbus* und *Potentilla*, erzielt worden. Die vorliegende Arbeit berichtet über einige weitere derartige Bastardanalysen, die an Sippen der Gattungen *Potentilla* und *Ranunculus* ausgeführt worden sind.

## I. Ergebnisse der Kreuzungsversuche

### a) *Potentilla arenaria*

Als Versuchspflanze diente ein partiell pseudogames Exemplar von *Potentilla arenaria*, *Potentilla arenaria* 25, das in der Umgebung von Schaffhausen von G. Kummer (vgl. Becherer, 1932, 1952) aufgefunden und über dessen Fortpflanzung in früheren Arbeiten (Rutis-

hauser, 1943, 1945, 1948) berichtet wurde. Die Pflanze wurde ursprünglich als reine *Potentilla arenaria* aufgefaßt. Auf Grund vergleichend-morphologischer Untersuchungen, besonders aber durch einen Vergleich der Haartypen «echter» *Potentilla arenaria*, *Potentilla verna*, und von Pflanzen aus dem Rande des Verbreitungsgebietes von *Potentilla arenaria* ließ sich aber dann zeigen, daß die in Frage stehende Form auch Eigenschaften von *Potentilla verna* aufwies und daher als Artbastard aufgefaßt werden kann.

Tabelle 1

Kreuzungsversuche mit *Potentilla heptaphylla*, *Potentilla verna* und *Potentilla arenaria*

Samenpflanze	Pollenpflanze	Nr. Fruchtfam.	Zahl der Samen	Zahl der Keimlinge	Zusammensetzung der F <sub>1</sub> -Gen.		
					M	B <sub>II</sub>	Chrom.-zahl der B <sub>II</sub>
<i>Potentilla heptaphylla</i> (2n = 14)	<i>Potentilla arenaria</i> 25 (2n = 35)	45/117	33	11	—	8	21 26, 27
—	<i>Potentilla arenaria</i> 33a (2n = 42)	39/36	29	13	—	9	21
<i>Potentilla arenaria</i> 25 (2n = 35)	<i>Potentilla verna</i> 10 (2n = 42)	41/46	19	13	7	1	41
<i>Potentilla arenaria</i> 33 (2n = 42)	<i>Potentilla verna</i> 10 (2n = 42)	44/84	74	47	47	—	

M = maternelle Tochterpflanzen

B<sub>II</sub> = Bastarde, hervorgegangen aus befruchteten haploiden Eizellen

Wie aus Tabelle 1 hervorgeht, entwickelte *Potentilla arenaria* 25 nach Bestäubung mit Pollen von *Potentilla verna* 7 maternelle Tochterpflanzen und eine Hybride, ist also partiell pseudogam. Die zytologische Unter-

Tabelle 2

Morphologie und Zytologie der F<sub>1</sub>-Bastarde  
*Potentilla heptaphylla* × *Potentilla arenaria* 25

Bastard Nr.	Somat. Chromos.-zahl	Sternhaare mit	Bastard Nr.	Somat. Chromos.-zahl	Sternhaare mit
45/117,1	21	6–10 Zacken	45/117,5	27	1–3 Zacken
45/117,2	27	2–3 Zacken	45/117,6	26	2–5 Zacken
45/117,3	21	5–8 Zacken	45/117,7	?	1–2 Zacken
45/117,4	26, 52, ± 104	3–5 Zacken	45/117,8	21	6–10 Zacken



suchung ergab, daß die Pflanze pentaploid ist ( $2n = 35$ ) und in den Meiosen der PMZ zahlreiche Univalente ausbildet. Um genauere Auskunft über den Genotypus von *Potentilla arenaria* 25 zu erhalten, wurde im Jahre 1945 *Potentilla heptaphylla* ( $2n = 14$ ), eine sexuelle *Potentilla*-Art, mit Pollen von *Potentilla arenaria* 25 bestäubt und die aus acht Nachkommen bestehende  $F_1$ -Generation, 45/117, morphologisch und bis auf eine auch zytologisch untersucht. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in Tabelle 2 zusammengefaßt.

Die somatische Chromosomenzahl der acht Bastarde variiert beträchtlich, 3 Pflanzen wiesen  $2n = 21$  Chromosomen auf, 4 Pflanzen  $2n = 26$  oder  $2n = 27$ . Bei 45/117,4 ( $2n = 26$ ) konnten in allen Wurzeln auch Zellen mit  $4n = 52$  und  $8n = \pm 104$  Chromosomen gefunden werden. Nach der variablen Größe der Rindenzellen zu schließen, kommen auch in den Wurzeln anderer Bastarde mit  $2n = 26$  oder  $2n = 27$  Chromosomen derartige Verdoppelungen der Chromosomenzahl vor. *Potentilla arenaria* und *Potentilla heptaphylla* unterscheiden sich morphologisch u. a. durch den Besitz oder das Fehlen von Sternhaaren (*Potentilla heptaphylla* wie auch *Potentilla verna* entwickeln an Stelle von Stern-einfache Striegelhaare). Alle übrigen Merkmale, wie Form der Außenkelchblätter, Behaarung des Stengels, Bau der Blättchen, usw. lassen sich nur schwer fassen und gehen in den Bastarden derart ineinander über, daß sie nicht zur Charakterisierung der Tochterpflanzen verwendet werden können. Leicht faßbar ist dagegen die Zahl der Zacken, welche pro Sternhaar ausgebildet werden. Zwei Kategorien von Tochterpflanzen lassen sich unterscheiden: Solche, deren Sternhaare 1 bis max. 5 Zacken pro Haar aufweisen, und solche mit 5 oder mehr Zacken. 5 Pflanzen gehören der ersten, 3 Pflanzen der zweiten Kategorie an. Dieser Befund zeigt, daß *Potentilla arenaria* 25 in bezug auf die Ausbildung gerade des charakteristischsten *Arenaria*-Merkmals heterozygot sein muß. Dasselbe gilt vermutlich auch für andere Merkmale, wie aus der extremen Polymorphie der kleinen  $F_1$ -Generation deutlich hervorgeht.

Zwischen Chromosomenzahl und Zahl der Zacken besteht eine Parallele derart, daß die  $F_1$ -Bastarde mit mehr als 5 Zacken pro Haar triploid sind, während die Bastarde mit  $2n = 26$  oder 27 Chromosomen weniger Zacken ausbilden. Dieser Befund ist deshalb überraschend, weil angenommen werden muß, daß die Bastarde mit höheren Chromosomenzahlen von der Pollenpflanze *Potentilla arenaria* 25 mehr Chromosomen mitbekommen haben als die triploiden Hybriden. Wie andere Versuche zeigten – z. B. die Kreuzung *Potentilla heptaphylla*  $\times$  *Potentilla arenaria* 33a (vgl. Tabelle 1) – entwickelt *Potentilla heptaphylla* nur haploide Eizellen mit  $n = 7$  Chromosomen. Obwohl also die triploiden Bastarde nur 14 Chromosomen von *Potentilla arenaria* erhalten haben, gegenüber 18 bis 19 bei den hypotetraploiden, entwickeln sie doch typischere Sternhaare als die letzteren. Dieses unerwartete Kreuzungsergebnis läßt sich



unter der Annahme verstehen, daß nur 4 Genome von *Potentilla arenaria* 25 typische *Arenaria*-Genome sind, d. h. Gene für die Ausbildung von Sternhaaren enthalten, während das 5. von einer Pflanze her stammt, die nicht die Fähigkeit besitzt, Sternhaare auszubilden. Da die verwendete Versuchspflanze zusammen mit *Potentilla verna* vorkommt und sich am betreffenden Standort auch Übergänge zwischen ihr und *Potentilla verna* nachweisen lassen, liegt es nahe, das 5. Genom als *Verna*-Genom zu betrachten. Die Genomformel für *Potentilla arenaria* 25 würde also lauten AAAAV.

b) *Ranunculus megacarpus* W. Koch

In einer früheren Arbeit (Rutishauser, 1954) wurde über Kreuzungen zwischen *Ranunculus cassubiciifolius* W. Koch, einer sexuellen diploiden Microspecies der Sammelart *Ranunculus auricomus*, und einer tetraploiden pseudogamen Pflanze berichtet, die mir unter der Bezeichnung *Ranunculus cassubiciifolius* übergeben worden ist. Eine eingehende morphologische Analyse zeigte dann aber, daß es sich bei der tetraploiden Versuchspflanze nicht um *Ranunculus cassubiciifolius*, sondern um ein Exemplar von *Ranunculus megacarpus* W. Koch handeln muß: Die grundständigen Laubblätter besitzen eine offene Basalbucht, sind wenig (bis ca.  $\frac{1}{3}$ ) geteilt, mit kleinem mittlerem und breiten seitlichen Lappen (Fig. 1). Die Blüten unseres Exemplares entwickeln nur wenige (bis 3) Honigblätter, die Antheren haben eine mittlere Länge von 3,5 mm und überragen die Fruchtköpfchen beträchtlich. Die Länge der Fruchtknoten beträgt 3,5–4 mm (Mittel 3,95 mm). Sie sind mit einem 1,6 mm langen Schnabel versehen.

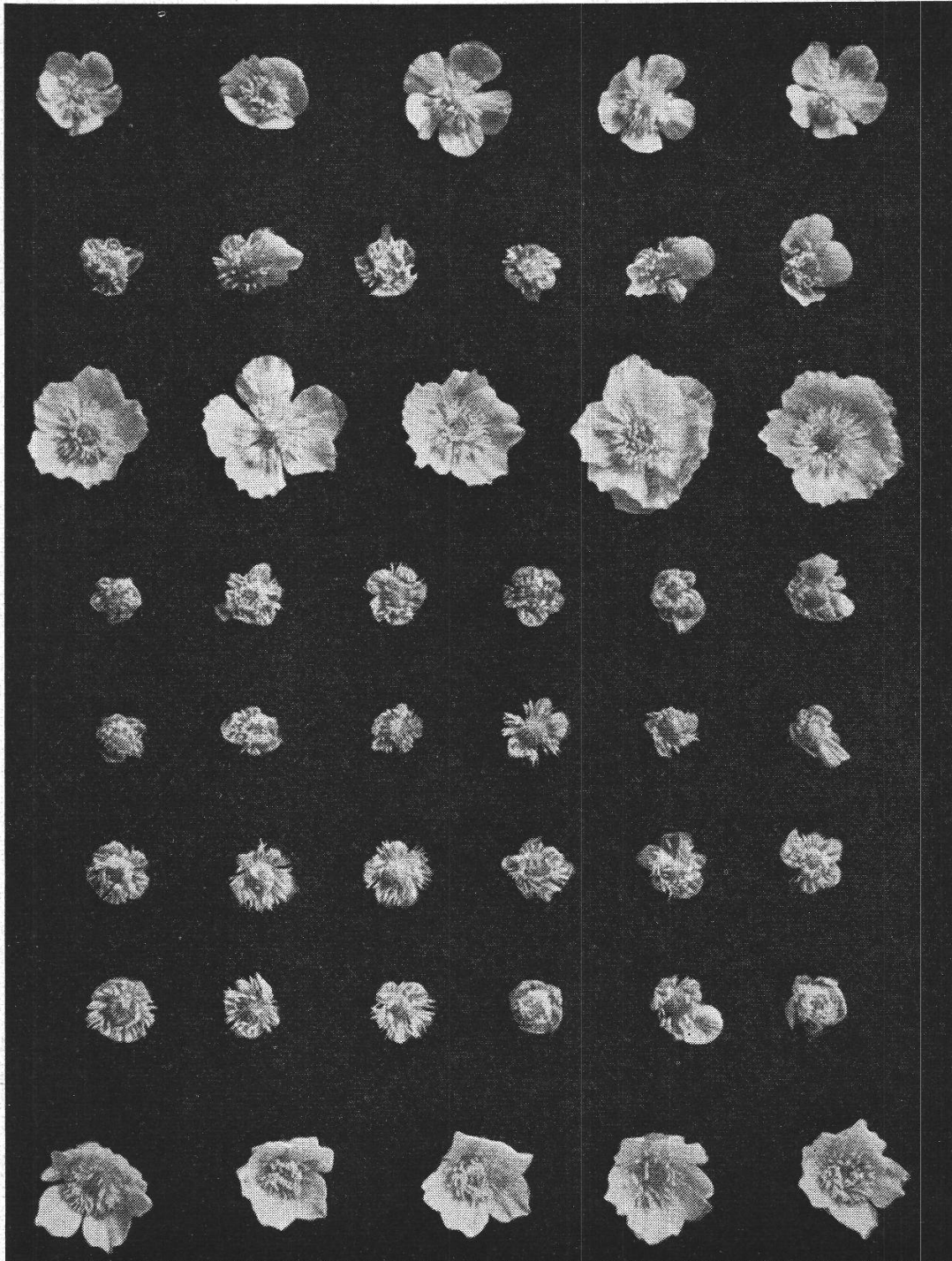
Tabelle 3

Phänotypus der F<sub>1</sub>-Generation der Kreuzung

*Ranunculus cassubiciifolius* (2n = 16) × *Ranunculus megacarpus* (2n = 32)

Pflanze	2n	Anzahl Honigblätter											
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	>10
<i>Ranunculus megacarpus</i>	32	6	8	4	2								
<i>Ranunculus cassubiciifolius</i>	16						12	1	5				
CM <sub>1</sub>	24						3	1				1	1
CM <sub>2</sub>	24	11	4										
CM <sub>3</sub>	24	15	8										
CM <sub>4</sub>	24	21	2										
CM <sub>5</sub>	24	6	1										
CM <sub>6</sub>	24						6						

Die Kreuzung *Ranunculus cassubicifolius* ( $2n = 16$ )  $\times$  *Ranunculus megacarpus* ( $2n = 32$ ) ergab 6 Bastarde ( $CM_1$  bis  $CM_6$ ), die alle  $2n = 24$  Chromosomen besitzen, also triploid sind. Diese kleine  $F_1$ -Generation ist extrem polymorph und zeigt, da in bezug auf eine ganze Reihe von Merkmalen Aufspaltungen stattgefunden haben. Bemerkenswert ist dabei,

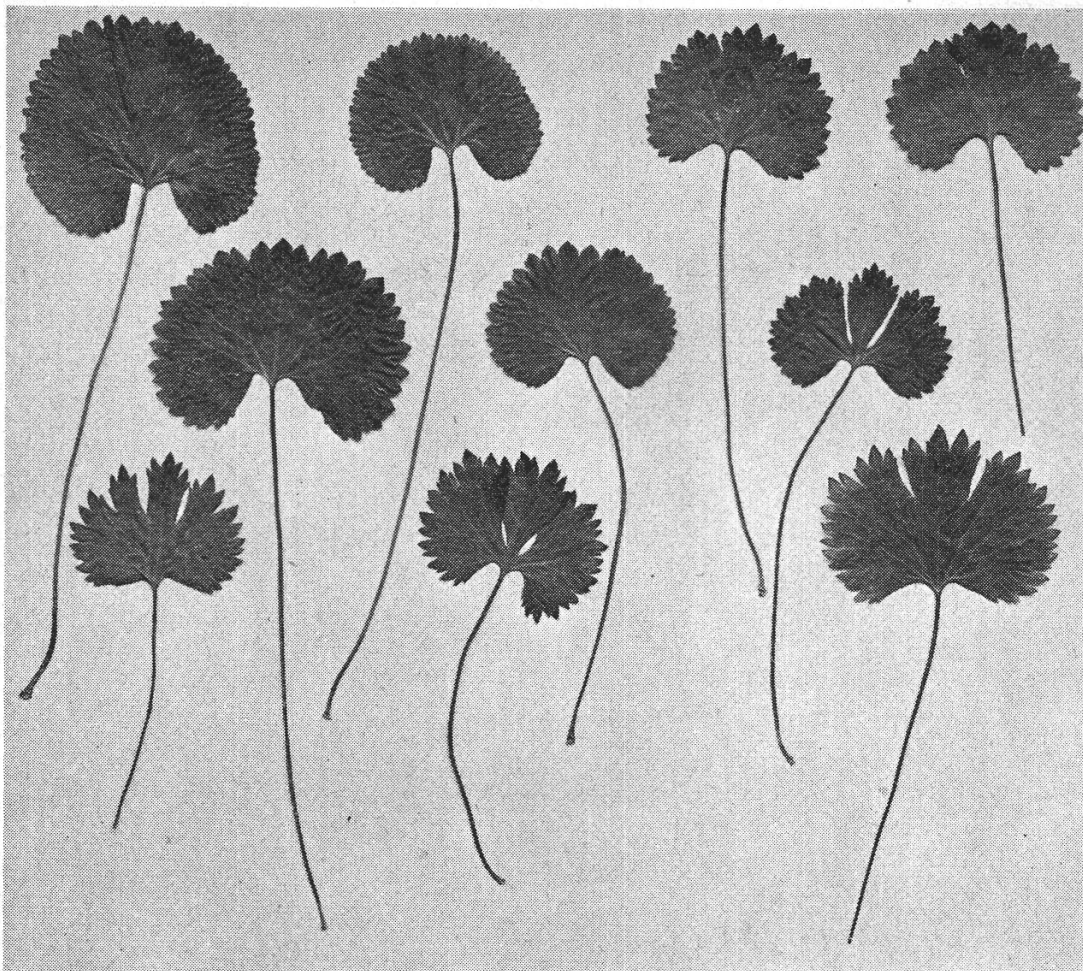


Figur 1

Blten von *Ranunculus cassubicifolius* (oberste Reihe), *Ranunculus megacarpus* (2. Reihe) und der 6 Hybriden *Ranunculus cassubicifolius*  $\times$  *megacarpus* (3.–8. Reihe).



daß gerade diejenigen Merkmale, welche nach Koch (1942) von besonderer diagnostischer Wichtigkeit sind, davon betroffen werden. Erwähnt sei vor allem die Form der grundständigen Blätter, die Zahl der Honigblätter, sowie Zahl und Größenverhältnisse der Fruchtknoten (Fig. 1 und 2, Tabelle 3).



Figur 2

Grundständige Blätter von *Ranunculus cassubicifolius* (2 Blätter oben links), *Ranunculus megacarpus* (2 Blätter oben rechts) und der 6 Hybriden *Ranunculus cassubicifolius* × *megacarpus* (jede Hybride ist durch ein charakteristisches Blatt vertreten).

Wie aus Fig. 2 hervorgeht, übertrifft die Variationsbreite der Bastarde in manchen Eigenschaften jene der Eltern. Während *Ranunculus cassubicifolius* völlig ungeteilte und *Ranunculus megacarpus* nur schwach dreiteilige, grundständige Blätter ausbilden, erscheinen in der F<sub>1</sub>-Generation Blätter, die fast bis zum Grunde geteilt sind. Das gleiche trifft auch auf die Bezahnung und Behaarung der Blätter zu. Ferner zeigt die phänotypische Analyse der sechs Bastarde, daß die Merkmale der beiden Elternarten nicht gekoppelt weitergegeben worden sind, sondern in neuen Kombinationen auftreten. Die Hybride CM<sub>2</sub> z. B. vereinigt die runden,



ungeteilten Blätter von *Ranunculus cassubicifolius* mit der nur aus einzelnen Honigblättern aufgebauten Krone von *Ranunculus megacarpus*, die Hybride CM<sub>6</sub> kombiniert die vollständige Blütenkrone von *Ranunculus cassubicifolius* mit den dreigeteilten Blättern von *Ranunculus megacarpus*. Die kleine Tochtergeneration, die aus der Kreuzung *Ranunculus cassubicifolius* × *megacarpus* aufgezogen werden konnte, macht daher nicht den Eindruck einer F<sub>1</sub>-, sondern eher einer F<sub>2</sub>- oder einer Rückkreuzungs-Generation. Eine der Arten, die an ihrer Entstehung beteiligt war, muß heterozygot gewesen sein.

Nun stammt *Ranunculus cassubicifolius*, die sexuelle Elternpflanze, aus einer Population (Aesch, Kt. Aargau), die in bezug auf die hier besprochenen Merkmale homogen ist. Auch die aus intraspezifischen Kreuzungen aufgezogenen Nachkommen variieren nur wenig. Das Resultat unserer Kreuzungsversuche kann daher nur so interpretiert werden, daß das von uns verwendete Exemplar von *Ranunculus megacarpus* hochgradig heterozygot war.

Eine eingehende genetische Analyse von *Ranunculus megacarpus* ist natürlich auf Grund einer so kleinen F<sub>1</sub>-Generation nicht möglich. Immerhin lassen sich über den Genotypus dieser Art doch einige Angaben machen: *Ranunculus megacarpus* ist tetraploid und hat zur Chromosomengarnitur der 6 Hybriden je 2 Genome beigetragen. In den Hybriden stehen daher einem *Cassubicifolius*-Genom je zwei *Megacarpus*-Genome gegenüber. Dennoch entwickeln die einen F<sub>1</sub>-Bastarde Kronen vom Typus *Megacarpus*, die andern solche vom Typus *Cassubicifolius*<sup>1</sup>. Dieses paradoxe Resultat läßt sich nur unter der Annahme verstehen, daß einer der 4 Sätze von *Ranunculus megacarpus* Gene von *Ranunculus cassubicifolius* aufweist oder, was meiner Ansicht nach wahrscheinlicher ist, ganz mit einem *Cassubicifolius*-Satz identisch ist. Die Vererbung der Blumenkrone kann sich dann, quantitativer Effekt der Erbfaktoren vorausgesetzt, auf folgende Weise abgespielt haben:

P<sub>1</sub> aa × AAAa

F<sub>1</sub> AAa Aaa wobei A > a und A < aa.

Ähnliche Überlegungen könnten auch für die Vererbung der Blattformen Gültigkeit haben, nur daß dort wegen ihrer größeren Variabilität mit einem komplizierteren, polymeren System gerechnet werden muß. Die Kreuzungsversuche mit *Ranunculus cassubicifolius* als Samen- und *Ranunculus megacarpus* als Pollenpflanze führen uns daher zu der Auffassung, daß die pseudogame und völlig konstante agame Sippe *Ranunculus megacarpus* W. Koch hochgradig heterozygot ist und Gene, eventuell

<sup>1</sup> Wobei allerdings der Durchmesser der Blüten mit 3,5 bis 4 cm, wohl infolge des höheren Polyploidiegrades, jenen von *Ranunculus cassubicifolius* um fast das Doppelte übertrifft.

auch ganze Genome enthält, die von *Ranunculus cassubicifolius* oder von einer nahe verwandten Art stammen. *Ranunculus megacarpus* ist nur wegen ihrer Pseudogamie konstant.

## II. Besprechung der Ergebnisse

Im Gegensatz zu vielen autonom apomiktischen Pflanzen läuft die Meiose pseudogamer Arten, abgesehen von den durch Multivalentbildung verursachten Störungen, in der Regel normal ab. Obwohl auch bei Pseudogamen partielle Pollensterilität weit verbreitet ist, werden doch meist genügend keimfähige Pollenkörner entwickelt, um die Samenbildung zu gewährleisten. Dieser Umstand ermöglicht es, Kreuzungen zwischen Sexuellen und Pseudogamen oder zwischen partiell Pseudogamen durchzuführen, und durch Analyse von  $F_1$ -Generationen den Genotypus pseudogamer Arten experimentell zu bestimmen. Solche Bastardanalysen liegen vor für Arten der Gattungen *Rubus* (Lidfors, 1914), *Hypericum* (Noack, 1939), *Sorbus* (Hedlund, vgl. Gustafsson, 1947) und *Potentilla* (A. und G. Müntzing, 1941, 1945; Rutishauser, 1943, 1945, 1948). Abgesehen von graduellen Abstufungen führten sie alle zum selben Resultat: Die  $F_1$ -Generationen sind nicht uniform, sondern gleichen wegen ihrer außerordentlichen Formenfülle eher  $F_2$ -Generationen von Artbastarden. Pseudogamie ist also, wie diploide Parthenogenese und oft auch Nuzellarembryonie, wenn nicht obligat, so doch sehr häufig mit Heterozygotie verbunden. Die Annahme Ernsts (1918) von der Bastardnatur der Apomikten hat damit erneut eine Bestätigung erfahren. Die Konstanz vieler Apomikten ist nicht wie bei obligaten Selbstbestäubern eine Folge von Homozygotie, sondern rührt allein vom Ausfall der Meiose auf der weiblichen Seite und dem Fehlen einer Eibefruchtung her.

Zum gleichen Resultat gelangen wir nun auch auf Grund der Kreuzungsversuche, die mit *Potentilla arenaria* 25 und *Ranunculus megacarpus* als Pollenspender durchgeführt worden sind. Beide  $F_1$ -Generationen sind polymorph und lassen den Schluß zu, daß Aufspaltungen auch in solchen Merkmalen stattgefunden haben, die, wie die Sternhaare von *Potentilla arenaria* und die Form der grundständigen Blätter von *Ranunculus megacarpus*, von diagnostischer Wichtigkeit sind.

Für beide Apomikten lassen sich beide oder wenigstens eine Elternart ermitteln, die an ihrer Bildung beteiligt waren. Daß *Potentilla arenaria* 25 aus der Kreuzung *Potentilla arenaria*  $\times$  *Potentilla verna* hervorgegangen ist, konnte schon durch eine vergleichend-morphologische Untersuchung wahrscheinlich gemacht werden. Die Kreuzungsversuche bestätigen diese Annahme, indem sie zeigen, daß Aufspaltung im wichtigsten *Arenaria*-Merkmal, dem Behaarungstyp, vorkommt. Am Fundort von *Potentilla arenaria* 25 (Thayngen/Kanton Schaffhausen) wurden zudem Pflanzen gefunden, die in bezug auf Behaarung, Ausläufer, Blütenfarbe



und -form Übergänge zwischen *Potentilla arenaria* 25 und reiner *Potentilla verna* darstellen. Schließlich konnte durch Einkreuzung von *Potentilla verna* in *Potentilla arenaria* 25 nachgewiesen werden (vgl. Rutishauser, 1943), daß die Sternhaare unter dem Einfluß der *Verna*-Genome tatsächlich jene Veränderung erfahren (Herabsetzung der Zahl und Verkürzung der Seitenstrahlen), die auch an Pflanzen festgestellt wurden, welche als spontane Bastarde aufgefaßt worden sind.

An der hybriden Natur der in der Umgebung von Schaffhausen aber auch andernorts gefundenen Individuen von *Potentilla arenaria* (vgl. Rutishauser, 1945) kann daher wohl nicht mehr gezweifelt werden. Die Existenz von partiellen Apomikten, wie *Potentilla arenaria* 25, ebenso wie der große Formenreichtum mancher Populationen dieser Art machen es ferner wahrscheinlich, daß der Bastardierungsprozeß zwischen *Potentilla arenaria* und *Potentilla verna* noch nicht abgeschlossen ist. Ähnlich wie bei andern *Potentilla*-Arten erscheinen, wie wir für die Hybride *Potentilla arenaria* 25  $\times$  *Potentilla verna* nachgewiesen haben, in den Nachkommenschaften hybrider Exemplare von *Potentilla arenaria* Bastarde, die hochgradig oder sogar total sexuell sind und damit zu neuen Rekombinationen Anlaß geben können.

Ähnliche Introgressionsvorgänge lassen sich auch an manchen Orten, z. B. des Schaffhauser Randens, zwischen *Potentilla heptaphylla* und *Potentilla verna* nachweisen. Sie führen zu Populationen von außerordentlicher Vielgestaltigkeit und wären es wert, genauer untersucht zu werden. Sie sind umso interessanter, als wegen Pseudogamie von *Potentilla verna* auch solche Gene in diese polymorphen Populationen Eingang finden, die zur Manifestierung der Pseudogamie führen. Daß dies gerade bei den spontanen *Arenaria*-Bastarden der Schweiz der Fall ist, geht aus den Ergebnissen der wenigen bisher ausgeführten Kreuzungsversuche klar hervor. In den Jahren 1942/43 habe ich für *Potentilla arenaria* 25 partielle Pseudogamie und für zwei *Arenaria-Verna*-Bastarde aus der Umgebung von Wettingen totale Pseudogamie nachgewiesen (Rutishauser, 1943). Tabelle 1 dieser Arbeit gibt über die Nachkommenschaft eines weiteren *Arenaria*  $\times$  *Verna*-Bastardes, *Potentilla arenaria* 33, aus der Gegend zwischen Sirnach und Gloten (Kt. Thurgau) Aufschluß: 47 Tochterpflanzen der Kreuzung *Potentilla arenaria* 33  $\times$  *Potentilla verna* sind ausnahmslos maternell, was für totale oder doch hochgradige Pseudogamie der mütterlichen Elternpflanze spricht<sup>1</sup>. Wie bei anderen Pseudogamen, z. B. *Ranunculus auricomus*, scheint auch bei den spon-

---

<sup>1</sup> *Potentilla arenaria* 33 ist mir im Jahre 1938 von Herrn Dr. med. Sulger-Büel übergeben worden. In Kreuzungen mit *Potentilla heptaphylla* hat sich auch diese Pflanze als heterozygot erwiesen (Rutishauser, 1945).



tanen *Arenaria* × *Verna*-Bastarden Pseudogamie und damit Samenkonstanz vorzuherrschen.

Ob die Pseudogamie der Bastarde von *Potentilla verna* allein oder aber auch von *Potentilla arenaria* her stammt, ist ungewiß. Diese Frage kann nur durch zytogenetische Untersuchung von *Arenaria*-Individuen entschieden werden, die aus dem Zentrum des Verbreitungsgebietes dieser Art stammen.

Ähnlich wie für *Potentilla arenaria* 25 ist auch für die Kleinarten der Sammelart *Ranunculus auricomus* L. hybridogene Entstehung durch vergleichend-morphologische Untersuchungen wahrscheinlich gemacht worden. Koch (1933, S. 753) schreibt darüber: «Diese Sippen erwecken den Eindruck einer Reihe erblich fixierter Aufspaltungsprodukte, die aus Kreuzungen hervorgegangen sind von Pflanzen des „auricomus-Typus“ mit tiefgeteilten Grundblättern, linealischen, ganzrandigen Abschnitten der Stengelblätter, kahlem Blütenboden, kurzen Antheren und kleinen, schwachbehaarten Früchtchen mit kurzem, vom Grunde an hakigem Schnabel mit Sippen vom „cassubicus-Typus“ mit ungeteilten Grundblättern, breitlanzettlichen, gezähnten Stengelblattabschnitten, behaartem Blütenboden, langen Antheren und großen, dicht und lang sammthaarigen Früchtchen mit langem, schwach gebogenem Schnabel.»

Ähnliche Auffassungen vertraten auch Rozanova (vgl. Koch 1933) und Marklund (1954). Weitere Beweise für die hybride Natur der pseudogamen Auricomi hat Rousi (1956) erbracht. Chromosomenmorphologie und Paarungsverhältnisse in der Meiose sprechen eher für Allo- als für Autoploidie der tetraploiden *Auricomi*. Als deutliches Anzeichen dafür wird besonders die Asymmetrie mancher Bi- und Multivalenten, sowie das Auftreten von Inversionsbrücken und von Multivalenten mit mehr als 4 Chromosomen betrachtet. Zytogenetische Untersuchungen bestätigen diese Vermutungen vorerst wenigstens für *Ranunculus megacarpus* W. Koch. *Ranunculus megacarpus* spaltet in der Kreuzung *Ranunculus cassubicifolius* × *megacarpus* in bezug auf eine ganze Reihe von Merkmalen auf. Dabei entstehen Bastarde, welche eindeutig Eigenschaften der sexuellen und diploiden Samenpflanze *Ranunculus cassubicifolius* aufweisen, und solche, die mehr *Ranunculus megacarpus* gleichen. Da alle F<sub>1</sub>-Bastarde der Kreuzung zwei Genome von *Ranunculus megacarpus* und nur eines von *Ranunculus cassubicifolius* erhalten haben, läßt sich dieses Resultat nur unter der Annahme verstehen, daß *Ranunculus megacarpus* heterozygot ist und Gene oder auch ganze Genome enthält, die von *Ranunculus cassubicifolius* oder einer verwandten Art herrühren.

In die gleiche Richtung weist auch eine Angabe Kochs (1939, S. 553) über eine spontan entstandene abweichende Sippe von *Ranunculus megacarpus*, die als var. *grandiflorus* bezeichnet wurde. Sie ist durch große Blüten von 3,5 cm Dm. ausgezeichnet und gleicht mit ihren fünf

wohl ausgebildeten Honigblättern auffällig unserer Hybride  $CM_6$ . *Ranunculus megacarpus* var. *grandiflorus* erschien in einer Aussaat von Samen des typischen *Ranunculus megacarpus* als einzelnes Individuum und blieb in der Folge konstant. Obwohl wir beim vollständigen Fehlen von zytologischen Angaben keinerlei Aussagen über die Entstehung dieser Varietät machen können, geht doch auch aus diesen Versuchen Kochs hervor, daß *Ranunculus megacarpus* heterozygot ist.

Für Heterozygotie von *Ranunculus megacarpus* spricht schließlich auch die große Formenmannigfalt der Sippen, die von Koch unter diesem Namen zusammengefaßt worden sind. Das Typenherbar des Institutes für spezielle Botanik der ETH enthält Belege, die sich, sowohl was die Blüte als auch die Form der grundständigen Blätter anbetrifft, stark voneinander unterscheiden.

Der Befund, daß *Ranunculus megacarpus* Gene einer Art vom Typus *Ranunculus cassubicifolius* enthält, ist deshalb von besonderer Bedeutung, weil *Ranunculus cassubicifolius* fast alle jene Eigenschaften in sich vereinigt, die nach Koch (1933, S. 753) einer der primären Sippen – der Sippe vom «Cassubicus»-Typus – zukommt, welche seiner Ansicht nach am Aufbau des agamen Artkomplexes *Ranunculus auricomus* beteiligt war. Koch hat ursprünglich, wohl auf Grund der irrtümlichen Angaben Haefligers (1943), *Ranunculus cassubicifolius* als Pseudogame betrachtet. Meine eigenen Untersuchungen lassen aber keinen Zweifel mehr darüber aufkommen, daß *Ranunculus cassubicifolius* total sexuell ist. Dies konnte einwandfrei durch Kreuzungsversuche (Rutishauser, 1954) und durch Bestimmung der Chromosomenzahl im Endosperm (Rutishauser, 1953) nachgewiesen werden. Bis heute ist auf diese Weise für zwei Individuen aus dem Horbachwald, Suhrsee, und für 7 Individuen von Aesch, Kt. Aargau, sexuelle Vermehrung sichergestellt worden. Die diploide Chromosomenzahl zusammen mit dem Nachweis sexueller Vermehrung erlauben es daher wohl, *Ranunculus cassubicifolius* als primäre Art aufzufassen, die entweder mit jener Sippe vom «Cassubicus»-Typus übereinstimmt, welche nach Koch am Anfang der Entwicklung des agamen Artkomplexes *Ranunculus auricomus* stand oder aber ihr nahe verwandt ist.

Damit soll aber nicht etwa der Meinung Ausdruck gegeben werden, daß der agame *Auricomus*-Komplex aus der Verschmelzung von nur zwei primären Sippen, nämlich einer Sippe vom «Cassubicus»- und einer Sippe vom «*Auricomus*»-Typus hervorgegangen sei. Gegen diese Auffassung spricht die Entdeckung einer weiteren diploiden *Auricomus*-Sippe durch Sörensen (1933) und Böcher (1938), die von Lyngé (vgl. Sörensen, 1933, S. 53/54) als *Ranunculus auricomus* L. var. *glabrata* Lyngé bezeichnet worden ist. Var. *glabrata* kommt in Ostgrönland (Ymer Island, Kap Daussy), sowie auch in Nowaja Semlja vor. Die Chromosomenzahl eines Individuums von Kap Daussy ist von Böcher (1938) zu  $2n =$



16 bestimmt worden. Morphologisch weicht *Ranunculus auricomus* var. *glabrata* von allen in der Schweiz vorkommenden *Auricomi* ab, gleicht aber der stark gelappten Blätter wegen eher den mehr «intermediären» Mikrospecies, wie etwa *Ranunculus puberulus*. Über die Fortpflanzungsweise von *Ranunculus auricomus* var. *glabrata* ist noch nichts bekannt. Die starke Pollensterilität (vgl. Böcher, 1938) spricht nicht unbedingt für Apomixis. Auch der Pollen sexueller *Ranunculus cassubicifolius* ist nicht immer zu 100% normal ausgebildet. Da Pseudogamie bei Diploiden relativ selten ist – einzige Ausnahme bildet bis heute immer noch *Potentilla argentea* (Müntzing, 1928) – scheint mir wahrscheinlich zu sein, daß auch *Ranunculus auricomus* var. *glabrata* sexuelle Vermehrung aufweist. Vermutlich umfaßt daher die Sammelart *Ranunculus auricomus* L. nicht nur zwei, sondern mehrere primäre Arten, die alle nach dem Auftreten von Apomixis in einem agamen Artkomplex zusammenflossen. Wie ferner in einer späteren Arbeit mitgeteilt werden soll, ist auch einseitige Introgression von Genen diploider *Auricomus*-Sippen in den bestehenden agamen und vorwiegend tetraploiden Artkomplex von *Ranunculus auricomus* ähnlich wie bei dem sexuellen *Dactylus glomerata*-Komplex (Zohary & Nur, 1959) auf dem Wege über Triploidbildung möglich.

### Summary

1. As crossings between the sexual diploid *Potentilla heptaphylla* and a pseudogamous plant of *Potentilla arenaria* show, segregation of features characteristic for *Potentilla arenaria* occur in the F<sub>1</sub>-generation; which proves that *Potentilla arenaria* is heterozygous and contains genes or – what is more likely – entire genomes of another *Potentilla* species, presumably *Potentilla verna*. Although *Potentilla arenaria* is predominantly apomictic, introgression is still going on, leading to extremely polymorphous populations.
2. Heterozygous condition of another pseudogamous plant, *Ranunculus megacarpus* W. Koch, a tetraploid microspecies of *Ranunculus auricomus* L., has been proved by pollinating *Ranunculus cassubicifolius* (2n = 16), which is a sexual microspecies of the same complex, with pollen of *Ranunculus megacarpus*. In the F<sub>1</sub>-generation segregation occurs with regard to features of systematic value, e. g. form of basal leaves and number of petals. It may be concluded that *Ranunculus megacarpus* carries genes of the diploid sexual *Ranunculus cassubicifolius* or of a related microspecies. *Ranunculus cassubicifolius* has to be considered a primary species of the *Ranunculus auricomus*-complex.



## Literatur

- Becherer, A., 1932: Fortschritte in der Systematik und Floristik der Schweizerflora in den Jahren 1930/31.  
— 1952: Fortschritte in der Systematik und Floristik der Schweizerflora in den Jahren 1950/51.
- Böcher, T.W., 1938 a: Cytological studies in the genus *Ranunculus*, Dansk Bot. Arkiv, Bd. 9, 1–33.  
— 1938 b: Biological distributional types in the flora of Greenland. Medd. om Grönland 106, 1–339.  
— Holmen K. und Jacobsen K.; 1957: Grönlands Flora, Kopenhagen 1957.
- Ernst, A., 1918: Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918.
- Gustafsson, A., 1947: Apomixis in higher plants. Part II, Lunds Univ. Årsskr. N.F. 43.
- Haefliger, E., 1943: Zytologisch-embryologische Untersuchungen pseudogamer *Ranunculus* der *Auricomus*-Gruppe. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 53, 317–382.
- Joergensen, C.A., Sörensen Th. und Westergaard M., 1958: The flowering plants of Greenland. Kong. Dansk Vid. Selskab 9, 1–172.
- Koch, W., 1933: Schweizerische Arten aus der Verwandtschaft des *Ranunculus auricomus* L. Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 42, 740–753.  
— 1934: *Ranunculus megacarpus* W. Koch, nom. var. Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 43, 126.  
— 1939: Zweiter Beitrag zur Kenntnis des Formenkreises von *Ranunculus auricomus* L. Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 49, 541–554.
- Lidfors, B., 1914: Resumé seiner Arbeiten über *Rubus*. Z. f. ind. Abst. und Vererb'lehre, 12, 1–13.
- Müntzing, A., 1928: Pseudogamie in der Gattung *Potentilla*, Hereditas 11, 267–283.  
— und Müntzing, G., 1941: Some new results concerning apomixis, sexuality and polymorphism in *Potentilla*. Bot. Not. 1941, 237–278.  
— 1945: The mode of reproduction of hybrids between sexual and apomictic *Potentilla argentea*. Bot. Not. 1945, 49–71.
- Marklund, G., 1954: Frobildning utan befruktning och därmed sammanhängande mångformighet hos växter. Soc. Scient. Fenn. Årsb. 31, Bd. 2, 1–23.
- Noack, K.L., 1939: Über *Hypericum*-Kreuzungen. VI. Fortpflanzungsverhältnisse und Bastarde von *Hypericum perforatum*. Z. f. ind. Abst. und Vererb'lehre, 76, 569–601.
- Rousi, A., 1956: Cytotaxonomy and reproduction in the apomictic *Ranunculus auricomus* group. Ann. Bot. Soc. Vanamo, 29, 1–64.
- Rutishauser, A., 1943: Konstante Art- und Rassenbastarde in der Gattung *Potentilla*. Mitt. Nat. Ges. Schaffhausen, 18, 111–134.  
— 1945: Zur Embryologie amphimiktischer *Potentillen*. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 55, 19–32.  
— 1948: Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung *Potentilla*. Arch. Jul. Klaus-Stift., 23, 267–424.  
— 1953: Die Entwicklungserregung des Endosperms bei pseudogamen *Ranunculus*-arten. Mitt. Nat. Ges. Schaffhausen, 25, 1–45.  
— 1954: Entwicklungserregung der Eizelle bei pseudogamen Arten der Gattung *Ranunculus*. Bull. Schweiz. Akad. Med. Wiss., 10, 491–512.  
— 1959: Pseudogamous reproduction and evolution. (im Druck)
- Sörensen, Th., 1933: The vascular plants of East Greenland from 71° 00' to 73° 30' N. lat. Medd. om Grönland, 101, No. 3.
- Zohary, D. und Nur, U., 1959: Natural triploids in the orchard grass *Dactylis glomerata* L., polyploid complex and their significance for gene flow from diploid to tetraploid levels. Evolution, Vol. 13, 311–317.